



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
**ECOLOGÍA**

**Variación morfotípica en la coloración de la garganta: ¿Un rasgo continuo o discreto?  
Análisis de supervivencia en dos poblaciones de una lagartija polimórfica.**

**TESIS**

**(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)**

**Morphotypic variation in throat coloration: A continuous or a discrete trait? A  
survival analysis on two populations of a polymorphic lizard.**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Brasil Canales Gordillo**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS IZTACALA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. JORDAN KYRIL GOLUVOB FIGUEROA**  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA, UNIDAD XOCHIMILCO

**DR. ÓSCAR ALBERTO FLORES VILLELA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO DE 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
**ECOLOGÍA**

**Variación morfotípica en la coloración de la garganta: ¿Un rasgo continuo o discreto?**

**Análisis de supervivencia en dos poblaciones de una lagartija polimórfica.**

# **TESIS**

**(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)**

**Morphotypic variation in throat coloration: A continuous or a discrete trait? A survival analysis on two populations of a polymorphic lizard.**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Brasil Canales Gordillo**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA**

FACULTAD DE ESTUDIOS IZTACALA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. JORDAN KYRIL GOLUVOB FIGUEROA**

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA, UNIDAD XOCHIMILCO

**DR. ÓSCAR ALBERTO FLORES VILLELA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO DE 2019**

OFICIO CPCB/586/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
**P r e s e n t e**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **25 de marzo de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Experimental y Biomedicina** del alumno **CANALES GORDILLO BRASIL** con número de cuenta **307028727** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico**, en el campo de conocimiento de **Ecología**, con la tesis titulada: "**Morphotypic variation in throat coloration: A continuous or a discrete trait? a survival analysis on two populations of a polymorphic lizard**", producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título "**Variación morfológica en la coloración de la garganta: ¿Un rasgo continuo o discreto? Análisis de supervivencia en 2 poblaciones de una lagartija polimórfica**", realizado bajo la dirección del **DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**  
Vocal: **DR. ANIBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ**  
Secretario: **DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA**  
Suplente: **DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA**  
Suplente: **DRA. SANDRA FABIOLA ARIAS BALDERAS**

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 20 de mayo de 2019



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



## **AGRADECIMIENTOS.**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por su apoyo académico integral para la realización de mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo económico a través de la beca número 464878, durante el tiempo de realización de esta tesis.

A la UNAM, por el apoyo económico para la realización de parte de este trabajo, con el proyecto PAPIIT número IN222418.

A mi tutor, el Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza, por su apoyo en mi formación y en la realización de este trabajo.

Al Dr. Jordan Kyril Goluvob Figueroa y al Dr. Óscar Alberto Flores Villela por compartir sus conocimientos durante todo el progreso de mi tesis y por sus valiosos aportes a la misma

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES.**

A mi papá, gracias por todo tu apoyo, todas tus enseñanzas, por todo tu amor y por inculcarme el interés por la naturaleza. Nunca me dejarás de hacer falta.

A mi mamá, por nunca rendirte, por sacarnos adelante y anteponerte a todos los problemas y carencias que se te presentaron, sé que sin ti jamás habría logrado todo esto.

A mi hermano, porque sé que siempre he contado contigo, y sé que siempre podré hacerlo, sin importar la situación.

A mi amigo y asesor Hibraim, por todo tu apoyo, tu amistad, tus enseñanzas y tu paciencia. No tengo palabras para agradecer todo lo que has hecho por mí.

A mis amigos del laboratorio; Lalo, Richie, Jovita, Jara, Cristian, Max, Auro, Andy, Wendy, gracias por acompañarme a campo y por hacer los días de estrés y frustración mucho más amenos.

Particularmente quiero agradecer a mi amigo Lalo, por dejarnos estar en su casa durante los muestreos del Ajusco, y por ser tan buen amigo.

A las personas que salieron conmigo a campo o que me ayudaron en alguna parte de la elaboración de esta tesis; Dra. Irene Goyenechea, Miguel, Rodrigo, Erick, Víctor, Israel Solano, Saúl, Aníbal, Melissa, Selene, Andrea, Chiu, e Israel Electron.

A mi abuelo, Samuel Gordillo Durán, gracias por el apoyo que me has dado, siempre te estaré agradecido.

A mis sinodales y revisores, gracias por las recomendaciones y comentarios hechos durante el transcurso de este trabajo.

## **Dedicatoria.**

A mi padre, Manuel Virgilio Canales García.



