



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Polimorfismo de coloración del saco gular en machos de  
*Sceloporus grammicus microlepidotus* y su relación con el  
nivel de agresividad y la concentración de testosterona

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Marina Fuentes Dávila

DIRECTOR DE TESIS:

Dra. Laura Roxana Torres Avilés

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018





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.

# Datos del jurado

1. Datos del alumno  
Fuentes  
Dávila  
Marina  
55 12 90 29 57  
marinafd@ciencias.unam.mx  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
308509410
2. Datos del Tutor  
Dra. Laura Roxana Torres Avilés  
lrtorres@unam.mx  
Instituto de Ecología, UNAM  
Laboratorio de Conducta Animal
3. Datos del sinodal 1  
Dr. José Jaime Zúñiga Vega  
jzuniga@ciencias.unam.mx  
Facultad de Ciencias, UNAM  
Ecología Evolutiva y Demografía Animal
4. Datos del sinodal 2  
Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez  
anibal.helios@gmail.com  
Universidad Autónoma de Tlaxcala  
Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
5. Datos del sinodal 3  
Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza  
rcueva@ecologia.unam.mx  
Universidad Nacional Autónoma de México  
FES Iztacala  
Departamento de Biología Evolutiva
6. Datos del sinodal 4  
Dra. Alejandra Valero Méndez  
alejandra.valero@gmail.com  
Facultad de Ciencias, UNAM
7. Datos del trabajo escrito  
Los polimorfismos de coloración del saco gular en machos de *Sceloporus grammicus microlepidotus* y su relación con el nivel de agresividad y la concentración de testosterona  
85 p  
2018

A la memoria de mis abuelas

Con todo mi amor

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al proyecto de investigación PAPIIT IN206713 "Selección sexual en aves y reptiles" por el financiamiento del proyecto y a la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) por otorgar el permiso SGPA/DGVS/12061/15 que me permitió llevar a cabo el trabajo de campo de este trabajo en Tlaxcala. También agradezco infinitamente a los encargados de la Estación Científica la Malinche (ECLM) y a la comunidad del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UAT) liderado por la Dra. Margarita Martínez Gómez por el apoyo, la amabilidad y la solidaridad que me brindaron durante mi estancia en campo en La Malinche. Debo un agradecimiento especial a la Dra. Leticia Nicolás por su experiencia, buena disposición y gran ayuda con el procesamiento de las muestras de testosterona y sus consejos sobre la parte fisiológica del trabajo.

Mi más profundo agradecimiento a mi Universidad y alma mater, la Universidad Nacional Autónoma de México por financiar mi educación superior, por brindarme algunos de los mejores años y experiencias de la vida y por permitirme formar parte de una comunidad sin igual de personas extraordinarias en donde conocí a algunas de las mentes más brillantes, a algunos de los maestros más comprometidos y a amigos invaluable.

Este trabajo no hubiera sido posible sin la guía, el conocimiento y la disposición de la Dra. Roxana Torres, mi tutora. Sé que el camino que recorrimos para lograr este trabajo ha sido largo, en ocasiones tedioso y con unos cuantos obstáculos pero quiero que sepas que desde un inicio te elegí como asesora por el impacto que tus logros, visión e inteligencia habían generado en mi durante el poco tiempo que llevábamos de conocernos en el taller y con lo que ha transcurrido desde ese lejano momento hasta hoy puedo decir que no me equivoqué porque además de todo el conocimiento académico, me inculcaste más amor y estima por el conocimiento del que ya tenía, me enseñaste que lo importante en la ciencia no es tanto obtener nuevos datos, sino descubrir nuevas formas de pensar sobre ellos y me enseñaste a dudar de lo que damos por sentado, cualidades que considero básicas en cualquiera que aspire a ser un buen investigador, además me demostraste que con organización es posible lograr un equilibrio entre el trabajo que te apasiona y una ajetreada vida personal. Rox, te agradezco tu buena disposición, tus comentarios, tus palabras, tu amabilidad, paciencia y sobretodo tu confianza en mí.

Agradezco a mis sinodales por su tiempo, disposición y por enriquecer este trabajo con sus valiosos comentarios: Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza, Dra. Alejandra Valero Méndez, Dra. Laura Roxana Torres Avilés y especialmente le debo un agradecimiento inmenso al Dr. Anibal Helios Díaz de la Vega Pérez quien no sólo formó parte de este comité sino que me ayudó durante todo el trabajo de campo proporcionándome una población de estudio, facilitando las cosas cuando los planes anteriores se derrumbaban y ayudando a coleccionar a los ejemplares, capturando conmigo por días a pesar de no tener que hacerlo.

Agradezco infinitamente a todos los que participaron y me ayudaron de manera directa en este proyecto. Al maestro en ciencias Víctor Emmanuel Arguez por introducirme al increíble mundo de las lagartijas, por enseñarme a atraparlas sin desesperarte por mi falta inicial de talento para abrazar árboles, por la ayuda incondicional que me brindaste cuando era apenas una novata en el laboratorio, por los intercambios de artículos, las pláticas, los datos aportados para este trabajo, por ser un gran compañero de cueva y especialmente por convertirte en un gran amigo. Al biólogo Edgar Ávila por el apoyo técnico y logístico, por los aventones a Tlaxcala y por su buena disposición y ayuda durante todo este proceso. A Vera Isabel Martínez por acompañarme a intentar atrapar lagartijas durante los pilotajes y no abandonarme a pesar de los personajes que nos encontrábamos. A Kevin Navarrete por acompañarme a regresar a las lagartijas a su lugar de origen y por seguirme la corriente con mis bromas. A Mariana Cruzblanca por ayudarme con el trabajo de campo, por ser la mejor confidente, compañera de aventuras y mi más preciada compañía en la soledad del volcán.

Agradezco al Instituto de ecología, al grupo de lunáticos por compartir su trabajo y experiencias ayudándome a crecer y a ser mucho más autocrítica en el ámbito de la investigación. Quiero agradecer especialmente a todos y cada uno de los integrantes del laboratorio de conducta animal tanto del ala este como de la oeste. Al Dr. Constantino Macías por las pláticas enriquecedoras y por su amor a la ciencia. A todos mis compañeros por sus consejos, por los buenos momentos y por alegrar los días en el laboratorio Aldo, Dante, Lynna, Marce, Melissa, Montse, Nadia, Oscar, Pablo, Santiago, Vero, Yoli y especialmente a Alex, Victoreto, Lau y Lau pollos por compartir conmigo una de las mejores experiencias de vida en las Islas Marietas y lograr que fuera todavía mejor con sus risas, anécdotas, amistad e increíbles personalidades. Los admiro mucho a todos.

A diferencia de los polimorfismos, la amistad no tiene un valor de supervivencia, sino más bien es una de las cosas que da valor a la supervivencia (Staple Lewis) y yo me siento una de las personas más afortunadas al decir que tengo verdaderos amigos de esos que te toman la mano y te tocan el corazón (García Márquez). Gracias a mis amigos Adri, Ana, Ana Isabel, Ana Pau, Andrea, Andrei, Anto, Bego, Carlangas, Clau, Dani, Eric, Erikiux, Fer, Jime, Juan








Pablo, Kevin, Lore, María, Marianiux, Martín, Natalia, Panchito, Pau, Rubí, Samy, Sandriux, Santiago, Sebo, Stivi, Ursu, Veriux, Víctor, a los MuChachis (Richi y Emi) y a mi amor David por ser personas tan increíbles y estar siempre para mí, por las pláticas profundas y también por las triviales, por tantas risas, experiencias, anécdotas, por el apoyo, por reírse de mis pésimos chistes, por sus consejos, por los desvelos, por las fiestas, por estar en las buenas, las malas y las peores, por alegrar mi mundo y por acompañarme en este largo proceso. Gracias porque sin su aliento y su compañía esto no hubiera sido lo mismo, gracias por tanto amor y por ser la familia que elegí.

Gracias a toda mi familia por ser personas tan especiales, cada vez que hablo de ustedes mi boca sólo puede llenarse de palabras inspiradas en la bondad, la admiración y el cariño. Gracias a todos mis tíos, primos y millones de gracias a mis tres abuelos a quienes amo infinitamente. Papush gracias por ser una de las personas más importantes en mi vida, por todo el cariño, la confianza, las enseñanzas, la presión que ejerciste para que lograra concluir con esta tesis y por ser el mejor abuelo que cualquiera pudiera desear.





Finalmente, quiero agradecer a las personas a las que les debo todo en esta vida sin las cuales esto jamás hubiera sucedido. Les debo cada pedazo de lo que soy como persona, bióloga y profesionalista. A mi papá Antonio, gracias por transmitirme tu amor por la naturaleza y tu pasión por la biología. A mi mamá Adriana, gracias por transmitirme tu empatía, sensibilidad y amor por la vida. Gracias a ambos por su paciencia y comprensión en esta etapa de mi vida, gracias por ser dos de las mejores personas que existen, por ser mis ejemplos a seguir y por ser mis superhéroes de carne y hueso. A mi hermana Monse (mejor conocida como Boli), gracias por llegar a revolucionar mi mundo y hacerlo mucho mejor, por ser mi cómplice y compañera en esta vida y por impulsarme a ser mejor en todos los aspectos.

Gracias a la ciencia por ser una de mis mayores aventuras y a la biología por llenar mi vida porque así como lo dijo Marie Curie *“Soy de las que piensan que la ciencia tiene una gran belleza. Un científico en su laboratorio no es sólo un técnico: es también un niño colocado ante fenómenos naturales que le impresionan como un cuento de hadas.”*

# ÍNDICE

	1 RESUMEN.....	9
	2 INTRODUCCIÓN.....	10
	2.1 Polimorfismo de color.....	10
	2.2 Origen y mantenimiento del polimorfismo.....	11
	2.3 Polimorfismo de color y selección sexual.....	13
	2.4 Hormonas, coloración y agresividad.....	18
	2.4 Lagartija del mezquite.....	21
	3 OBJETIVOS.....	24
	4 HIPÓTESIS.....	25
	5 PREDICCIONES.....	25
	6 MATERIALES Y MÉTODOS.....	26
	6.1 Colecta, medidas morfométricas y de color de los ejemplares.....	27
	6.2 Ensayos de conducta agresiva entre machos.....	29
	6.3 Determinación de testosterona.....	32
	6.4 Análisis estadístico.....	34
	Competencia entre machos.....	35
	Color del saco gular y testosterona.....	37
	7 RESULTADOS.....	38
	7.1 Descripción de los morfos de color de gular de las tres poblaciones.....	38
	7.2 Pruebas de agresividad entre machos de las tres poblaciones.....	39



7.3	Concentración de testosterona de los morfos de color de gular.....	44
	8 DISCUSIÓN.....	47
8.1	Comparación entre poblaciones.....	47
8.2	Coloración y agresión.....	48
8.3	Coloración y testosterona.....	53
	9 CONCLUSIÓN.....	56
	10 REFERENCIAS.....	57
	ANEXOS.....	72
I.	Estudio piloto: comparación de la estimación de la concentración de testosterona en saliva, sangre y heces.....	72
II.	Descripción de las conductas agresivas.....	77
III.	Determinación de la coloración del saco gular a partir de los datos del espectrofotómetro.....	78
IV.	Variación de la coloración del gular y parche ventral de machos de <i>S. grammicus</i> .....	80

## RESUMEN

La coloración de muchas especies animales es un atributo que puede influir en su éxito reproductivo y sobrevivencia. En algunos casos individuos de la misma especie pueden mostrar diferentes patrones de coloración, a lo que se conoce como polimorfismo de color. El polimorfismo implica ventajas selectivas que pueden promover el éxito ecológico de las especies que lo presentan. En la lagartija del mezquite, *Sceloporus grammicus microlepidotus*, hembras y machos presentan polimorfismo en el color del saco gular, el cual despliegan intensamente durante la época de cortejo. Los morfos de coloración gular son anaranjados, amarillos, azules y blancos. La presencia y frecuencia de estos patrones cromáticos varía entre poblaciones y la dinámica de cada población varía dependiendo de los morfos presentes.

En este trabajo evaluamos en machos de la lagartija del mezquite de tres poblaciones, Parque Nacional La Malinche (Tlaxcala), Chapultepec (Ciudad de México) y Sierra de Guadalupe (Estado de México), si los morfos de color de gular difieren en la agresividad durante ensayos de competencia macho-macho en cautiverio. Además, para la población de La Malinche evaluamos si los morfos de color difieren en los niveles de testosterona basal y si la agresividad se relaciona con la concentración de testosterona. Encontramos que los machos con coloraciones de gular amarillo fueron más agresivos y tenían mayores concentraciones de testosterona que los machos con coloración gular anaranjada, mientras que la frecuencia de agresiones de los machos con coloración gular blanca no difirieron de los otros colores de gular. Nuestro estudio sugiere que en los machos de lagartija del mezquite el color del saco gular puede ser una señal de agresividad que está relacionada con los niveles de testosterona.

## 2 INTRODUCCIÓN

### ***2.1 Polimorfismo de color***

Los patrones de coloración en animales han sido un sistema muy estudiado desde la perspectiva de la biología evolutiva. Los colores que despliegan un gran número de animales funcionan en muchos casos como señales sexuales relacionadas con rendimiento y calidad de los individuos, elección de pareja (Andersson 1994), señales de advertencia para evitar depredación (Ruxton et al. 2004), camuflaje (Merilaita y Tullberg 2005), como elemento de reconocimiento y en algunos casos en animales ectotermos, como reptiles e insectos, tienen funciones relacionadas con la termorregulación (Fleishman 2001; Huey y Kingsolver 1989; Krebs y Davies 1997).

El polimorfismo de color se ha definido como la presencia de dos o más morfos de colores distintos, presentes en individuos de la misma edad y del mismo sexo, determinados genéticamente dentro de una misma población, donde el más raro de ellos es demasiado frecuente como para ser el resultado de una mutación recurrente y su expresión no depende del ambiente ni de la condición corporal (Buckley 1987; Roulin 2004; Gray y McKinnon 2007). Las bases genéticas de este polimorfismo son relativamente simples ya que involucran únicamente pocos e incluso un solo gen (revisado en Gray y McKinnon 2007; Roulin y Bize 2007; Forsman et al. 2008; Bastiaans 2013), aunque su mantenimiento depende de otros factores (Calsbeek 2006).

El polimorfismo cromático se encuentra representado en diversos taxa, que incluyen aves, peces, lagartos e insectos (Hugal y Stuart-Fox 2012; Van der Sluijsa et al. 2007; Dijkstra, Hemelrijk, et al. 2009; Thompson et al. 1993; Forsman y Shine 1995; Sinervo y Lively 1996). Más aún, es común encontrar distintos morfos de color tanto en hembras como en machos de una misma población (Gross 1996).

## ***2.2 Origen y mantenimiento de polimorfismo***

El polimorfismo implica ventajas selectivas que pueden promover el éxito ecológico de las especies polimórficas (Forsman et al. 2008, aunque ver Lesch et al. 1996; Klein et al. 2005). La coexistencia dentro de una misma población de morfos alternativos promueve la utilización de diversos recursos del ambiente, la estabilidad de la población y la persistencia, el éxito de colonización y ampliación de la variación aumentando el potencial evolutivo y la especiación (Gavrilets 2003; Gray y Mckinnon 2007; McPeck y Gavrilets 2006; Ahnesjö 2006). El polimorfismo también puede tener una función antidepredatoria, ya que la existencia de varios morfos en la población dificulta la “imagen de búsqueda” para el depredador, disminuyendo la probabilidad de depredación (Pietrewicz y Kamil 1977; Johnsson et al. 2004; Ruxton et al. 2004; Merilaita y Tulberg 2005; Merilaita et al. 2014). Los morfos de color intrapoblacionales se han asociado a estrategias de vida alternativas, en muchos casos bajo selección dependiente de las frecuencias; entendiendo como estrategia al conjunto de rasgos de distinta índole (morfológicos, conductuales, fisiológicos) que determinan el patrón de

comportamiento que será adoptado en cualquier situación y que puede conferir ventajas en la adecuación de los individuos dependiendo del contexto ecológico y social (Alonzo y Warner 2000; Sinervo y Lively 1996, Bastiaans et al. 2013). Para que estas estrategias se mantengan y evolucionen deben de tener una base genética, y en teoría cada una debería implicar los mismos costos en adecuación, lo que les permite coexistir (Cross 1985; Maynard Smith 1982). Sin embargo, los polimorfismos pueden también mantenerse por alelos recesivos o por heterocigosis, sin que ocurra selección (Mitchell-Olds et al. 2007).