## **INDICE.**

<b>1. Resumen.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Abstract.....</b>	<b>2</b>
<b>3. Introducción.....</b>	<b>3</b>
<b>4. Artículo sometido.....</b>	<b>5</b>
<b>5. Discusión.....</b>	<b>24</b>
<b>6. Conclusiones.....</b>	<b>25</b>
<b>7. Bibliografía.....</b>	<b>26</b>

## Resumen

La variación intrasexual en coloración (o en otros rasgos) puede llevar a la evolución de morfotipos. En muchas especies, los morfotipos representan estrategias reproductivas alternativas. Sin embargo, estas diferencias pueden no ser discretas. Considerando que muchas señales de color evolucionan como rasgos dependientes de la condición corporal, estas deberían de mantenerse como señales honestas (que indiquen la calidad del individuo poseedor) vía selección natural. Por lo tanto, una señal honesta debería estar mediada por compromisos (trade offs) entre pigmentos y rasgos como la condición corporal, inmunocompetencia o vitalidad. Estos compromisos deberían de generar variación continua entre los individuos de cada morfotipo y en algunos casos entre los de diferente morfotipos, lo cual nos hace preguntarnos si es mejor considerar a estos morfotipos como unidades discretas o unidades continuas. *Sceloporus grammicus* es una especie polimórfica, que se caracteriza por una mancha gular, asociada a estrategias reproductivas alternativas. En este trabajo, nosotros analizamos si la supervivencia es mejor predictor cuando los morfotipos en esta especie son considerados de manera continua o de manera discreta entre individuos de una especie polimórfica. Nuestros resultados sugieren que la variación en supervivencia es continua con respecto a la supervivencia, y está correlacionada con el porcentaje de coloración amarilla en los parches gulares, mientras que no se ajusta de manera tan adecuada a los modelos que la analizan de manera discreta. Nosotros sugerimos que la variación morfotípica debe de debidamente analizada para muchas especies, con la intención de mejorar nuestro entendimiento de la evolución y mantenimiento del polimorfismo en coloración.

**Abstract.**

Intrasexual variation in coloration (or in other traits) could lead to the evolution of morphotypes. In many species, morphotypes represent alternative reproductive strategies, and these may not be discrete. Considering that many color signals evolve as a trait depending of the corporal condition, this signals should be maintained as honest signals (this signals indicate the quality of the possessor) and these must be mediated by trade-offs among pigments and traits like body condition, immunocompetence or stamina. Such, trade-offs should generate continuous variation within and in some cases among morphotypes, raising the question as to whether morphotypes are better considered discrete or continuous units. *Sceloporus grammicus* is a polimorphic species, this polimorphism is characterized by a gular coloration related to a reproductive strategy. Here we analyze if survival is better predicted by continuous or discrete variation among individuals of this polymorphic species. Our results suggest that variation in survival is continuous with respect to survival and is correlated with the percentage of yellow coloration on throat patches, which cannot be predicted by discrete variation. We suggest that morphotypic variation be revisited for several polymorphic species to improve our understanding of the evolution and maintenance of color polymorphism.

## Introducción.

Las señales de coloración son un rasgo fenotípico distribuido en muchas especies de vertebrados e invertebrados, sobre todo en aquellas donde existe selección sexual por parte de las hembras (Gross, 1991; Sinervo & Lively, 1996). En estas especies, la coloración puede funcionar como una señal de calidad, de estatus, de advertencia o para atraer a los miembros del sexo opuesto. En este último caso, los machos de dichas poblaciones pueden tener estrategias reproductivas alternativas, dando lugar a especies polimórficas donde existen morfotipos (fenotipos alternativos genéticamente determinados y asociados a una estrategia reproductiva; Gray & Mckinnon, 2006).

Las especies polimórficas abundan entre los lacertilios (Thompson & Moore, 1991; Sinervo & Lively, 1996; Baastians et al., 2013), donde estas han sido un tema de debate, debido a que no entendemos del todo cómo son definidos los morfotipos (de manera totalmente genética o si existe influencia del ambiente), y por ende, si estos están sujetos a presiones selectivas de manera discreta (ya que cada morfotipo tiene una estrategia genéticamente determinada), o si la selección natural actúa sobre ellos de manera continua (Teasdale et al., 2013; Sacchi, 2015; Cote et al., 2008, Vercken et al., 2008).

Si bien algunos autores han propuesto que los morfotipos están determinados de manera genética (Corl et al., 2010) puede existir efecto pleiotrópico, complicando la herencia (Sinervo & Svensson, 1998), y recientemente se ha demostrado que esto podría no ser tan simple como se pensaba, y que la herencia de estos morfotipos podría ser mucho más compleja que un solo gen actuando de manera mendeliana, pues al parecer en *Podarcis muralis*, son varios los genes implicados en la determinación de estos (Andrade et al., 2019). Por otro lado, algunos autores han tratado de probar que existe un continuo entre los individuos de cada morfotipo, y no solo diferencias discretas, ya que las manchas características de cada uno de estos, pueden variar en tamaño, haciendo que las presiones selectivas no sean iguales entre los individuos con cada morfotipo (Teasdale et al., 2013; Paterson & Blouin-Demers, 2017).

Si bien los morfotipos en lagartijas podrían tener estrategias genéticamente determinadas, estos no tienen exactamente el mismo desempeño (Thompson & Moore; 1991), así que las manchas de colores característicos de cada morfotipo podrían funcionar como señales de calidad individual como ocurre en otros animales, donde los individuos que tienen manchas más grandes tienen una mayor capacidad para atraer parejas, son mejores competidores y pueden tener una mayor supervivencia (Munguía-Steyer et al., 2010; Córdoba-Aguilar, 2002; Contreras-Garduño et al., 2006). Prueba de esto es que factores como la termorregulación, las hormonas y los ciclos reproductivos están asociados a las estrategias alternativas en reptiles (Smith & John-Alder, 1999; Robson & Miles 2000), y rasgos como la salud, la condición corporal y el ambiente, afectan la expresión de la coloración (Hill & Montgomery, 1994; Fitze et al., 2009).

La supervivencia es uno de los componentes del ciclo de vida, que se puede analizar a través de los estudios demográficos, por lo que puede permitirnos conocer el efecto que tienen las presiones selectivas sobre las poblaciones, y de esta manera, nos permite saber cómo y sobre qué rasgos está actuando la selección natural (Pérez-Mendoza et al., 2013). Aunque conocer el mecanismo que determina los morfotipos es de gran importancia,

entender cómo es que actúa sobre ellos la selección natural también es de mucha importancia, existen trabajos que han reportado pérdidas de uno o más morfotipos en poblaciones de especies de lagartijas polimórficas, lo que sugiere selección en contra y desempeño diferenciales entre los individuos de cada morfotipo (Corl et al., 2010).

La familia Phrynosomatidae es uno de los taxones de lagartijas donde ocurren más especies polimórficas, por lo que es uno de los grupos donde más se han estudiado sus implicaciones ecológicas y evolutivas (Hover, 1985; Hews et al., 1997; Cox et al., 2008; Sinervo & Lively, 1996; Baastians et al., 2013). Además de esto, algunas de sus especies como la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus*) tienen distribuciones amplias, encontrándose en sitios ambientalmente distintos, permitiéndonos poner a prueba distintas hipótesis sobre las presiones selectivas que ocurren en ellas (Sites et al., 1987).

En este trabajo, nosotros construimos modelos donde la supervivencia de las lagartijas podía variar en función de la mancha gular, de manera continua o de manera discreta, permitiéndonos conocer cómo actúa sobre este rasgo la selección natural.

1       **MORPHOTYPIC VARIATION IN THROAT COLORATION: A CONTINUOUS OR A**  
2       **DISCRETE TRAIT? A SURVIVAL ANALYSIS ON TWO POPULATIONS OF A**  
3       **POLYMORPHIC LIZARD.**

4       **Canales-Gordillo Brasil <sup>1</sup>, Pérez-Mendoza Hibraim Adán <sup>2</sup>, Domínguez-Godoy Miguel**  
5       **<sup>3</sup>, Argáez-Márquez V. Emmanuel <sup>4</sup>, Solano-Zavaleta Israel <sup>5</sup>, Díaz-De la Vega H.**  
6       **Aníbal <sup>6</sup>, y Zúñiga-Vega, J. Jaime <sup>7</sup>**

7       <sup>1, 2</sup> Laboratorio de ecología evolutiva de anfibios y reptiles, Facultad Estudios Superiores  
8       Iztacala UNAM.

9       <sup>3, 6</sup> Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología Centro Tlaxcala de Biología de la  
10       Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Tlaxcala-Puebla km 1.5, C.P.  
11       90062, Tlaxcala, México.

12       <sup>4, 5, 7</sup> Departamento de Ecología y Recursos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional  
13       Autónoma de México, Ciudad de México 04510, México.

14       [brasil\\_eco@hotmail.com](mailto:brasil_eco@hotmail.com) <sup>1</sup>, [hibraimperez@ciencias.unam.mx](mailto:hibraimperez@ciencias.unam.mx) <sup>2</sup>, (Send reprint requests to  
15       this address), [godoy\\_contact@gmail.com](mailto:godoy_contact@gmail.com) <sup>3</sup>, [argaezve@gmail.com](mailto:argaezve@gmail.com) <sup>4</sup>,  
16       [crotalus.viper@gmail.com](mailto:crotalus.viper@gmail.com) <sup>5</sup>, [anibal.helios@gmail.com](mailto:anibal.helios@gmail.com) <sup>6</sup>, [jzuniga@ciencias.unam.mx](mailto:jzuniga@ciencias.unam.mx) <sup>7</sup>