Para entender cómo se mantienen en la población las estrategias alternativas, una aproximación que ha sido clave es el análisis desde la perspectiva de la selección dependiente de las frecuencias. Desde esta perspectiva, el beneficio en adecuación de cada estrategia alternativa, y por lo tanto fenotipo, depende de la frecuencia relativa de las diferentes estrategias (Maynard Smith 1982). La selección dependiente de la frecuencia negativa es la forma más común de selección que actúa para mantener el polimorfismo dentro de las poblaciones (Alonzo y Warner 2000). La selección dependiente de la frecuencia negativa consiste en que una estrategia tiene baja adecuación cuando es común, pero cuando es rara su adecuación aumenta. Este tipo de selección puede permitir la convivencia estable de dos o más estrategias alternativas. Cuando ambas estrategias se encuentran en equilibrio tienen la misma adecuación (Alonzo y Calsbeek 2010). Cuando existen dos estrategias en la población en teoría es relativamente fácil llegar a un equilibrio dinámico: cuando la estrategia de baja frecuencia aumenta, su adecuación comienza a disminuir

sucediendo lo contrario para el otro morfo. Sin embargo, con más de dos estrategias en la población, el sistema puede dar lugar a oscilaciones, en donde la mayor adecuación y el aumento en la frecuencia de cada morfo pueden ser distintos en cada ciclo, pero termina repitiéndose al cabo de cierto tiempo, dando lugar a un juego al que se ha llamado “piedra-papel-tijera” (Sinervo y Lively 1996). En este tipo de dinámicas cada estrategia tiene fortalezas y debilidades que resultan, dependiendo del contexto ecológico, en ventajas o desventajas en adecuación en comparación a las otras estrategias (Buss y Jackson 1979; Paquin y Adams 1983; Sinervo y Lively 1996; Kerr et al.2002).

### ***2.3 Polimorfismo de color y selección sexual***

Debido a su estrecha relación con la selección sexual, los morfos de color intrapoblacionales se han asociado con estrategias reproductivas alternativas (Alonzo y Warner 2000; Sinervo y Lively 1996, Bastiaans et al. 2013). Estas estrategias conductuales alternativas se encuentran ligadas a los polimorfismos de coloración y pueden conferir ventajas en la adecuación de los individuos (Alonzo y Warner 2000; Sinervo y Lively 1996); al tener una base genética, en teoría cada una tiene las mismas probabilidades de sobrevivir a largo plazo permitiéndoles coexistir (Gross 1985; Maynard Smith 1982).

La competencia agresiva entre machos puede ser una fuente de selección dependiente de la frecuencia negativa que estabiliza el polimorfismo fenotípico cuando la agresión es mayor entre individuos del mismo morfo (Dijkstra et al. 2005). Si la agresión se sesga hacia machos rivales fenotípicamente similares, los

fenotipos masculinos raros recibirían menos agresión que los comunes. Esto podría, en teoría, conferir una ventaja de adecuación a los machos del fenotipo poco frecuente en relación con los machos del fenotipo más abundante, promoviendo así la invasión de nuevos fenotipos y facilitando la convivencia de diferentes morfos (Dijkstra et al. 2009). Adicionalmente, la competencia agresiva puede desembocar en desplazamiento de caracteres reproductivos entre especies estrechamente relacionadas y también puede afectar la evolución de polimorfismos de coloración (Sinervo y Calsbeek 2006). Lo anterior podría implicar que la agresión diferencial entre diferentes morfos puede llevar a especiación simpátrica (Dijkstra et al. 2006; Dijkstra et al. 2007).

Un claro ejemplo de cómo la competencia agresiva entre machos puede estabilizar el polimorfismo fenotípico es el que encontramos en la coloración de las cabezas de las aves conocidas como Diamante de Gould (*Erythrura gouldiae*), en esta especie los machos de cabeza roja dominaron a los de cabeza negra, los cuales a su vez, dominaron a los de cabeza amarilla en ensayos de competencia (Pryke y Griffith 2006). Durante las pruebas se enfrentó a cada individuo contra machos de los distintos morfos y después contra machos experimentales a los que se les manipuló la coloración de la cabeza en dos diferentes contextos de competencia para establecer la dominancia: competencia por alimento y competencia por una dominancia jerárquica establecida en función de la altitud de la zona en que se perchaban. Los autores sugieren que las relaciones de dominancia asimétricas entre los diferentes morfos influyen en la adecuación

relativa de cada morfo y por lo tanto contribuyen al mantenimiento de estos tres fenotipos discretos en el medio silvestre (Pryke y Griffith 2006).

En lagartijas territoriales el estudio clásico de polimorfismo como estrategias alternativas es el de la lagartija de mancha lateral nortea (*Uta stansburiana*). En estas lagartijas los machos pueden presentar sacos gulares anaranjados, amarillos o azules, cada variante difiere en su conducta y estrategia reproductiva, y las diferencias entre morfos de color tienen una base genética. En un contexto de competencia intrasexual, los machos con saco gular anaranjado son más agresivos que los de color amarillo y azul oscuro (Sinervo y Lively, 1996). Los machos con garganta azul cuidan a sus hembras y evitan que los escurridizos de garganta amarilla se escabullan en el territorio, pero la protección es ineficaz contra los de garganta anaranjada que son los más agresivos (Sinervo y Lively, 1996). Los machos de garganta anaranjada ultra-dominantes mantienen territorios grandes dominando a los vecinos de garganta azul pero a menudo son engañados por los machos satélites de garganta amarilla (Sinervo y Lively, 1996). Por último, los machos de color amarillo (los menos agresivos) tienen descendencia a través de cópulas secretas, a menudo comparten la paternidad de los hijos dentro de la camada de una hembra y tienen la tasa más alta de paternidad post-mortem (i.e. número de descendientes resultado de fertilizaciones ocurridas después de que el padre ya estaba muerto), indicando que la competencia espermática es un componente importante en esta estrategia (Zamudio y Sinervo 2000). Es decir, las tácticas furtivas de los machos de garganta amarilla son más efectivas contra los machos de garganta anaranjada. Sin embargo, el éxito relativo de cada morfo varió entre años, lo que por lo que la selección dependiente de la frecuencia que



surge de la competencia local y la variación ambiental pueden promover las condiciones que favorecen cada morfo, y así preservar las tres estrategias de este sistema piedra-papel-tijera a largo plazo (Sinervo y Lively, 1996).

En lagartijas, las hembras de algunas especies usan señales visuales como los parches de color en los sacos gulares y otras partes del cuerpo en la elección de pareja (e.g. Sinervo y Bleay 2007). En *S. grammicus* no se ha probado como tal la preferencia de las hembras hacia machos con distintos colores del saco gular pero si se encontró que las hembras responden al color de la garganta al evaluar parejas potenciales, son capaces de distinguir entre machos simpátricos y alopátricos y cuando los machos alopátricos muestran un color de garganta que está ausente en su población de origen el rechazo es mayor (Bastiaans 2014). La variación en las preferencias de pareja de las hembras dentro de las poblaciones es otro factor que puede contribuir al mantenimiento de polimorfismo en los caracteres sexuales secundarios masculinos (Van der Sluijsa et al. 2007; Forsman y Shine 1995). En este caso, los morfos podrían mantenerse al conferir a las hembras una mayor gama de opciones para elegir en ambientes y dinámicas poblacionales cambiantes que podrían derivar en modificaciones en las preferencias de las hembras de acuerdo a lo que les conviene en ese momento.

Las poblaciones polimórficas son en general menos vulnerables a los cambios ambientales y el riesgo de extinciones es menor en comparación con las poblaciones monomórficas (Forsman et al. 2008). Se espera que los diferentes morfos no utilicen exactamente los mismos recursos disponibles y ocupen distintos

microhábitats, de tal manera que si existe un alto grado de variación intrapoblacional el nicho total ocupado por la especie será más amplio (Van Valen 1965; West-Eberhard 1986; Forsman y Shine 1995). Por lo tanto, la competencia intraespecífica es menos severa en poblaciones polimórficas que en monomórficas. Una población puede cambiar de un estado polimórfico a uno monomórfico a través de la eliminación de los fenotipos y genotipos por selección natural y deriva génica (Forsman et al. 2008). En un estudio biogeográfico de lagartijas con polimorfismo de color de la garganta, se encontró que la coloración amarilla asociada a una estrategia satélite, se ha perdido en al menos ocho eventos separados, en poblaciones independientes de lagartijas lo que sugiere una historia dinámica en la presencia/coexistencia de los diferentes morfos (Sinervo y Lively 1996).

Si la selección disruptiva favorece morfos alternativos en una zona de colindancia de distintos ambientes, una población puede desarrollarse gradualmente en diversas zonas geográficas (Forsman et al. 2008). El polimorfismo también puede constituir una etapa intermedia en la formación de nuevas especies. Por lo tanto, se espera que las poblaciones polimórficas respecto al color, experimenten mayores tasas de especiación simpátrica (Gray y McKinnon 2007; McPeck y Gavrillets 2006). Muchos polimorfismos pueden ser transitorios o constituyen etapas intermedias en la evolución de la variación geográfica, el dimorfismo sexual o el aislamiento reproductivo y la especiación (Haldane 1962; Forsman y Shine 1995; Gray y McKinnon 2007).

## **2.4 Hormonas, coloración y agresividad**

Los polimorfismos pueden ser morfológicos, conductuales y/o fisiológicos. Cuando morfos alternativos de colores conviven en una población, pueden favorecerse ciertas combinaciones de rasgos ligados a la adecuación, a expensas de otras combinaciones pudiendo generar modificaciones de la arquitectura genética y las vías de desarrollo dando lugar a la divergencia en morfología, fisiología, rasgos de comportamiento y de historia de vida (Forsman et al. 2008).

Se sabe que en general las hormonas sexuales esteroides tienen efectos pleiotrópicos que influyen sobre rasgos de comportamiento, morfológicos, fisiológicos y de historia de vida (Harding 1981; Sinervo et al. 2000; Nelson 2005). La testosterona y las hormonas andrógenas son responsables del desarrollo de los genitales masculinos, así como de una serie de características relacionadas con el dimorfismo sexual tales como la musculatura y la coloración ornamental (Cox et al. 2005; Cox y Calsbeek 2009). La testosterona, además está relacionada con conductas involucradas en la reproducción masculina en las que se incluye la motivación sexual, despliegues sexuales y competencia entre machos (DeNardo y Sinervo 1994; Nelson 2005; Huyge 2009). En muchas especies se ha encontrado que las interacciones sociales modulan rápidamente los niveles de hormonas circulantes en el plasma de los machos y estos cambios se relacionan con una respuesta conductual individual (Harding 1981).

Las hormonas esteroideas sexuales están involucradas en el control de la expresión del dimorfismo sexual y en la expresión de los caracteres sexuales

secundarios (Nelson 2005; Cox et al. 2008; Cox y Calsbeek 2009). Una vía de producción de testosterona es a través del metabolismo de los esteroides de la progesterona (Moore et al. 1985). Por lo tanto la correlación entre la coloración y comportamiento entre los sexos podría ser regulada por un alelo alternativo para un gen regulador que determine la velocidad a la que la progesterona se convierte en testosterona. Se ha propuesto que un gen regulador de gran actividad aumentaría la testosterona y reduciría la progesterona. La variación genética que puede llegar a existir en el regulador de la hormona liberadora de gonadotropina puede llevar al surgimiento de distintos morfos (Sinervo y Zamudio 2001).

En lagartijas existe una estrecha relación entre la coloración y las concentraciones de ciertas hormonas como la testosterona (Cox et al. 2008). Por otra parte, esta hormona también está involucrada en la agresión de las lagartijas. La expresión de la coloración de la garganta en lagartijas macho y hembra está determinada genéticamente y parece estar mediada por el sistema endocrino (Moore y Thompson 1990). La coloración anaranjada puede ser inducida en hembras adultas mediante la inyección de progesterona (Cooper y Greenberg 1992). Mientras que la coloración azul en el lagarto de árbol (*Urosaurus ornatos*) parece estar bajo el control de la testosterona (Hews y Moore 1995) y se sabe que en lo que respecta a las coloraciones azules con componente ultravioleta, en diversas especies de lagartos que incluyen a *Lacerta schreiberi*, los machos con mayor brillo y saturación en UV y azul son dominantes sobre machos con menor brillo y saturación (Martín et al. 2009), mientras que en *Sceloporus occidentalis* se ha encontrado que poblaciones que viven a mayores elevaciones son más oscuras y presentan un comportamiento más agresivo que aquellos individuos de

poblaciones ubicadas a elevaciones más bajas y que presentan coloraciones más claras (Seddon y Hews 2016).

Por otra parte, los niveles más altos de agresión en los machos con saco gular anaranjados se correlacionan con altos niveles de testosterona (Sinervo y Lively 1996, Sinervo et al. 2000), que es el activador general de agresión en lagartijas. En *Sceloporus undulatus* la divergencia sexual en coloración ventral se correlaciona temporalmente con la divergencia sexual de testosterona en plasma en machos juveniles y hembras, apoyando la hipótesis de que el dicromatismo sexual está regulado al menos en parte por la testosterona (Cox et al. 2005). Se ha sugerido que la coloración ventral puede ser una señal costosa de producir y de mantener porque implica un incremento en la concentración de testosterona en sangre, y eso a su vez compromete la función del sistema inmune (Cox et al. 2008). Esto se observó claramente en *S. virgatus* cuando al poner implantes de testosterona aumentó el parasitismo de ácaros y al disminuir las concentraciones de esta hormona mediante castración quirúrgica se observó un parasitismo significativamente menor (Cox y John-Alder 2007). Otro de los costos asociados a altas concentraciones de testosterona en lagartijas que fue observado en *Uta stansburiana*, se da a nivel cerebral al disminuir el volumen cortical y la neurogénesis (LaDage et al. 2017).

También se ha encontrado que la testosterona no sólo está ligada a la agresión en lagartijas sino que está íntimamente relacionada a la territorialidad en los mismos (DeNardo y Sinervo 1994). Niveles más altos de testosterona pueden inducir un mayor uso del área y pueden causar una regulación positiva en los atributos del hipocampo, particularmente en la memoria espacial. Por lo tanto, la

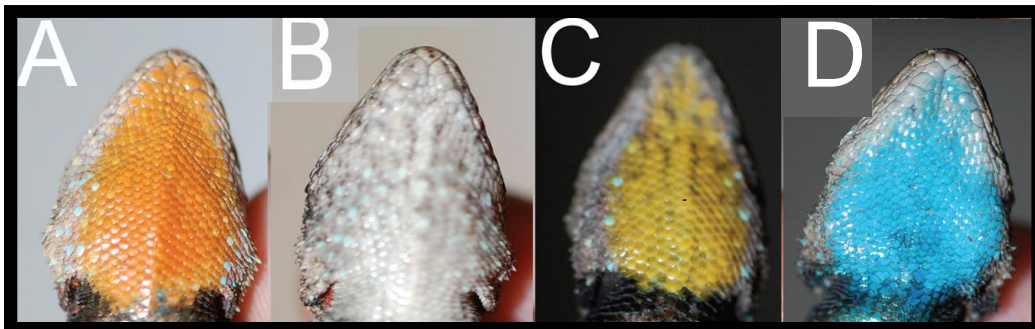
testosterona puede ser el vínculo mecanicista entre el uso espacial del área y el cerebro. Además, esta hormona puede modular los atributos corticales mediales independientemente de las experiencias de procesamiento espacial, por lo que los machos territoriales parecen ser más sensibles a las alteraciones en los niveles de testosterona en comparación con los no territoriales (LaDage et al. 2013).

## **2.5 Lagartija del mezquite**

*Sceloporus grammicus microlepidotus*, conocida como lagartija del mezquite, es una especie de lagartija pequeña de la Familia Phrynosomatidae que habita en la mayoría de las regiones desérticas y montañosas de México (Hall 1973; Ramírez-Bautista et al. 2004), se encuentra en casi todos los estados y puede habitar zonas urbanas (Ramírez-Bautista et al. 2004). Es una especie de hábitos arbóreos y saxícolas, es vivípara y algunas poblaciones presentan su máximo actividad de cortejo y apareamiento en otoño (Arévalo et al. 1991; Jiménez et al. 2005).

Estas lagartijas presentan una alta variabilidad cariotípica de entre 32 y 46 cromosomas (Hall 1973). Esta especie es considerada un posible caso de especiación incipiente debido a los altos niveles de variación no solo en el número de cromosomas sino también por las grandes diferencias en cuanto a sus hábitats, ciclos reproductivos e historias de vida (Bastiaans et al. 2013). Son lagartijas territoriales y machos y hembras presentan coloraciones polimórficas del saco gular, así como parches abdominales de color azul en los machos (Leyte et al. 2005; Cox y John-Alder 2008), y anaranjados en las hembras (Weiss 2002). Los morfos de coloración gular que se han reportado para machos y hembras son anaranjados, amarillos, azules y blancos (Figura 1), pero se ha observado que en

las poblaciones estudiadas, no se encuentran azules y blancos coexistiendo (es uno u el otro). En las poblaciones, además de las coloraciones de sacos gulares puros hay también heterocigotos que presentan combinaciones de dos colores en el gular (Bastiaans et al. 2013). Respecto al morfo blanco en particular, se sabe que se ha originado al menos dos veces (Bastiaans et al. 2013).



**Figura 1.** Los morfos puros de coloración de gular presentes en los machos de la lagartija del mezquite son (a) naranja, (b) blanco, (c) amarillo y (d) azul.

De acuerdo con la evidencia de que el color del gular de *S. grammicus* tiene una base genética de 1 locus con 3 alelos (Bastiaans 2015), se ha sugerido que cada morfo de coloración responde a una estrategia reproductiva diferente y la dinámica de ellas varía dependiendo de los morfos presentes en cada población. Bastiaans et al. (2013) al realizar pruebas conductuales en cautiverio de competencia entre machos encontraron que los machos de Cerro Peña Nevada (Nuevo León), una población con presencia de machos con gulares azules, los machos más agresivos eran aquellos con saco gular azul, seguidos por los anaranjados y finalmente los amarillos; mientras que los machos de la población de San Antonio de las Alazanas (Coahuila), en la que se encuentran machos con sacos gulares blancos (pero no con azules), el morfo más agresivo fue el amarillo,

seguido por el anaranjado, mientras que los machos de saco gular blanco fueron los menos agresivos. Lo que sugiere que los morfos de color están asociados con variaciones conductuales. Sin embargo, se desconoce si estas diferencias en color y conducta agresiva de los machos se relacionan también con diferencias fisiológicas entre los machos de diferente color de gular.

En este estudio evaluamos mediante ensayos conductuales en cautiverio la conducta agresiva de machos de diferente color de gular cuando se enfrentan a machos con colores de gula del mismo o diferente color de entre pares de machos de tallas similares de tres poblaciones; Parque Nacional La Malinche (Tlaxcala), Chapultepec (Ciudad de México) y Sierra de Guadalupe (Estado de México). Para la población de La Malinche, en donde los machos presentan morfos con coloraciones anaranjadas, amarillas y blancas, también evaluamos si la agresividad de los machos de diferentes colores de gular se relaciona con la concentración de testosterona basal en plasma sanguíneo (en este estudio consideramos los niveles de testosterona total a la captura como niveles de testosterona basal).



### 3 OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo son evaluar en machos de *Sceloporus grammicus microlepidotus*:

- (1) si existen diferencias entre los morfos de color del saco gular en la agresividad, y
- (2) si las conductas de agresividad y la coloración gular se relacionan con la concentración de testosterona basal.

## 4 HIPÓTESIS

En la lagartija del mezquite, los machos de diferente color de saco gular representan diferentes estrategias conductuales relacionadas con diferencias en la agresión y diferencias en la concentración de testosterona.

## 5 PREDICCIONES

Dado que las poblaciones de estudio presentan morfos con coloraciones anaranjadas, amarillas y blancas, se espera que:

- La frecuencia de conductas agresivas será mayor en los machos con gulares amarillos, seguido por los de saco gular naranja, y por último los de gular blanco.
- Los machos con mayores concentraciones de testosterona realizarán una mayor cantidad de conductas agresivas hacia los otros machos.
- Los machos con saco gular amarillo presentarán mayores concentraciones de testosterona que los naranjas y estos a su vez tendrán una concentración mayor de esta hormona que los individuos con sacos gulares blancos.

## **6 MATERIALES Y MÉTODOS**

Para este estudio se utilizaron 21 machos colectados en la población de lagartijas del mezquite de El Parque Nacional La Malinche (Tlaxcala) del 9 de noviembre al 9 de diciembre del 2015 entre las 9:00 am y las 6:30 pm en la Ex-Hacienda San Antonio (N 19.24435°, O 97.98963°), que se encuentra en el municipio de Ixtenco en Tlaxcala, a las faldas del volcán La Malinche a una elevación de 2,591 msnm. De la muestra total de machos capturados en esta población tres de ellos no resistieron al cautiverio y murieron y otro escapó, por lo que sólo 17 participaron en los enfrentamientos. De estos 9 fueron de gular amarillo, 3 de anaranjado y 5 blancos. Para evaluar si las tendencias en el comportamiento agresivo y el color del gular de los machos eran similares en otras poblaciones, se analizaron videos de enfrentamientos de 21 machos de la población de Chapultepec (Ciudad de México) y 21 machos de Sierra de Guadalupe (Estado de México) capturados en el periodo de noviembre y diciembre de 2013. Los videos analizados forman parte de otro estudio con objetivos diferentes, pero se llevaron a cabo bajo las mismas condiciones experimentales de nuestro trabajo (Argaez, 2015).

### **6.1 Colecta, medidas morfométricas y de color de los ejemplares**

Los machos se capturaron con cañas de pescar a las que se les realizó un nudo corredizo en el extremo más delgado. Cada lagartija se guardó en un costal de tela de poliéster mientras fue transportada al Instituto de Ecología, UNAM, donde se llevaron a cabo los ensayos. Al final del experimento las lagartijas fueron liberadas en los sitios donde fueron colectadas a partir de las referencias anotadas para cada individuo en el proceso de captura. Durante el mismo día de su captura, los machos se pesaron con una balanza electrónica ( $\pm 0.01$  g) y se les midió con un vernier ( $\pm 0.01$  mm) la longitud hocico cloaca (LHC), la longitud de la cola (LC), y la longitud total (LT). Además, para los machos de la Malinche se midió el ancho de la mandíbula como un estimador del complejo mandibular abductor. Para esto se midió con el vernier la parte externa y más ancha de la cabeza que es donde inicia la mandíbula. El complejo mandibular abductor se considera en lagartijas territoriales, un buen indicador (independiente del tamaño corporal) de la fuerza de mordida, que está relacionado con qué tan competitivo es un macho (Lappin et al. 2006). La coloración del saco gular y de los parches azules ventrales de los machos de las tres poblaciones, se midió usando un espectrofotómetro portátil que calcula el porcentaje de reflectancia desde la región UV hasta los rojos lejanos (360 a 740 nm) con intervalos de registro de 10 nm (Minolta CM-2600d). Las mediciones se realizaron en campo al momento de la captura y durante el cautiverio antes y después de cada enfrentamiento. El espectrofotómetro se puso en contacto sobre el vientre o la garganta de la lagartija, con un ángulo de  $90^\circ$  y se programó para que en una misma toma lanzara tres disparos, entre uno y otro el

espectrofotómetro se movía por la zona que estaba siendo medida. A partir de las tres medidas se obtuvo un promedio de reflectancia. Para los análisis se usaron las curvas de color de los 360 a los 700 nm debido a que éste es el rango en que las lagartijas pueden ver (Honkavaara et al. 2002). De las curvas de reflectancia se calcularon de los sacos gulares el croma amarillo (suma de reflectancia de 570-590 nm dividido por el total de reflectancia hasta 700 nm), el croma naranja (suma de reflectancia de 590-620 nm dividido por el total de reflectancia hasta 700 nm) y el brillo del gular que es equivalente al porcentaje de reflectancia máxima (valor de reflectancia máxima). A partir de las curvas de reflectancia de los parches ventrales se calculó el valor cromático azul (suma de reflectancia de 450-490 nm dividido por el total de reflectancia hasta 700 nm) y el brillo del parche ventral (valor de reflectancia máxima; Arguez 2015). El croma azul es una medida de la saturación del color, mientras que la reflectancia máxima ( $R_{max}$ ) es un índice de la luminosidad de una superficie; valores más altos de  $R_{max}$  corresponden a coloraciones más brillantes y claras (Hill y McGrew 2006). Exclusivamente para los machos de la Malinche, se realizó una clasificación visual en campo del color de gular.

## **6.2 Ensayos de conducta agresiva entre machos**

Los machos capturados de las tres poblaciones, se mantuvieron en cautiverio en terrarios del Instituto de Ecología UNAM a una temperatura promedio de 26°C, con un fotoperiodo de 11 horas luz y 13 oscuridad, con lámparas que emiten en UV, que estos organismos necesitan para la fijación de calcio y vitaminas A y D3 (Adkins et al. 2003); fueron alimentados con tres gusanos de harina (*Tenebrio molitor*) al día y agua *ad libitum*. Las lagartijas se mantuvieron por diez días en los terrarios sin ningún tipo de manipulación para que se aclimataran al cautiverio.

Para los ensayos se formaron pares de machos con todas las combinaciones posibles de morfotipo gular que fueron determinados tanto visualmente como por los valores de cromatismo del espectrofotómetro, tomando en cuenta que la diferencia de tamaño (LHC) entre los individuos disponibles fuera la menor posible (diferencia promedio en LHC entre los machos fue de  $3.4 \pm 0.8$  mm, en un rango de 0.1-7.7 cm). Para los organismos de Chapultepec y Sierra de Guadalupe cada lagartija participó solo una vez como focal, y entre 1-3 veces como rival (siempre contra distintas lagartijas focales). Los intervalos entre ensayos para una misma lagartija fueron de tres días para permitir que las lagartijas se recuperaran (Argaez 2013). De la población de la Malinche, una lagartija participó como focal en dos ensayos. Los ensayos de competencia entre machos se realizaron entre las 10:00 y las 16:00 hrs y se grabaron con cámaras

de video. Para las grabaciones se utilizaron una videocámara Sony HDR-CX220 y otra Panasonic HDC-TM40.

Como arenas para los encuentros entre machos se utilizaron terrarios de cristal de 50 X 30 X 26 cm. Cada terrario estaba equipado con una lámpara de luz UV y una placa térmica (Exo Terra Heatwave) fijada por fuera al piso del terrario. Las observaciones se llevaron a cabo en una habitación cerrada que contaba con dos calentadores que regulaban la temperatura para mantenerla a 30°C. Para corroborar que todos los ensayos se realizaran a la misma temperatura y que se mantuviera constante, la temperatura se midió al inicio y al final de cada enfrentamiento obteniendo con un termómetro láser de infrarrojo la temperatura del sustrato, de la base y de las paredes de la arena; el promedio de la temperatura fue de 30°C ± 0.19. Para los machos de la Malinche, las pruebas no se realizaban hasta que todos alcanzaban una temperatura de piel de 30°C, esto se logró dejando a los machos reposar sobre una placa térmica que se encontraba a esta temperatura. Para proveer de sustrato se colocaron tablas de madera que fueron cambiadas y lavadas con una solución de cloro al 1% después de cada enfrentamiento.

Los ensayos de competencia entre machos tuvieron una duración de 20 minutos más 10 minutos de aclimatación al inicio de cada prueba (Bastiaans et al. 2013; Arguez 2013). Para mantener separadas a las lagartijas durante el tiempo de aclimatación, se adaptó un separador de plástico opaco ubicado justo en el medio, unido a un sistema de polea que permitía su extracción a distancia sin perturbar a las lagartijas con la presencia humana. Previo a cada enfrentamiento

se asignó a cada individuo de manera aleatoria al lado de la arena que ocuparía, así como el color de la marca que se colocaba con pintura de agua en la cola para distinguir con mayor facilidad a cada lagartija en los videos. La marca de color se realizó con pintura acrílica marca Politec en colores verde claro #312 o morado #334 y consistía en una línea delgada colocada con un pincel en la parte dorsal de la punta de la cola; se les caía sola en dos días después de su colocación.

A partir de los videos se registró el número de conductas agresivas observadas en cada prueba por cada uno de los machos. Las conductas agresivas que se tomaron en cuenta fueron: aproximación al macho contrincante, flexiones sin compresiones, flexiones con compresión mostrando coloración ventral y gular, vibración y ondulación de la cola, compresiones laterales, contacto físico, sometimiento, mordida y baile alrededor del otro macho (descripción de conductas en Anexo II, Bastiaans et al. 2013). Los videos de las pruebas de agresión de las tres poblaciones fueron analizados por cuatro personas diferentes que previamente habían realizado pruebas de confiabilidad inter e intra observador hasta conseguir un porcentaje de confiabilidad del 95%.



### **6.3 Determinación de testosterona**

Solo para los machos capturados en la Malinche, se tomó en el campo a cada lagartija una muestra de sangre de 0.5 ml, inmediatamente después de la captura. Para esto se insertó una aguja de 27G ½ (0.4 mm x 13 mm) en el interior de la vena de la cola (en la parte ventral) y la sangre se extrajo con una jeringa heparinizada de 1 ml. Sólo en caso de que goteara sangre de la cola se utilizaban capilares con heparina. Para definir el protocolo de toma de muestras de sangre previamente se realizó un estudio piloto (Anexo 1). En el campo, todas las muestras fueron etiquetadas al momento y se conservaron en una hielera con bolsas refrigerantes de gel hasta la llegada al laboratorio de la estación de La Malinche donde inmediatamente fueron centrifugadas a 10,000 RPM durante 10 minutos. Se guardó por separado el plasma y la parte roja de la sangre en tubos eppendorf que se almacenaron en un tanque de nitrógeno líquido hasta su análisis. Antes de iniciar con este estudio se llevó a cabo un estudio piloto para evaluar la posibilidad de estimar los niveles de testosterona en heces y saliva (Anexo 1). Sin embargo, no se encontró relación entre las concentraciones de testosterona en sangre, heces y saliva, por lo tanto las concentraciones en las últimas dos no pueden ser consideradas como indicadores confiables de los niveles de testosterona y se decidió utilizar el plasma sanguíneo para determinar la concentración de la misma.

En el laboratorio se realizó un proceso de extracción de testosterona para todas las muestras de sangre tomadas en campo añadiendo 5 ml de formaldehído a cada una de las muestras, se agitaron en el vortex durante 10 minutos y se

centrifugaron durante 5 minutos a 10,000 RPM. Las muestras se dejaron en un lugar cálido con las tapas abiertas hasta que el formaldehído se evaporó y cuando esto sucedió se repitió el proceso. Después de la extracción, en alícuotas de aproximadamente 0.2 ml de plasma sanguíneo, se determinaron las concentraciones de testosterona por duplicado mediante ELISA, utilizando un EIA Kit testosterona (Cayman Chemical Company) según las instrucciones del fabricante (Arteaga et al. 2008). Se procesaron 35 muestras para 14 de las 21 lagartijas; se usaron dos muestras con distintas concentraciones (más y menos diluidas), de las cuales 24 tuvieron resultados de ensayo aceptables ya que las concentraciones obtenidas entraban dentro del rango de detección del espectrofotómetro. Todas las muestras se analizaron por duplicado. El ensayo tiene un rango de detección de 3.9-500 pg/ml y una sensibilidad de aproximadamente 6 pg/ml, con un coeficiente de variación intraplaca de 13.8. Todas las muestras fueron procesadas en una misma placa por lo que no existe variación entre placas.

#### **6.4 Análisis estadístico**

Debido a que solo para los machos de la Malinche se realizó una clasificación visual en campo del color de gular y que estos machos de gular amarillo, anaranjado y blanco difieren significativamente en los valores cromáticos amarillo ( $F_{2,135} = 66.06$ ,  $P < 0.0001$ ) y naranja ( $F_{2,135} = 85.86$ ,  $P < 0.0001$ ) (Tabla 1), se usaron los intervalos de confianza de estos machos de la Malinche como referencia para clasificar por color de gular a los machos de Chapultepec y Sierra de Guadalupe (ver Anexo 3). Los machos con valores más altos de croma amarillo y anaranjado pertenecen al morfo amarillo, los de valores intermedio al morfo anaranjado y los de valores más bajos al blanco. Usando estos criterios de clasificación se pudieron asignar de manera confiable a un grupo de color de gular al 88% de los machos de Chapultepec y Sierra de Guadalupe, sin embargo en cinco casos de machos clasificados con sacos gulares blancos (dos de Chapultepec y tres de Sierra de Guadalupe) los intervalos se sobrelapan por lo que no se ajustan por completo a los criterios; estos cinco machos si se incluyeron en los análisis. El color gular como variable categórica así como las variables de color estimadas de las curvas de reflectancia se usaron en los análisis de la conducta de agresiones en los ensayos de competencia entre machos. Los análisis de color se llevaron a cabo usando las variables continuas (ver abajo).

**Tabla 1.** Morfos de color de gular de los machos de la Malinche. En la tabla se muestran los valores promedio de reflectancia y los intervalos de confianza al 95% del croma amarillo (570-590/suma de reflectancia 360-700 nm), del croma naranja (590-620/suma de reflectancia 360-700 nm) y del brillo del gular (reflectancia máxima) de machos de morfos de colores puros determinado visualmente en el campo (amarillo n = 10, naranja n = 6 y blanco n = 5).

	<b>Gular amarillo</b>	<b>Gular naranja</b>	<b>Gular Blanco</b>
<b>Croma amarillo</b>	0.1180	0.1113	0.1089
	0.114 – 0.122	0.107-0.116	0.104-0.114
<b>Croma naranja</b>	0.1701	0.1613	0.1584
	0.165-0.176	0.154-0.168	0.151-0.166
<b>Brillo gular</b>	39.06	35.99	38.80
	35.36-42.76	31.21-40.77	33.56-44.04

### Competencia entre machos

Para los análisis de los ensayos de competencia entre machos se calculó un índice de agresión sumando para cada macho las frecuencias de todas las conductas registradas (aproximaciones al contrincante, flexiones, flexiones con compresión, vibraciones y ondas con la cola, compresiones laterales, contacto físico, sometimiento, mordidas y bailes; ver descripción de conductas en Anexo 2). Se decidió usar como índice de agresividad de cada macho a la suma de todas las conductas registradas debido a que (1) todas estas conductas han sido descritas y consideradas previamente como conductas de agresión para *S. grammicus* (Bastiaans et al. 2013), (2) algunas de las categorías conductuales registradas ocurrieron con una frecuencia muy baja lo que impide su análisis estadístico, y (3) el número de diferentes conductas registradas es alto, por lo que la interpretación

de las conductas por separado sería compleja. En 9 de los 69 ensayos de las tres poblaciones el macho focal y el rival no realizaron conductas agresivas por lo que estos ensayos no se usaron en los análisis. Sin embargo, los resultados de los modelos que incluyen estos ensayos sin ninguna actividad son similares cualitativamente a los reportados. Los análisis se llevaron a cabo usando modelos lineales mixtos con una distribución Poisson y una función de enlace log. Los modelos incluyeron la identidad de la lagartija rival como variable aleatoria debido a que en mi diseño experimental un mismo macho podía participar en más de un ensayo como rival (14 de las 17 lagartijas de la Malinche que entraron a los ensayos participaron en entre 2 y 4 enfrentamientos diferentes y en las otras dos poblaciones participaron entre 2 y 3 enfrentamientos). Para los análisis se juntaron los datos de las tres poblaciones, sin embargo la población al no resultar un factor significativo en análisis previos no se incluyó en los modelos finales. La frecuencia de las agresiones del macho focal se analizó utilizando dos modelos: (1) el primer modelo incluyó el **color del gular** (amarillo, anaranjado o blanco) **como factor**, la frecuencia de agresiones del macho rival como covariable y la interacción entre estas dos variables, y (2) el segundo modelo incluyó **el croma amarillo como variable continua**, la frecuencia de agresiones del macho rival, y la población como factor, y las interacciones entre el factor y las covariables. Dado que la coloración amarilla y anaranjada presentan una alta correlación (ver resultados), solo se reportan los análisis con el croma amarillo.

### Color del saco gular y testosterona

Para evaluar si los patrones cromáticos del saco gular difieren en los niveles de testosterona en sangre se usaron modelos lineales generales. Debido a que el tamaño de muestra es pequeño porque estos análisis se realizaron únicamente con los machos de La Malinche (n = 10 machos con gular amarillo, 6 machos con gular naranja y 5 machos con gular blanco), no pudimos comparar los 3 morfos de color como estaba originalmente planeado. Por lo que para evaluar la predicción de que los machos con gular amarillo tendrán niveles de testosterona más altos que los otros morfos de color, incluimos a los machos con gulares naranjas y blancos en un mismo grupo, y comparamos este nuevo grupo con los machos de gular amarillo. Para el análisis la concentración de testosterona fue transformada a una escala log, y los modelos incluyeron como factor el color de gular (1 = amarillo, 2 = anaranjados y blancos), y el croma amarillo o anaranjado del gular. Para evitar la colinealidad entre el croma amarillo y naranja (correlación de Pearson entre estas variables = 0.936), estos cromas se analizaron en modelos independientes. Los términos no significativos fueron removidos por el procedimiento de eliminación hacia atrás. Para los análisis se utilizó el programa estadístico R (R Core Team 2016) con el paquete R2admb (Bolker et al. 2016) y la librería glmmADMB.

# 7 RESULTADOS

## *7.1 Descripción de los morfos de color de gular de las tres poblaciones*

El color del gular de las tres poblaciones no difirió en el croma amarillo ( $F_{2, 68} = 1.44, p = 0.24$ ) y el brillo ( $F_{2, 68} = 1.33, p = 0.25$ ), pero los machos de la población de Chapultepec tuvieron un croma anaranjado mayor que los machos de Sierra Guadalupe y la Malinche ( $F_{2, 68} = 5.02, p = 0.009$ ). Los parches ventrales de color azul que presentan los machos de las tres poblaciones no difirieron en el brillo ( $F_{2, 68} = 1.03, p = 0.31$ ), pero sí en el croma azul ( $F_{2, 68} = 116.13, p = < 0.001$ ): la población de Chapultepec presentó los valores más altos, seguida por Sierra de Guadalupe y la Malinche con los valores más bajos de croma azul. Los valores cromáticos del amarillo y anaranjado están muy relacionados entre sí ( $F_{1,68} = 334.24, p < 0.001$ ) y también se relacionaron positivamente con el croma azul de los parches ventrales, pero esta relación no fue diferente entre poblaciones (croma amarillo: croma azul ventral  $F_{1,68} = 7.76, p = 0.007$ , población  $F_{2,68} = 0.65, p = 0.52$ , población x croma azul  $F_{2,68} = 1.27, p = 0.28$ ; croma anaranjado: croma azul ventral  $F_{1,68} = 6.20, p = 0.01$ , población  $F_{2,68} = 0.63, p = 0.53$ , población x croma azul  $F_{2,68} = 1.05, p = 0.35$ ). El brillo del gular y el croma amarillo del mismo no están relacionados ( $F_{1, 68} = 1.72, p = 0.19$ ), esto no cambia entre las tres poblaciones ( $F_{2, 68} = 2.72, p = 0.07$ ) y sucede lo mismo con el croma anaranjado ( $F_{1, 68} = 0.98, p = 0.32$ ) en las tres poblaciones ( $F_{2, 68} = 1.74, p = 0.18$ ).

El tamaño de los machos (LHC) fue distinto dependiendo de la población de origen ( $F_{2, 68} = 44.85, p = < 0.001$ ). En promedio, los machos más grandes se encuentran en la población de Chapultepec ( $70 \pm 0.67$ ), seguidos por los de Sierra de Guadalupe ( $66.72 \pm 0.91$ ), siendo los de La Malinche ( $61.38 \text{ mm} \pm 2.1$ ) los más pequeños.

La relación entre el croma azul de los parches abdominales y la LHC fue significativa ( $F_{1, 68} = 15.05, p = < 0.001$ ); en Sierra de Guadalupe esta relación fue positiva y más notoria que en el resto de las poblaciones mientras que en la Malinche es casi imperceptible. El croma amarillo ( $F_{1, 68} = 3.16, p = 0.08$ ), el croma anaranjado ( $F_{1, 68} = 1.13, p = 0.29$ ), el brillo del gular ( $F_{1, 68} = 3.47, p = 0.06$ ) y el brillo de los parches ( $F_{1, 68} = 1.37, p = 0.24$ ) no tuvieron relación alguna con la LHC.

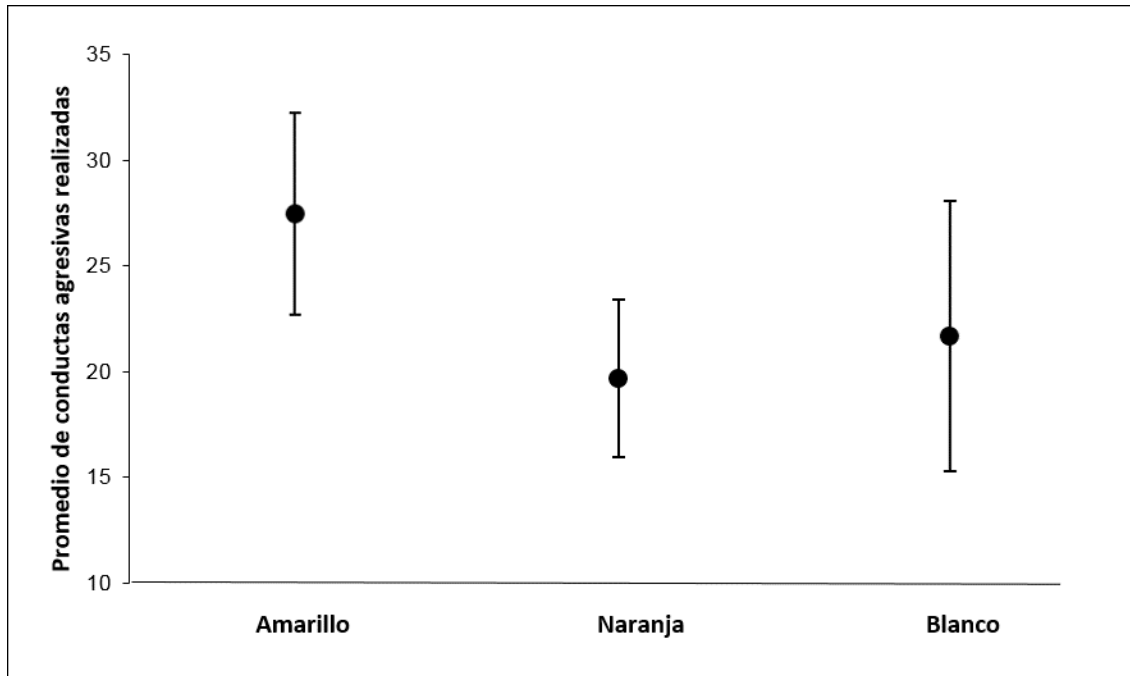


## **7.2 Pruebas de agresividad entre machos de las tres poblaciones**

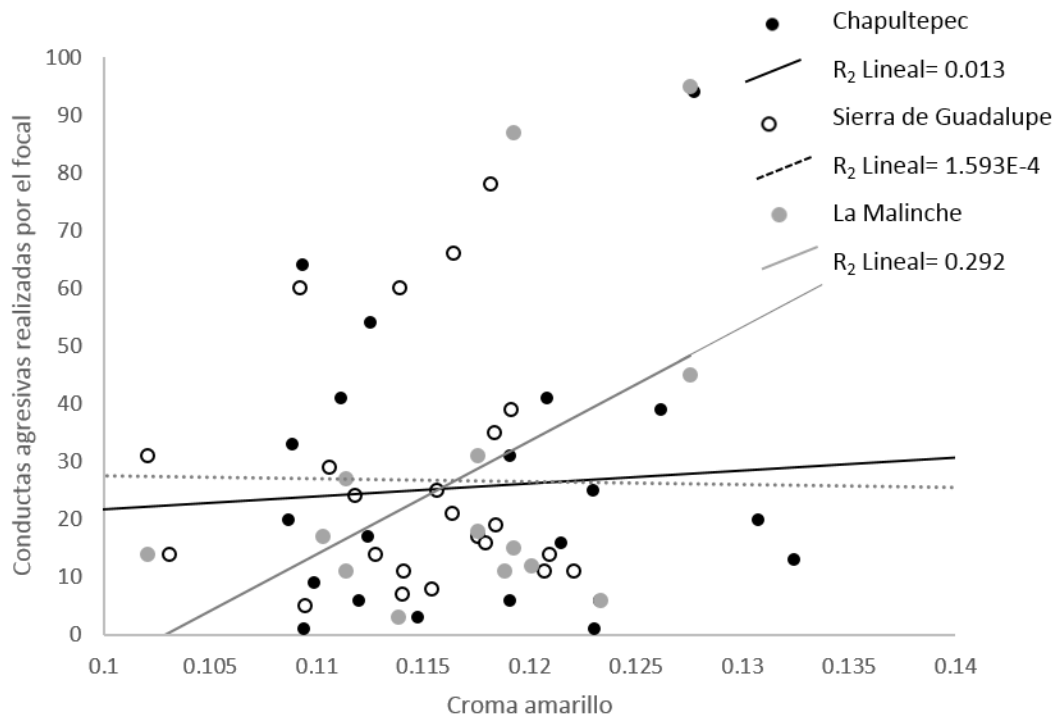
La frecuencia de conductas agresivas del macho focal se relacionó positivamente con la frecuencia de conductas agresivas del contrincante, y difirió en función del color del gular del macho focal para las tres poblaciones (Tabla 2A). Los machos con coloración de gular amarilla fueron más agresivos que los machos anaranjados, mientras que la frecuencia de agresiones de los machos de gulares blancos no difirió de los otros colores (Tabla 2A, Fig 2). Cuando usamos el croma amarillo, en lugar de la clasificación en categorías por color de gular, encontramos que a mayor valor de croma amarillo aumenta la frecuencia de agresiones de los machos focales en la población de la Malinche, sucede lo mismo pero en menor magnitud en la población de Chapultepec y no parece estar relacionado en la población de Sierra de Guadalupe (Tabla 2B, Fig 3). También, la agresión de los machos aumentó cuando la agresión del macho rival aumentó, pero los machos de la Malinche fueron más responsivos que los machos de las otras dos poblaciones (Tabla 2B). Los resultados son similares si se usa el croma anaranjado para todas las poblaciones, por lo que solo reportamos el modelo con croma amarillo.

**Tabla 2.** Análisis de los ensayos de competencia entre machos en modelos que incluyen (A) el color del gular del macho focal como factor, y (B) el croma amarillo del macho focal y la población. En ambos modelos la variable de respuesta es la frecuencia de agresiones del macho focal. Se usaron modelos mixtos generalizados con distribución de errores Poisson y función de enlace log. La identidad del macho contrincante se incluyó como variable aleatoria debido a que 14/44 de los machos participaron en más de un ensayo (1 a 3, ver detalles en métodos). El análisis incluyó 60 ensayos (el color del gular del macho focal fue amarillo en 30 ensayos, naranja en 20 ensayos y blanco en 10 ensayos). En negritas se muestran los modelos finales.

	<b>Estimado ± DE</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>
<b>A</b>			
<b>Intercepto</b>	<b>2.21 ± 0.17</b>	<b>12.61</b>	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Color de gular del macho focal 2</b>	<b>-0.73 ± 0.19</b>	<b>-3.85</b>	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Color de gular del macho focal 3</b>	<b>-0.34 ± 0.32</b>	<b>-1.06</b>	<b>0.28</b>
<b>Agresiones del macho contrincante</b>	<b>0.03 ± 0.004</b>	<b>8.40</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Color gular focal 2 * Agresiones del macho contrincante	0.004 ± 0.006	0.71	0.47
Color gular focal 3 * Agresiones del macho contrincante	0.01 ± 0.01	1.27	0.21
<b>B</b>			
<b>Intercepto</b>	<b>-5.99 ± 2.58</b>	<b>-2.31</b>	<b>0.02</b>
<b>Croma amarillo de macho focal</b>	<b>70.71 ± 21.58</b>	<b>3.27</b>	<b>0.001</b>
<b>Agresiones del macho contrincante</b>	<b>0.02 ± 0.005</b>	<b>5.04</b>	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Población 2</b>	<b>5.27 ± 3.41</b>	<b>1.54</b>	<b>0.12</b>
<b>Población 3</b>	<b>10.02 ± 3.77</b>	<b>2.65</b>	<b>0.007</b>
<b>Croma amarillo de macho focal*población 2</b>	<b>-43.81 ± 28.94</b>	<b>-1.51</b>	<b>0.13</b>
<b>Croma amarillo de macho focal*población 3</b>	<b>-94.36 ± 32.83</b>	<b>-2.87</b>	<b>0.004</b>
<b>Agresiones del macho contrincante*población 2</b>	<b>0.003 ± 0.008</b>	<b>0.43</b>	<b>0.66</b>
<b>Agresiones del macho contrincante*población 3</b>	<b>0.02 ± 0.007</b>	<b>3.44</b>	<b>&lt; 0.001</b>



**Figura 2.** Conductas agresivas realizadas por los machos focales con gulares amarillo (n = 33), naranja (n = 20), o blanco (n = 12). Se muestra el promedio  $\pm$  error estándar. Los análisis se realizaron juntando a las naranjas y blancos pero aquí se muestran por separado para que puedan ser contrastados.



**Figura 3.** Frecuencia de conductas agresivas realizadas por los machos focales en función del croma amarillo mostrando diferencias de acuerdo con la población a la que pertenecen siendo La Malinche la que presenta la mayor inclinación mientras que la pendiente de Sierra de Guadalupe es prácticamente 0.

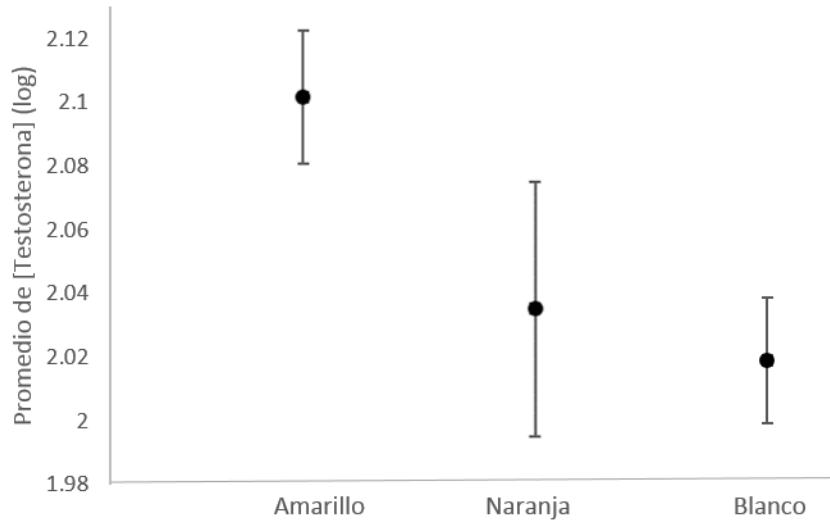
### **7.3 Concentración de testosterona de los morfos de color de gular**

La concentración en sangre de testosterona al momento de la captura fue en promedio mayor en los machos de gular amarillo que en los machos de gular anaranjado y blanco, y se relacionó con el croma amarillo de los gulares (Tabla 3A, Fig 4). Contrario a nuestra predicción, en los machos de gular amarillo los niveles de testosterona estimados disminuyeron al aumentar el croma amarillo, mientras que en los machos de gular anaranjado y blanco los niveles de testosterona aumentaron a mayores valores de croma amarillo (Fig 5); aunque es importante mencionar que la magnitud del efecto es pequeña. Al comparar los niveles de testosterona de los machos en función de su color de gular (incluyendo el croma naranja), los resultados fueron cualitativamente similares al análisis anterior, pero la interacción no fue significativa (Tabla 3B). Los niveles de testosterona no se relacionaron con el croma azul ni el brillo del parche ventral (croma azul  $F_{1, 17} = 0.000$ ,  $p = 0.99$ , brillo parche  $F_{1, 17} = 0.04$ ,  $p = 0.85$ , grupo color gular  $F_{1, 17} = 4.35$ ,  $p = 0.05$ ).

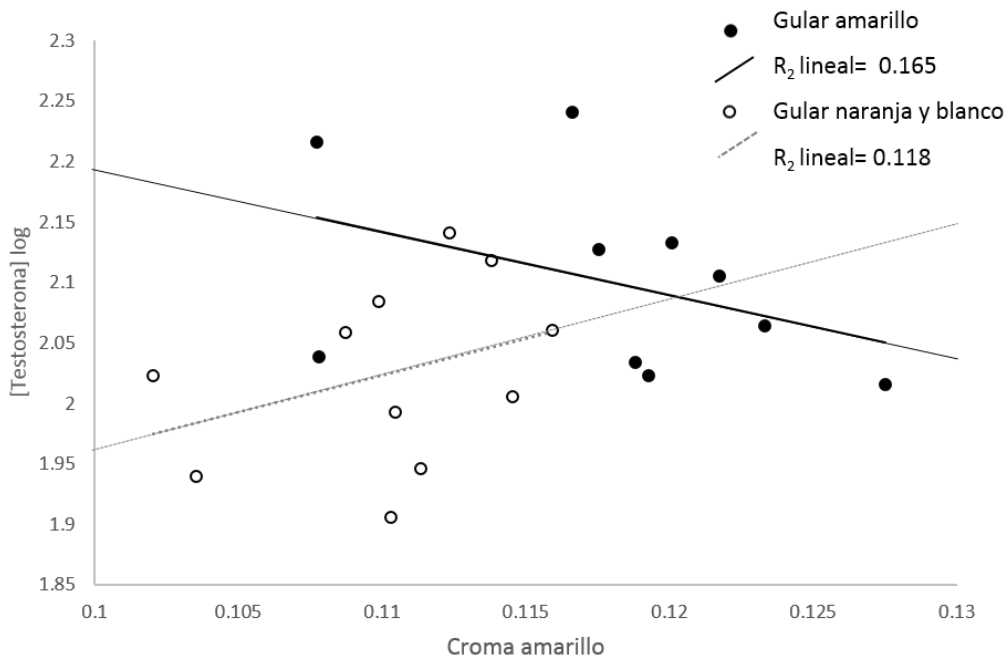
Cuando se consideraron variables morfométricas, los niveles de testosterona tendieron a relacionarse negativamente con el tamaño de la mandíbula de los machos, pero la relación no fue significativa (AM  $F_{1, 18} = 3.77$ ,  $p = 0.068$ , grupo color gular  $F_{1, 18} = 4.42$ ,  $p = 0.050$ , grupo color gular x AM,  $F_{1, 17} = 0.38$ ,  $p = 0.54$ ). Los niveles de testosterona basal no se relacionaron con la talla de los machos (LHC  $F_{1, 18} = 1.42$ ,  $p = 0.24$ , grupo color gular  $F_{1, 18} = 2.82$ ,  $p = 0.11$ , grupo color gular x LHC,  $F_{1, 17} = 0.05$ ,  $p = 0.81$ ).

**Tabla 3.** Niveles de testosterona en sangre de machos de gular amarillo (n = 10) vs gulares naranjas y blancos (n = 11). Los análisis se llevaron a cabo usando GLMs y la testosterona fue transformada a log.

	<i>F</i>	<i>p</i>
<b>A</b>		
Color gular	5.22	0.03
Croma amarillo gular	0.005	0.94
Color gular * croma amarillo gular	4.74	0.044
<b>B</b>		
Color gular	4.84	0.040
Croma naranja gular	0.15	0.69
Color gular * croma naranja gular	2.63	0.12



**Figura 4.** Promedio del logaritmo de la concentración testosterona en campo de los machos de La Malinche con gulares amarillo (n = 10), naranja (n = 5), o blanco (n = 6). Se muestra el promedio  $\pm$  error estándar. Los análisis se realizaron juntando a los anaranjados y blancos pero aquí se muestran por separado para que puedan ser contrastados.



**Figura 5.** Logaritmo de la concentración testosterona en campo de los machos de La Malinche en función del cromata amarillo mostrando diferencias de acuerdo con el color de gular. Los anaranjados y los blancos no mostraron diferencias y se analizaron en un mismo grupo que se contrasta con los amarillos.

## 8 DISCUSIÓN

### Comparación entre poblaciones

Al comparar las distintas medidas morfométricas y colorimétricas evaluadas, la única relación que se encontró en las tres poblaciones fue entre el tamaño (LHC) y el croma azul de los parches lo cual podría explicarse debido a que en las lagartijas tanto el tamaño como el croma azul de los parches tienen que ver con la edad y la alimentación de los individuos (Adolph y Porter 1996). En las tres poblaciones se encontraron los tres morfos de color gular; el croma amarillo no difirió entre poblaciones, pero se detectaron diferencias en el croma anaranjado, a pesar de que ambos están muy relacionados. Debido a que el croma amarillo es el fenotipo de los machos más agresivos la variación en esta coloración podría ser una señal de estatus. También encontramos una relación positiva entre los cromas amarillo y anaranjado del gular y el croma azul de los parches ventrales, de tal manera que entre mayor es el valor del croma del gular, mayor es también el valor del croma de los parches abdominales. Lo anterior sugiere que cada morfo de color de gular también presenta diferencias en otros rasgos aunque para afirmar esto y corroborar que no se trata únicamente de una asociación entre caracteres que son variables debido a la variación fenotípica propia de las poblaciones, sería necesario evaluar la relación entre la variación fenotípica y la variación genética. De ser el caso y a pesar de que la función y el contexto de las distintas señales de coloración no son necesariamente los mismos, estas pueden servir como señales honestas.



## **Coloración y agresión**

En lo que respecta a la agresión, las variaciones intrapoblacionales de morfos de color se han asociado con tácticas y/o estrategias alternativas que a menudo incluyen diferencias en los niveles de agresión (Rand 1988; Sinervo y Lively, 1996; Pryke y Griffith 2006; Dijkstra et al. 2009; Bastiaans et al. 2013). En los machos de las poblaciones estudiadas encontramos diferencias en la frecuencia de agresiones realizadas dependiendo del morfo. Los machos con gula amarilla son los más agresivos, seguidos por los de gulas anaranjadas. También se encontró que entre mayor fue el valor de los cromas amarillo y anaranjado del saco gular, mayor fue la cantidad de conductas agresivas realizadas. Por lo tanto, sí existen diferencias en los niveles de agresión entre los morfos de color de gular lo que sugiere que en los machos de lagartija del mezquite el croma amarillo en el saco gular puede ser una señal relacionada con la tendencia a montar respuestas agresivas en encuentros con otros machos. Sería interesante en un estudio futuro, considerar las diferencias relativas en el color del gular de los machos contrincantes y evaluar la percepción del color de estas lagartijas.

Al igual que el tamaño (Alcock y Huston 1994; Sacchi et al. 2009) y la experiencia previa (Hsu et al. 2006), el nivel de agresión de un individuo está considerado como uno de los principales predictores de dominancia durante interacciones agonísticas, por lo que es de esperarse que sea un rasgo importante para tareas como la defensa del territorio. Sin embargo, una defensa activa del territorio, puede ser costosa debido a la energía y tiempo que es necesario invertir (Marler et al. 1995), sin mencionar que el pelear con los rivales aumenta la

probabilidad de herirse así como el riesgo de mortalidad (Marler y Moore 1988). Por lo tanto, se esperaría que la selección natural favorezca la evolución de señales que reduzcan estos costos, manteniendo los beneficios de conservar territorios y recursos (Smith y Parker 1976). El color del saco gular en los machos de *Sceloporus grammicus* podría ser una señal honesta que funcione como un indicador del nivel de agresión que un individuo puede expresar, evitando con esto que se generen enfrentamientos entre machos que podrían resultar perjudiciales y costosos.

El que los machos con el saco gular amarillo resultaran ser los más agresivos, coincide con lo encontrado por Bastiaans (2013) en un estudio realizado con la misma especie en una población de San Antonio de las Alazanas, Coahuila, que presentaba los mismos morfos de color que los estudiados por nosotros (amarillo, naranja y blanco). Este mismo patrón lo encontramos también en la lagartija de turbera, *Zootoca vivipara* en donde las hembras con coloración ventral amarillo son las más agresivas (Vercken y Clobert 2008). Sin embargo, nuestros resultados son contrastantes con lo que sucede en poblaciones de lagartija del mezquite en las que hay presencia de morfo azul en lugar de blanco y en cuyo caso los individuos más agresivos resultaron ser los azules, seguidos por los anaranjados, mientras que los amarillos fueron los menos agresivos (Bastiaans 2013). Algo similar sucede en *Uta stansburiana* donde los machos amarillos presentan una estrategia satélite y bajos niveles de agresión (Sinervo y Lively 1996; Zamudio y Sinervo 2000). Las diferencias en la relación de los patrones cromáticos y los niveles de agresión entre poblaciones y especies de lagartijas

podrían deberse a diferencias ambientales. En diferentes condiciones lumínicas ciertos colores pueden ser más eficaces que otros para la comunicación (Karpeštam et al 2014). En una población, la ventaja adaptativa de cada color podría estar variando en función del sustrato, tipo de vegetación y el tipo y cantidad de depredadores. La capacidad de aprendizaje de éstos para reconocer a sus presas es afectada por la densidad poblacional de lagartijas y como resultado de procesos de aprendizaje “prueba y error”, la organización, relevancia y significado de cada señal de color también podría variar (Karpeštam et al 2014). Las diferencias ambientales y ecológicas presentes en el hábitat de las poblaciones puedan llegar a ser tan marcadas que los organismos pueden responder a estos cambios a través de procesos de plasticidad cerebral (capacidad del sistema nervioso para cambiar su estructura y funcionamiento a diferentes niveles, tales como estructuras moleculares, cambios en la expresión genética y comportamiento, a lo largo de la vida, como reacción a la diversidad del entorno, de acuerdo con Berlucchi y Buchtel 2009) pueden favorecer que se modifiquen la relevancia y significado de cada color. Por otro lado, no podemos pasar por alto el origen genético de estas coloraciones y cómo a menudo estos genes de color están relacionados o al menos agrupados en clústers con genes implicados en otros rasgos fenotípicos relacionados con la adecuación (McKinnon & Pierotti 2010), por lo que el mapeo genético y las relaciones que se generan en estas redes no son necesariamente las mismas entre especies o poblaciones, a pesar de que éstas estén filogenéticamente muy relacionadas. Éstas interacciones génicas pueden estar expuestas a diferentes presiones de selección, y revelan posibles restricciones sobre la eficacia de la selección por lo que descifrar las

propiedades genéticas funcionales de los polimorfismos de color y el conjunto de factores correlacionados (por ejemplo, la historia mutacional, el desequilibrio de ligamiento, el tipo de regulación y la complejidad de las redes de expresión génica) pueden ayudar a dilucidar cómo y cuándo pueden evolucionar los fenotipos de color en relación con la selección natural y sexual que pueden estar reflejando en el sistema de comunicación a través de señales de color (Wellenreuther et al. 2014).

En una población con presencia de machos con saco gular blanco, los niveles de agresión de los machos con gular amarillo y con gular anaranjado (Bastiaans 2013) se ajustan a nuestras predicciones, no siendo el caso de los blancos. En nuestro estudio las frecuencias de agresiones realizados por los machos de gular blanco, no difieren de aquellos con gular amarillo y anaranjado. En función de lo que se observó en los machos de la Malinche y que probablemente también sucede en las otras poblaciones esto puede deberse a dos factores; por un lado, de los individuos clasificados en nuestro estudio como blancos, sólo dos eran homocigotos (completamente blancos) mientras que el resto, a pesar de presentar el blanco como color predominante, presentaban en el gular algunas escamas anaranjadas o amarillas por lo que estos morfos no puros (con más de un color de gular) podrían ser más agresivos que los morfos blancos. Idealmente, en estudios futuros se podría determinar genéticamente el morfo de color; sin embargo, la baja frecuencia con la que se encuentran individuos del morfo blanco en las poblaciones estudiadas limitaría el poder hacer comparaciones formales de la tendencia agresiva y los niveles de testosterona

entre los morfos puros y los intermedios. Por otro lado, se ha visto que a través de un enmascaramiento de alelos recesivos disminuye la desventaja de los heterocigotos haciendo que sean más similares a los homocigotos (Rueffler et al. 2006), en cuyo caso el tener en el grupo de morfo blanco machos homocigotos y heterocigotos podría no ser una variante a considerar en nuestro estudio. Se necesita entender mejor las bases genéticas del polimorfismo en *S. grammicus*. Por lo pronto sabemos que la coloración del gular depende de un locus con tres alelos (Bastiaans 2013), pero las particularidades de cómo se da cada coloración y cómo se relacionan estos alelos con otros genes son aún un misterio en el que podríamos encontrar la clave para explicar lo que sucede con los machos de gular blanco. Otra hipótesis interesante es que los machos menos agresivos son menos territoriales o defienden territorios tan pequeños que han adoptado una estrategia de apareamiento de tipo “satélite” (DeNardo y Sinervo 1994; Sinervo y Lively 1996).

Nuestros resultados sugieren que la relación entre la agresividad y la coloración amarilla del saco gular de los machos varía entre poblaciones: la relación es más estrecha entre los machos de La Malinche, medianamente entre los machos de Chapultepec y nula entre los machos de Sierra de Guadalupe. Estos resultados son sugerentes y acordes con la idea de que las condiciones ambientales y sociales de cada población podrían influir en la conducta y la función de la señal de los diferentes morfos de color. Sin embargo, estas diferencias deberían de tomarse con cautela debido a que podrían estar relacionadas con que en La Malinche se controló la temperatura previa a los

enfrentamientos y se mantuvo constante en 30°C mediante el uso de placas térmicas, mientras que para las otras poblaciones solo se usó un calentador eléctrico por lo que es posible que estos ensayos tuvieron una mayor variación en la temperatura ambiente.

### **Coloración y testosterona**

La testosterona es la hormona típicamente relacionada con agresión y dominancia en machos (DeNardo y Sinervo 1994; Nelson 2005). De acuerdo con nuestra predicción, los machos de sacos gulares amarillos tuvieron mayores concentraciones de testosterona que los otros morfos cromáticos. En especial, es interesante que a pesar de que los machos con gulares amarillos tienen niveles basales (a la captura) más altos que los machos de gulares anaranjados y blancos, cuando se incluye el croma amarillo en el análisis, los machos de gulares amarillos con cromas amarillos más altos tuvieron niveles de testosterona más bajos, mientras que el grupo de machos de gulares anaranjados y blancos, al aumentar su croma amarillo tenían niveles de testosterona más altos. Lo anterior sugiere que mantener un gular amarillo muy intenso, podría disminuir los posibles costos de mantener niveles altos de testosterona basal, si el gular amarillo indica el estatus de dominancia del individuo y disminuye la frecuencia de interacciones agresivas con otros machos.

Mantener niveles altos de testosterona basal puede representar costos para los individuos debido a que esta hormona puede ejercer efectos

inmunosupresores directamente ya que altas concentraciones de esta hormona en sangre vuelve a los individuos más susceptibles a enfermedades y al ataque de parásitos o indirectamente redirigiendo recursos de la función inmune hacia rasgos relacionados con el comportamiento sexual, lo que podría derivar en una menor supervivencia (Verhulst et al. 1999; Peters 2007). Se ha visto experimentalmente que al disminuir las concentraciones de testosterona, el parasitismo por ácaros es significativamente menor (Cox y John-Alder 2007; Svensson et al 2001) y también se ha encontrado que en lagartos altas concentraciones de testosterona están asociadas a una disminución en la neurogénesis y en el volumen cortical, lo que podría afectar el aprendizaje y la memoria (LaDage et al. 2017). Lo anterior implica un compromiso entre la supervivencia y el éxito reproductivo. Sin embargo, es importante reconocer que existen especies en las que no se ha encontrado relación entre testosterona y sistema inmune e incluso en algunos casos se ha reportado una relación positiva (Evans et al. 2000; Morales-Montor 2002).

Consistente con el resultado entre la testosterona y croma amarillo encontramos una tendencia negativa (aunque no significativa) entre el tamaño del complejo mandibular, un indicador de la competitividad de los machos, y los niveles basales de testosterona. A pesar de haberse encontrado una relación entre el tamaño de la mandíbula y la testosterona, la forma en la que se da ésta relación no concuerdan con lo que se ha probado anteriormente con el saurópido escamoso *Podarcis melisellensis* en donde encontraron que a nivel individual, los niveles de testosterona predecían la capacidad de mordida corregida por el

tamaño y además los morfos difirieron en la capacidad de la fuerza de mordedura (Huyghe et al. 2009) lo cual está íntimamente ligado con el tamaño de la mandíbula.

Nuestros resultados sugieren que en la lagartija del mezquite los machos de diferente color de saco gular presentan diferencias conductuales relacionadas con diferencias en la agresión y diferencias en la concentración de testosterona (es decir, diferencias fisiológicas). Un aspecto interesante de esta conclusión, es que podemos considerar que en esta especie en particular lo que encontramos son estrategias y no tácticas. Para reforzar la idea anterior es necesario realizar la distinción entre una táctica y una estrategia conductual porque son dos conceptos que pueden llegar a confundirse y que, con frecuencia, son mal empleados en la literatura pero cuyo significado tiene diferentes implicaciones. Según Wallace (1984) una *táctica* se define como una de varias opciones de comportamiento (fenotipos), mientras que una *estrategia* se define como un conjunto de reglas que estipulan qué patrón de comportamiento alternativo, de varias opciones posibles, será adoptado (o con qué probabilidad existe de que lo sea) en cualquier situación a lo largo de la vida. Con respecto a las opciones indicadas, cada individuo debe tener una sola estrategia, y diferentes estrategias deben representar diferencias en el genotipo; es decir que todas las estrategias tienen un componente genético (Wallace 1984). Por lo tanto, debido a que el color de la garganta de *S. grammicus* tiene una base genética (Bastiaans 2013), los resultados encontrados en el presente estudio para la lagartija del mezquite se ajusta mejor a la definición de estrategia.



## 9 CONCLUSIÓN

En *S. grammicus* el color del saco gular está relacionado con la frecuencia de conductas agresivas realizadas por los machos y los niveles de testosterona basal. Los machos más agresivos y con mayores concentraciones de testosterona basal fueron los de gular amarillo, seguidos por los de gular anaranjado y en los blancos, entre los cuales no se encontraron diferencias respecto a los otros dos morfos. Notablemente, aunque los machos de sacos gulares amarillos presentaron niveles más altos de testosterona que los otros morfos, entre los machos de gular amarillo, los niveles de testosterona disminuyeron entre más amarillo era su gular, mientras que para los machos de gular naranja y blanco la testosterona en plasma fue mayor al aumentar el croma amarillo. Lo anterior sugiere que si desplegar un gular amarillo intenso es una señal de estatus que disminuye las probabilidades de encuentros agonísticos con otros machos, los machos de gular amarillo más intenso podrían disminuir los posibles costos asociados a mantener altos niveles de testosterona. Sería interesante en el futuro realizar estudios en los que se estime el éxito reproductivo de los diferentes morfos de color, se consideren otros posibles costos asociados a cada estrategia y se investigue con más detalle los factores asociados a las diferencias entre poblaciones en la composición y dinámica de los morfos de color. Nuestros resultados sugieren que en *S. grammicus* los morfos de color de gular de los machos podrían representar estrategias alternativas relacionadas a diferencias en el color del saco gular, la conducta agresiva y la concentración de testosterona.

## REFERENCIAS

Adkins E, Driggers T, Ferguson G, Gehrmann W, Gyimesi Z, May E, Ogle M, Owens T. 2003. Ultraviolet light and reptiles, amphibians. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery* 13(4): 27-37.

Adolph SC, Porter, WP. 1996. Growth, Seasonality, and lizard life histories: Age and size at maturity 77(2):267-278.

Ahnesjö J, Forsman A. 2006. Differential habitat selection by pygmy grasshopper color morphs; interactive effects of temperature and predator avoidance. *Evolutionary Ecology*. 20: 235-257.

Alcock J. 1994. Body size and its effect on male-male competition in *Hylaeus alcyoneus* (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of Insect Behavior*. 8(2): 149-159.

Alonzo SH, Calsbeek R. 2010. The instable dynamics of multiple alternative reproductive tactics. *J Evolution Biology*. 23:2614-2624.

Andersson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press. EUA.

Arévalo EA, Porter A, González F, Mendoza J, Camarillo J.W, Sites JR. 1991. Population cytogenetics of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in central México. Herpetological Monographs. 5: 79-115.

Arteaga L, Bautista A, Martínez-Gómez M, Nicolás L, Hudson R. 2008. Scent marking, dominance and serum testosterone levels in male domestic rabbits. Physiology and Behavior. 94: 510-515.

Argaez VE. 2015. Selección sexual en un gradiente de urbanización en la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus microlepidotus*). Universidad Nacional Autónoma de México.

Bastiaans E, Morinaga G, Castañeda-Gaytán JG, Marshall JC, Sinervo B. 2013. Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard. Behavior Ecology. 10:965-981.

Bastiaans E. 2013. Interpopulation variation in throat color morphs in an incipiently speciating lizard: From blue to white and back again. Conference. Society for Integrative and Comparative Biology Annual Meeting.

Bastiaans E. 2012. Color morphs in an incipiently speciating lizard: From polymorphism to interpopulation divergence. Conference. Society for Integrative and Comparative Biology Annual Meeting.

Bastiaans E, Bastiaans MJ, Morinaga G, Castañeda JG, Marshall JC, Bane B, Méndez de la Cruz F, Sinervo B. 2014. Female preference for sympatric vs allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. PLoS ONE 9(4): e93197. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093197>

Berlucchi G, Buchtel HA. 2009. Neuronal plasticity: historical roots and evolution of meaning. Experimental Brain Research. 192(3): 307-319.

Bolker B, Skaug H, Laake J. 2016. R2admb: 'ADMB' to R Interface Functions. R package version 0.7.15. <https://CRAN.R-project.org/package=R2admb>

Buckley P.A. 1987. Mendelian genes. In Avian Genetics, a Population and Ecological Approach. Academic Press. Orlando, EUA. pp 1-44.

Buss LW, Jackson JBC. 1979. Nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. The American Naturalist. 113:223-234.

Cordero C, Eberhard WG. 2005. Interaction between sexually antagonistic selection and mate choice in the evolution of female responses to male traits. Evolutionary Ecology. 19:111-122.

Cox RM, Skelly SL, Leo A, John-Alder HB. 2005. Testosterone Regulates Sexually Dimorphic Coloration in the Eastern Fence Lizard, *Sceloporus undulates*. *Copeia*. 3: 597-608.

Cox RM, John-Alder HB. 2007. Increased mite parasitism as cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Functional Ecology*. 21: 327-334.

Cox RM, Zilberman V, John-Alder HB. 2008. Testosterone stimulates the expression of a social color signal in Yarrow's Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*. *J. Exp. Zool.* 309A:505–514.

Cox RM, Calsbeek R. 2009. Sexually antagonistic selection, sexual dimorphism, and the resolution of intralocus sexual conflict. *The American Naturalist*. 174: 176-187

Crozier R. 1974. Niche shape and genetical aspects of character displacement. *American Zoologist*. 14: 1151-1157.

Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Reino Unido. 1st ed. John Murray.

DeNardo DF, Sinervo B. 1994. Effects of steroid hormone interaction on activity and home-range size of male lizards. *Hormones and Behavior*. 28(3):273-287.

Díaz-Uriarte R. 1999. Anti-predator behavior changes following an aggressive encounter in the lizard *Tropidurus hispidus*. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*. 266(1437).

Dijkstra PD, Seehausen O, Groothuis TGG. 2005. Direct male-male competition can facilitate invasion of new colour types in Lake Victoria cichlids. *Behavioral Ecology Sociobiology Journal*. 58:136-143.

Dijkstra PD, Seehausen O, Gricar BLA, Maan ME, Groothuis TGG. 2006. Can male-male competition stabilize speciation? A test in Lake Victoria haplochromine cichlid fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59(5):704-713.

Dijkstra PD, Seehausen O, Pierotti MER, Groothuis TGG. 2007. Male-male competition and speciation: aggression bias towards differently coloured rivals varies between stages of speciation in a Lake Victoria cichlid species complex. *Journal of Evolutionary Biology*. 20(2):496-502.

Dijkstra PD, Hemelrijk C, Seehausen O, Groothuis TGG. 2009. Color Polymorphism and Intrasexual Competition In Assamblages of Cichlid Fish. Behavior Ecology. 20:138-144.

Dominey W.J. 1984. Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. American Zoologist. 24(2): 385-396.

Evans MR, Goldsmith AR, Norris SR. 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). Behavioral Ecology and Sociobiology. 47:156-163.

Forsman A, Ahnesjo J, Caesar S, Karlsson M. 2008. A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. Ecology. 89:34-40.

Forsman A, Shine R. 1995. The adaptive significance of colour pattern polymorphism in the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. Journal of Biology J Linn Soc. 55: 273-291.

Gause G. 1934. The struggle for existence. Baltimore. Williams and Wilkins.

Gavrilets S. 2003. Models of speciation: what have we learned in 40 years. Evolution. 57: 2197-2215.

Gilby B.L, Mari R.A, Bell E.G, Crawford E.W, Jun D, Lederer B.I, Tibbetts I.R, Burfeind D.D. 2015. Colour change in a filefish (*Monacanthus chinensis*) faced with the challenge of changing backgrounds, *Environmental Biology of Fishes*. 98: 2021

Gray SM, McKinnon JS. 2007. Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. 22:71-79.

Gross MR. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution*. 11:92-98.

Hall W. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation, and evolution of the Iguanid lizard genus *Sceloporus* [dissertation]. Cambridge (MA): Harvard University; p.233.

Harding CF. 1981. Social modulation of circulating hormone levels in the male. *American Zoologist*. 21: 223-231.

Hews D. Moore M.C. 1996. A critical period for the organization of alternative male phenotypes of tree lizards by exogenous testosterone?. *Physiology and Behavior*. 60(2): 425-429.

Hill G.E, McGraw K.J. 2006. Bird coloration, function and evolution. Volumen I. Harvard University Press. United States of America.



Hsu Y, Earley R.L, Wolf L.L. 2006. Modulation of aggressive behavior by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews* 81(1): 33-74.

Huey RB, Kingsolver JG. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution*. 4: 131-135.

Husak J.F, Lappin K, Fox S, Lemos-Espinal J. 2006. Bite-Force Performance Predicts Dominance in Male Venerable Collared Lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*. 2:301-306.

Huyghe K. Husak J. Herrel A. Tadic Z. Moore I.T. Van Damme R. Vanhooydonck B. 2009. Relationships between hormones, physiological performance and immunocompetence in a color-polymorphic lizard species, *Podarcis melisellensis*. *Hormones and Behavior*. 55(4):488-494.

Jiménez C.E, Ramirez A, Marchall J, Lizana A, Nieto A. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán México. *The Southwestern Naturalist* 50 (2): 178-187.

Johnsson J. Rydeborg A. Sundstrom F. 2004. Predation risk and the territory value of cover: an experimental study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 56(4): 388-392.

Karpestam E, Merilaita S, Forsman A. 2014. Body size influences differently the detectabilities of colour morphs of cryptic prey. *Biological Journal of the Linnean Society*. 113(1): 112-122.

Kerr B, Riley MA, Feldman MW, Bohannan BJM. 2002. Local dispersal promotes biodiversity in a real life game of rock-paper-scissors. *Nature*. 418.

Krebs J, Davies N. 1997. *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Cuarta edición. Blackell Science. USA.

LaDage L. Maged R.M. Forney M. Roth T. Sinervo B. Pravosudov V.V. 2013. Interaction between territoriality, spatial environment, and hippocampal neurogenesis in male side-blotched lizards. *Behavioral Neuroscience* 127(4):555-565.

LaDage L. Roth T.C. Downs C.J. Sinervo B. Pravosudov V.V. 2017. Increased Testosterone Decreases Medial Cortical Volume and Neurogenesis in Territorial Side- Blotched Lizards (*Uta stansburiana*). *Frontiers in Neuroscience* 11(97).

Leyte A, Hernández U. Chávez E, Calzada M, Sánchez J, Marshall y Ramírez A. 2005. El complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. Sociedad Herpetologica Mexicana. 14(1): 10-17.

Marler C.A. Moore M.C. 1988. Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. Behavioral Ecology and Sociobiology 23(1): 21-26.

McKinnon JS, Pierotti MER. 2010. Colour polymorphism and correlated characters: genetic mechanisms and evolution. Molecular Ecology. 19: 5101–5125.

McPeck M, Gavrillets S. 2006. The evolution of females mating preferences: differentiation from species with promiscuous males can promote speciation. Evolution 60: 1967-1980.

Merilaita S, Tullberg BS. 2005. Constrained camouflage facilitates the evolution of conspicuous warning coloration. Evolution. 59:38-45.

Merilaita S, Dimitrova M, Lewis S. 2014. Accuracy of background matching and prey detection: predation by blue tits indicates intense selection for highly matching prey colour pattern. Functional Ecology. 28(5): 1208.

Mills S, Hazard L, Lancaster L, Mappes T, Miles D, Oksanen T, Sinervo B. 2007. Gonadotropin hormone modulation of testosterone, immune function, performance, and behavioral trade-offs among male morphs of the lizard *Uta stansburiana*. *The American Naturalist*. 171 (3):

Morales-Montor J, Baig S, Hallal-Calleros C, Damian RT. 2002. *Taenia crassiceps*: androgen reconstitution of the host leads to protection during cysticercosis. *Experimental Parasitology*. 100:209-216.

Nelson RJ. 2005. An introduction to Behavioral Endocrinology. Tercera edición. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. pp 816.

Paquin CE, Adams J. 1983. Relative fitness can decrease in evolving asexual populations of *S. cerevisiae*. *Nature*. 306:368-371.

Pfennig K, Pfennig D. 2009. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *Q Rev Biol*. 84: 253-276.

Pietrewicz A, Kamil A. 1977. Visual Detection of Cryptic Prey by Blue Jays (*Cyanocitta cristata*). *Science*. 195: 580-582.

Pryke SR, Griffith SC. 2006. Red dominates black: agonistic signaling among head morphs in the color polymorphic Gouldian finch. *Proceedings of the Royal Society B, London*. 273:949-957.

R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ramírez-Bautista A, Jiménez-Cruz E, Marshall J. 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* complex (Squamata: Phrynosomatidae). *West N Am Nat*. 64:175-183.

Randall D, Burggren W, French K. 2002. *Fisiología animal Ecket: Mecanismos y adaptaciones*. McGraw Hill. 802.

Roulin A. 2004. The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biol Rev*. 79:815-848.

Rueffler C, Van Dooren TJM, Leimar O, Abrams PA. 2006. Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology & Evolution*. 21: 238–245.

Ruxton GD, Sherratt TN, Speed M. 2004. *Avoiding attack the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press, Oxford.

Sacchi R, Pupin F, Gentilli A, Rubolini D, Scali S, Fasola M, Galeotti P. 2009. Male-male combats in a polymorphic lizard: residency and size, but not color, affect fighting rules and contest outcome. *Aggressive Behavior* 35(3): 274-283.

Seddon RJ, Hews D. 2016. Phenotypic correlates of melanization in two *Sceloporus occidentalis* (Phrynosomatidae) populations: Behavior, androgens, stress reactivity, and ectoparasites. *Physiology & Behavior*. 163:70-80.

Sinervo B, Bleay C, Adamopoulou C. 2001. Social causes of correlational selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard. *Evolution*. 55(10):2040-2052.

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, Lively CM. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*. 380: 240-243.

Sinervo B, Miles DB, Frankino WA, Klukowski M, DeNardo DF. 2000. Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*. 38:222-233.

Sinervo B, Svensson E, Comendant T. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature*. 406: 985-988.

Stevens M, Pei Rong C, Todd P.A. 2013. Colour change and camouflage in the horned ghost crab *Ocypode ceratophthalmus*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 109(2): 257.

Svensson E, Sinervo B, Comendant T. 2001. Density-dependent competition and selection on immune function in genetic lizard morphs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98(22): 12561-12565.

Thompson CW, Moore MC. 1993. Social, environmental and genetic factors in the ontogeny of the phenotypic differentiation in a lizard with alternative male reproductive strategies. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 33:137-146.

Van der Sluijs, Van Alphen JM, Seehausen O. 2007. Preference polymorphism for coloration but no speciation in a population of Lake Victoria cichlids.

Wellenreuther M, Svensson EI, Hansson B. 2014. Sexual selection and genetic colour polymorphisms in animals. *Molecular Ecology*. 23(22): 5398-5414.

West-Eberhard MJ. 1986. Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 83: 1388-1392.

Zamudio KR, Sinervo B. 2000. Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97:14427.



## **ANEXOS**

### **Anexo I. Estudio piloto: comparación de la estimación de la concentración de testosterona en saliva, sangre y heces**

Una vez que los metabolitos y esteroides (entre ellos la testosterona) llegan a las células “blanco”, queda una cantidad libre y/o unidos a proteínas acarreadoras, que pasan al intestino emulsificados en los ácidos biliares, lo cual permite que sean eliminados en la materia fecal (Cockrem & Rounce 1994). Otras porciones de esteroides son eliminadas en la orina después de ser filtradas en los riñones (Gower 1979). Las hormonas esteroides se eliminan como tales o como metabolitos y su tasa de excreción y metabolismo varía de acuerdo con la fisiología de cada especie (Adlercreutz & Martín 1980). Obteniendo excretas y diversas secreciones como saliva de diversos organismos y evaluando en ellas las concentraciones de esteroides parentales o metabolitos, es posible conocer el estado endocrino de un organismo sin necesidad de tomar de él una muestra de sangre (Von der Ohe & Servheen 2002).

El objetivo de este estudio piloto fue evaluar la factibilidad de determinar los niveles de testosterona en heces y saliva de la lagartija del mezquite, y de esta manera establecer un muestreo no invasivo para los objetivos generales del proyecto. Para validar la determinación de la testosterona en las distintas muestras, se compararon las concentraciones estimadas de testosterona en sangre, heces y saliva. Para el estudio piloto fueron capturadas cinco lagartijas macho de *Sceloporus grammicus* a los que se mantuvieron durante 12 días en

cautiverio en el Instituto de Ecología de la UNAM en terrarios de 35 X 25 cm a una temperatura promedio de 26°C con un fotoperiodo de once horas luz y trece oscuridad. Cada lagartija fue alimentada con tres gusanos de harina (*Tenebrio molitor*) al día y agua *ad libitum*. El día de la captura de cada individuo se midieron la longitud hocico-cloaca, el peso, y con un espectrofotómetro Minolta CM-2600d, la coloración tanto del saco gular como de los parches abdominales.

Durante diez días entre las 9:00 am y las 12:00 pm se colectaron las heces diariamente, se tomó una muestra de saliva a manera de frotis y cada cinco días se tomó una muestra de sangre (0.5 ml) de la cola. Antes de la toma de cada muestra se medía el peso y el color del saco gular, así como de los parches abdominales. Las muestras fecales se mantuvieron en tubos eppendorf a 4°C hasta su análisis. Las muestras de sangre se centrifugaron a 10,000 RPM durante 10 minutos, guardando posteriormente por separado el plasma y la parte roja de la sangre en tubos eppendorf a – 20°C.

Para el análisis, cada muestra de heces se pesó y se mezcló con etanol al 96% (3 ml / 1g de heces) y con agua (1ml/ 1g de heces) machacando con un agitador para posteriormente colocarlo en el vortex durante 30 minutos. Una vez agitadas las muestras, se centrifugaron durante 15 minutos a 10,000 RPM. El sobrenadante se conservó y centrifugó de nuevo para eliminar las partículas (15 minutos a 10,000 RPM). Este proceso también se realizó en saliva para purificar las muestras. Posteriormente se realizó un proceso de extracción para todas las muestras tanto de heces como de saliva y sangre. Para lo cual se añadieron 5 ml de formaldehído a cada una de las muestras, se agitaron en el vortex durante 10

minutos y se centrifugaron durante 5 minutos a 10,000 RPM. Las muestras se dejaron en un lugar cálido con las tapas abiertas hasta que el formaldehído se evaporó y cuando esto sucedió se repitió el proceso de extracción. Una vez preparadas las muestras la concentración de testosterona se midió utilizando un EIA Kit testosterona (Cayman Chemical Company) según las instrucciones del fabricante.

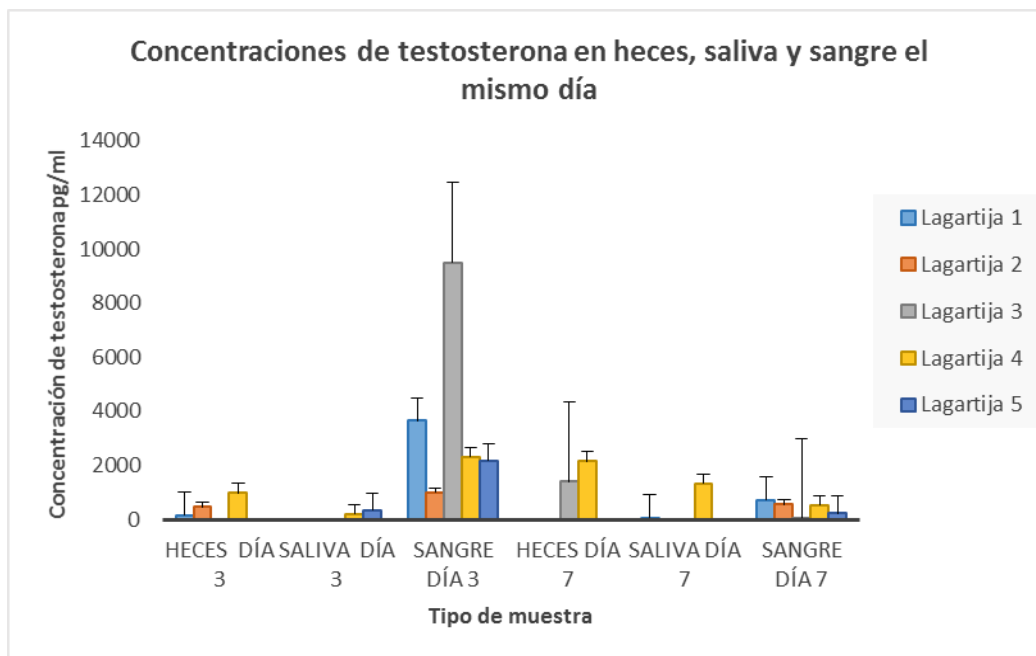
## **Resultados**

La metodología utilizada para procesar las muestras tanto de heces como de saliva en lagartijas funcionó adecuadamente y nos permitió, con las diluciones correctas ajustadas a las concentraciones esperadas en cada tipo de muestra, obtener datos de testosterona presentes en cada una de ellas. En todos los casos las muestras de saliva y heces que se utilizaron estaban más concentradas que las de sangre por lo que pudieron ser detectadas por la prueba empleada. Todas las muestras entraron en el rango de concentraciones leídas por el espectro por lo que podemos decir que es posible analizar muestras de saliva y heces de lagartija en un EIA Kit de testosterona casi de la misma forma en que se hace con las muestras de sangre. Además, Lasley y Kirkpatrick (1991) encontraron que la concentración de metabolitos es, en general, de 2 a 4 órdenes de magnitud mayor que la de los esteroides parentales en sangre.

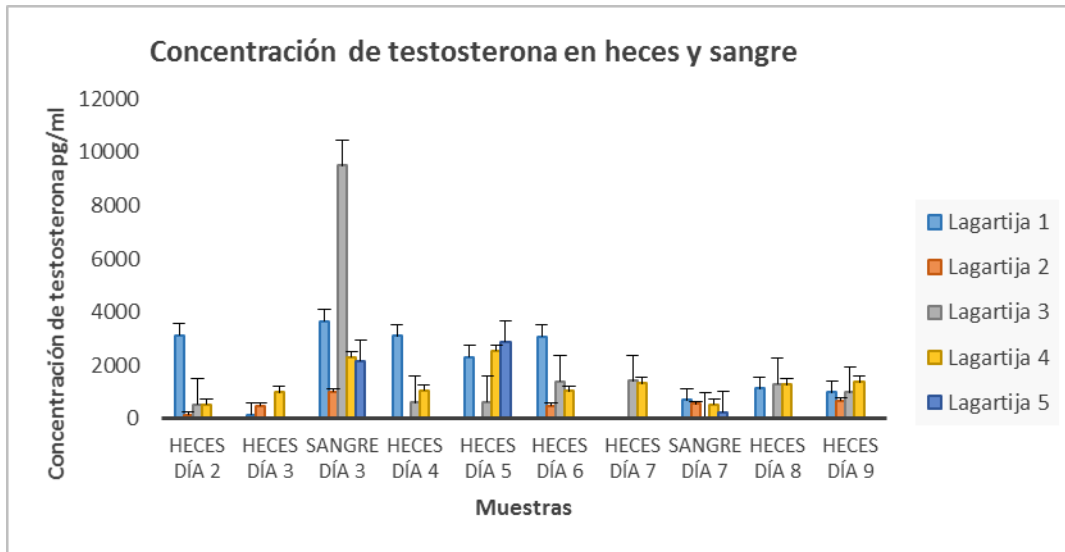
No se encontró ninguna relación entre las concentraciones de testosterona en las muestras de sangre, heces y saliva de cada lagartija durante el periodo de los diez días de muestreo (Figura 1). Los resultados de saliva arrojaron muy poca

información por lo que se realizó un segundo análisis en el que sólo se contemplaron las muestras de heces y sangre (Figura 2) pero tampoco hubo relación alguna entre las muestras de cada individuo, ni siquiera al comparar distintos días.

Al no encontrar relación alguna en las concentraciones de las distintas fuentes evaluadas y no saber exactamente qué nos está diciendo la concentración de testosterona en saliva y en heces que en todos los casos fue mucho menor a la encontrada en la sangre, se decidió utilizar el plasma sanguíneo para medir la testosterona en el resto del proyecto y tener así una idea más precisa de la cantidad de hormona circulante al momento de tomar la muestra, a pesar de ser de las tres fuentes evaluadas la más invasiva.



**Figura 1.** Comparación de las concentraciones de testosterona en heces, saliva y sangre de los días 3 y 7 que son en los que se tomaron muestras de las tres fuentes para cada una de los individuos.



**Figura 2.** Comparación entre las concentraciones de testosterona presentes en las heces del día 2 al día 9 de muestreo y de las dos tomas de sangre del muestreo realizadas en los días 3 y 7 para cada lagartija.

## Referencias

Adlercreutz, H, Martin F. 1980. Biliary excretion and intestinal metabolism of progesterone and estrogens in man. *Journal of Steroid Biochemistry* 13: 231-244.

Cockrem JE, Rounce JR. 1994. Faecal measurements of estradiol and testosterone allow the non-invasive estimation on plasma steroid concentrations in the domestic fowl. *British Poultry Science* 35: 433-443.

Gower DB. 1979. *Steroid hormones*. Croom Helm. Londres, Inglaterra. 455 pp

Von der Ohe, CG, Servheen C. 2002. Measuring stress in mammal using fecal glucocorticoids: opportunities and challenges. *Wildlife Society*. 30 (4): 1215-1225

Lasley BL, Kirkpatrick JF. 1991. Monitoring ovarian function in captive and freeranging wildlife by means of urinary and fecal steroids. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 22: 23-31.

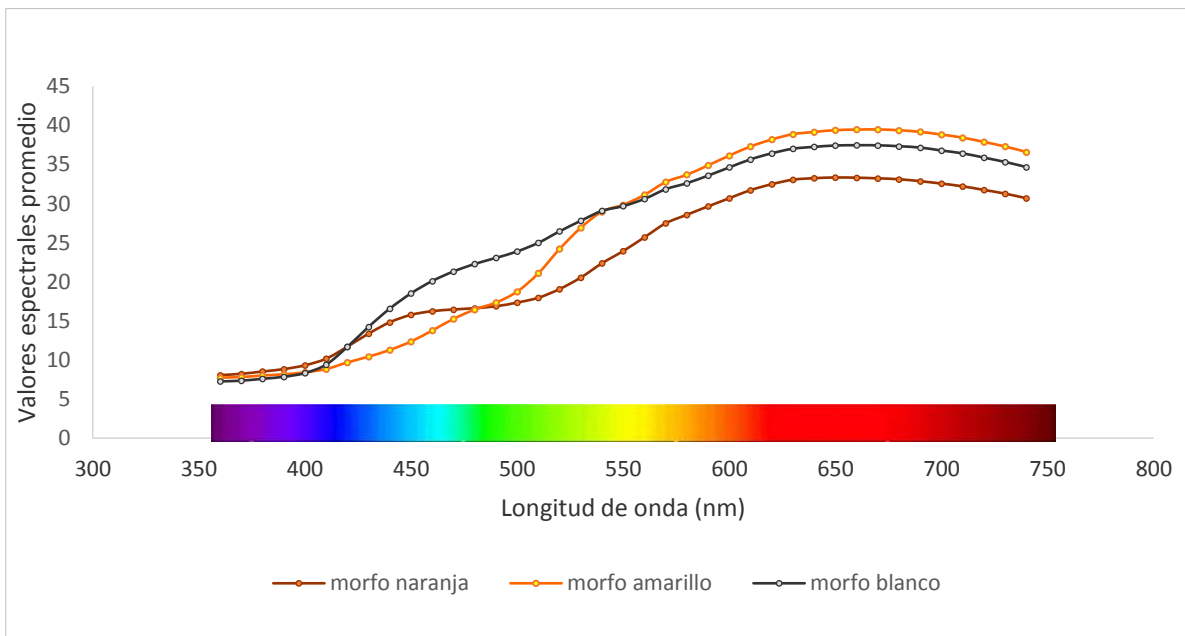
## Anexo II. Descripción de las conductas agresivas

Conducta	Descripción	Observada en
Aproximación al macho contrincante	El macho se mueve hacia el oponente mientras lo observa	Campo y experimento
Compresión lateral	El macho comprime lateralmente la región ventral y gular, mostrando los parches abdominales y el saco gular; puede realizarse solo o en combinación con lagartijas	Campo y experimento
Flexión (push-up) sin compresiones	El cuerpo completo se mueve hacia arriba y hacia abajo de manera vertical debido a un movimiento continuo de flexión y estiramiento de las patas delanteras; pueden ser dobles cuando las extremidades se estiran por completo y luego se contraen a la mitad antes de estirar, siendo movimientos mucho más rápidos que las sencillas	Campo y experimento
Flexión (push-up) con compresión	El movimiento es el mismo que el de una lagartija sencilla pero cuando flexionan realizan al mismo tiempo una compresión lateral mostrando los parches de color (ventrales y gular)	Campo y experimento
Movimiento de la cola	En este caso se contaron los movimientos horizontales, los verticales y los latigazos: Movimiento horizontal de la cola en forma de ondas generadas por un movimiento de izquierda a derecha, la cola puede estar pegada al sustrato o estar ligeramente levantada y puede ser un movimiento rápido o lento Movimiento vertical lento ondulante de la cola de arriba abajo En el latigazo la cola golpea violentamente el sustrato	Campo y experimento
Contacto físico	El macho focal tiene contacto físico con su oponente, los lengüetazos se incluyeron en esta categoría (contacto físico con la lengua)	Campo y experimento
Mordida	El macho agarra alguna parte del cuerpo de su oponente con los dientes	Campo y experimento
Baile	Serie de movimientos en los que empleando las cuatro patas se mueve de un lado a otro a modo de saltos; puede intercalarse con latigazos de la cola y compresiones laterales	Campo y experimento

(Bastiaans et al. 2013)

### Anexo III. Determinación de la coloración del saco gular a partir de los datos del espectrofotómetro

Para las poblaciones de Chapultepec y Sierra de Guadalupe únicamente se tenían valores de los cromas pero no había una determinación en campo del color del que se veían por lo que realizar la comparación entre morfos de cada población para las gráficas se dificultaba. Para facilitar lo anterior y saber si había diferencias en los valores de espectro obtenidos para cada morfo, primero se realizó una gráfica de los valores promedios del morfo amarillo, anaranjado y blanco obtenidos con el espectro para cada longitud de onda de los individuos de La Malinche (Figura 3) en la que se observa que la principal diferencia se encuentra en las longitudes de onda más cercanas al rojo (de 650 nm a 750 nm).



**Figura 3.** Espectro de color por morfo de los individuos de La Malinche; gráfica de los valores espectrales para cada longitud de onda a partir del promedio de cada morfo (blanco, amarillo y naranja).

Sin embargo, al calcular los promedios solo de croma amarillo y de croma anaranjado de los individuos que tenían determinación de color de gular en campo se encontró que era posible determinar si los individuos pertenecían al morfo amarillo, naranja o blanco en función de los valores de croma amarillo y anaranjado (Tabla 1 incluida en la sección de Análisis estadístico de la metodología) ya que en todos los casos dependiendo del morfo presentaban valores de cromas que en conjunto caían siempre en los mismos rangos. Al realizar un ANOVA las diferencias entre cada morfo resultaron significativas tanto para el croma amarillo como para el croma anaranjado. Gracias a lo anterior fue posible clasificar por morfo a los individuos de Sierra de Guadalupe y de Chapultepec. Lo anterior también nos permitió confirmar que los individuos con valores más altos de croma amarillo pertenecen al morfo amarillo, los de valores intermedio al morfo anaranjado y los de valores más bajos al blanco.



#### **Anexo IV. Variación de la coloración del gular y parche ventral de machos de *S. grammicus*.**

El objetivo de los siguientes análisis es evaluar si la coloración del gular y el parche ventral de los machos de *S. grammicus* varía durante (1) el cautiverio, y (2) en relación a interacciones sociales durante encuentros de competencia entre machos. Los análisis para evaluar variaciones en el color únicamente se pudieron realizar con la población de La Malinche porque fue la única en la que se tomaron medidas repetidas de coloración a la captura y en cautiverio, y antes y después de cada ensayo de competencia entre machos. Los cromas amarillo y anaranjado del gular, y el croma azul del parche se analizaron independientemente usando modelos lineales de medidas repetidas. La medida repetida fue el croma correspondiente medido inmediatamente después de la captura en campo (tiempo 1), antes de iniciar el ensayo de competencia entre machos, en promedio 11 días después de la captura (tiempo 2), y al final del ensayo de competencia entre machos, media hora después del inicio del ensayo (tiempo 3). Los modelos incluyeron los días de cautiverio previos al primer ensayo conductual, y el total de conductas que los machos focales realizaron en el ensayo de competencia entre machos. El color del gular, como variable categórica, no se incluyó en el modelo debido a los pequeños tamaños de muestra.

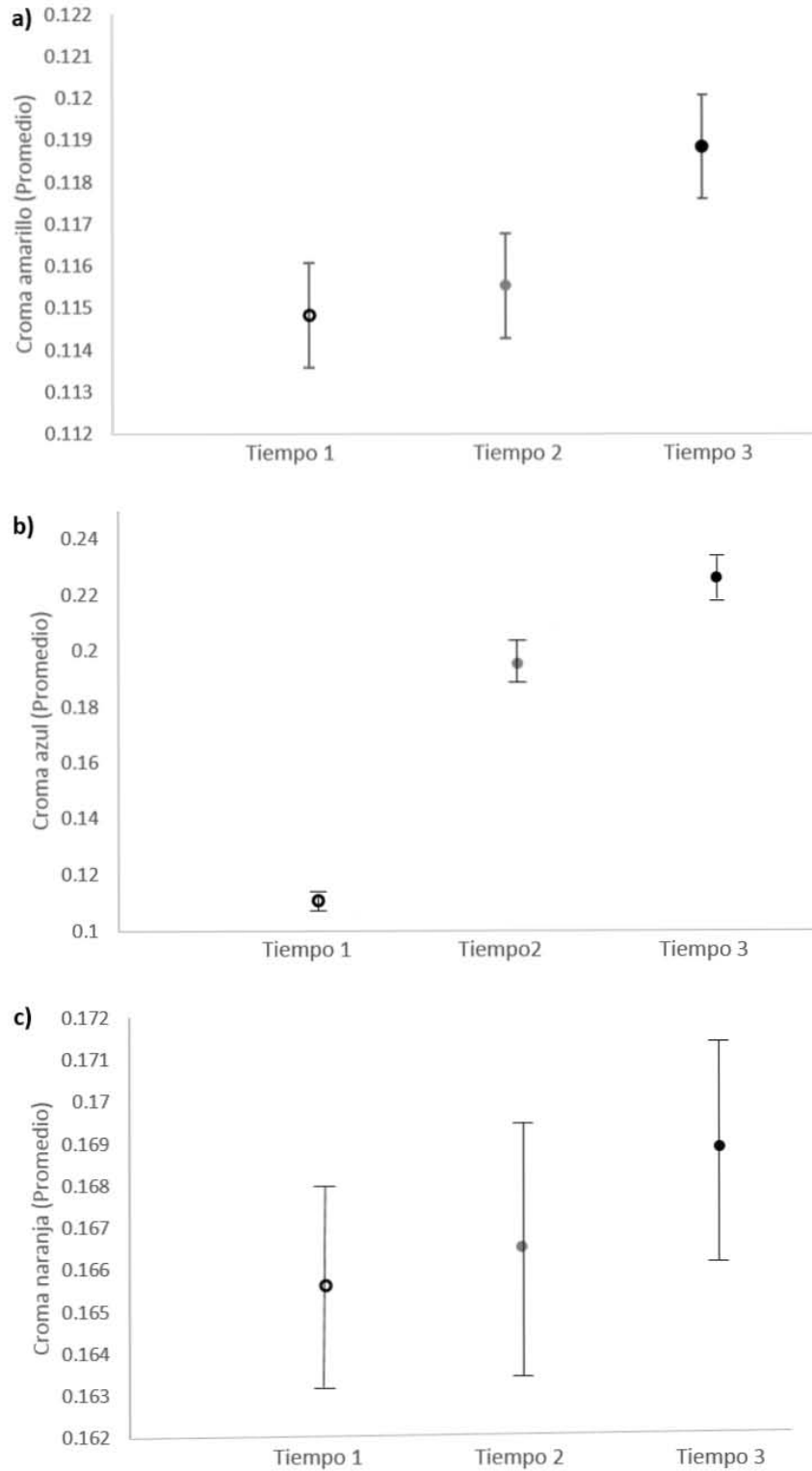
## Resultados y Discusión

El croma amarillo del gular y el croma azul del parche ventral variaron significativamente entre los tres tiempos evaluados (Tabla 1). Sin embargo, el patrón de variación no fue similar, el croma amarillo no varió durante su medición en campo y después de los 11 días de cautiverio; aunque independiente de la frecuencia de conductas, el croma amarillo aumentó durante los 30 minutos que duró el ensayo de competencia con otro macho (Tabla 1, Fig 1a). El croma azul del parche ventral aumentó considerablemente entre la captura y el ensayo (11 días), y entre el inicio y el final del ensayo (Tabla 1, Fig. 1b). No se detectaron variaciones en el croma naranja entre los tres tiempos considerados (Tabla 1, Fig 1c). Las variaciones en los cromas amarillo, anaranjado y azul no se relacionaron con el número de días en cautiverio, ni con el total de conductas que el macho realizó durante el ensayo de competencia entre machos (Tabla 1).

Los resultados sugieren que el color que despliegan los machos durante la temporada de cortejo varía considerablemente bajo condiciones de cautiverio, posiblemente como resultado de estrés (Cote et al. 2010). Además aunque la magnitud del cambio es menor, en un ensayo que duró 30 minutos el croma amarillo del gular y el croma azul del parche ventral aumentaron; estos sutiles cambios de tonalidad podrían ser una estrategia para evitar depredación o de comunicación con conespecíficos que aumente las probabilidades de sobrevivir y que se genera gracias a la capacidad de movilidad de las células pigmentarias (Fujii 2000).

**Tabla 1.** Variación del color del gular y el parche ventral entre la captura (tiempo 1), antes del inicio del ensayo de competencia entre machos (aproximadamente 10 días después), y al final del ensayo (los ensayos duraron 30 minutos). Los análisis se hicieron usando Modelos de Medidas Repetidas. Se muestran en negritas los modelos simplificados. N = 17 machos.

	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>a. Variación en croma amarillo</b>		
Tiempo	<b>15.79</b>	<b>0.001</b>
Tiempo * conductas	0.02	0.88
Tiempo * días en cautiverio	2.49	0.13
<b>a. Variación en croma naranja</b>		
Tiempo	3.88	0.08
Tiempo * conductas	0.00	0.99
Tiempo * días en cautiverio	4.73	0.05
<b>a. Variación en croma azul</b>		
Tiempo	<b>158.20</b>	<b>&lt; 0.000</b>
Tiempo * conductas	2.99	0.10
Tiempo * días en cautiverio	0.29	0.61



**Figura 1.** Promedio de los valores de croma amarillo (A), croma azul (B) y croma naranja (C) al momento de la captura (Tiempo 1) en blanco, al inicio del primer enfrentamiento (Tiempo 2) en gris y al final del mismo (Tiempo 3) en negro. Se muestra el error estándar. N = 17 machos.

## Referencias

Cote J, Meylan S, Clobert J, Voituron Y. 2010. Carotenoid-based coloration, oxidative stress and corticosterone in common lizards. *Journal of Experimental Biology*. 213:2116-2124.

Fuji Ryozi. 2000. The regulation of motile activity in fish chromatophores. *Pigment Cell and Melanoma Research*. 13(5):300-319.