17       Running head: MORPHOTYPIC VARIATION: A CONTINUOUS TRAIT?

18       Key words. Demography, polymorphic variation, survival, alternative reproductive  
19       strategies, mesquite lizard, natural selection

20       **ABSTRACT.** Intrasexual variation in coloration (or in other traits) may lead to the evolution  
21       of morphotypes. In several species, different morphotypes represent alternative  
22       reproductive strategies. However, these differences may not be discrete. Considering that  
23       many color signals evolve as condition-dependent traits, their honesty must be maintained  
24       for selection to operate. Therefore, an honest signal must be mediated by trade-offs  
25       among pigments and traits like body condition, immunocompetence, stamina, etc. Such  
26       trade-offs should generate continuous variation within and in some cases among  
27       morphotypes, raising the question as to whether morphotypes are better considered  
28       discrete or continuous units. Here we analyze if survival is better predicted by continuous

29 or discrete variation among individuals of a color polymorphic species. Our results suggest  
30 that variation is continuous with respect to survival and is correlated with the percentage of  
31 yellow coloration on throat patches, which cannot be predicted by discrete variation. We  
32 suggest that morphotypic variation be revisited for several polymorphic species to improve  
33 our understanding of the evolution and maintenance of color polymorphism.

34 Color-based signals are common in nature and can provide various types of information to  
35 signal receivers, such as species identity, body condition, social status, and degree of  
36 toxicity (Stevens, 2013). As a signaling trait, colors often differ between males and  
37 females, and in some cases can vary among individuals of the same sex (Bastiaans et al.,  
38 2013; Allender et al., 2003; Alexander & Breden, 2004). Intrasexual variation in coloration  
39 (or in other traits) may lead to the evolution of morphotypes (alternative phenotypic,  
40 genetically-determined forms) (Gray & Mckinnon, 2006). In several species, different  
41 colored spots on specific body parts distinguish morphotypes, and morphotypes may vary  
42 in fitness as a consequence of intermorph trait variation (Sinervo & Lively, 1996). Several  
43 studies have documented the presence of morphotypes in fishes, amphibians, and reptiles  
44 (avian and non-avian); reptiles have been the most widely studied, particularly lizard  
45 species (Crispo et al., 2006; Hoffman et al., 2006; Gross, 1984; Lank et al., 1995;  
46 Alexander & Breden, 2004; Ryan & Causey, 1989; Howard, 1984). Among lizards,  
47 phrynosomatids and lacertids are considered model groups, and morphotypic variation has  
48 been documented in several species (e.g. Hover, 1985; Baastians et al., 2013; Hews et  
49 al., 1997; Sandrine et al., 2007; Sacchi et al., 2007; Cox et al., 2008; Sinervo & Lively,  
50 1996; Sacchi et al., 2015). Most color signals used in lizard-lizard communication are  
51 located on the ventral region and the throat. Throat coloration in lizards is perhaps the  
52 most well-studied case of polymorphic species because of the influential work of Sinervo  
53 et al., on frequency dependent selection, and several studies in *Lacerta vivipara* (Vercken

54 et al., 2007; Sandrine et al., 2007; Sacchi et al., 2015; Sinervo & Lively, 1996; Sinervo et  
55 al., 2000; Sinervo & Svensson, 2002; Sinervo & Calsbeek, 2006; Corl et al., 2010;  
56 Baastians et al., 2013 Cote et al., 2008).

57 However, color signaling can be affected by several factors such as maternal effects,  
58 incubation conditions, post-hatching conditions, diet, and even social context. Considering  
59 that many color signals evolve as condition-dependent traits, their honesty must be  
60 maintained to be selected efficiently (Enquis & Leimar, 1983; Mikami, et al 2004;  
61 Seehausen & Schluter, 2004). Therefore, an honest signal must be mediated by trade-offs  
62 among pigments and traits like body condition, immunocompetence, stamina, etc (Bajer et  
63 al., 2012). Such trade-offs should facilitate the evolution of continuous variation within and,  
64 in some cases, among morphotypes, raising the question if individuals should be  
65 considered as discrete or continuous units (Teasdale, et al., 2013; Paterson & Blouin-  
66 Demers, 2017).

67 The widespread use of morphotypes as discrete units in lizard studies has been supported  
68 by a few observations: 1) morphotypes are genetically determined (based on heritability  
69 analyses); 2) morphotypes represent alternative reproductive strategies (Vercken et al.,  
70 2007); and 3) alternative reproductive strategies of morphotypes are also often coupled  
71 with other social behaviors (home range, aggressiveness, and social status). This pattern  
72 has been documented in *Uta stansburiana*, *Urosaurus* and *L. vivipara*, and might occur in  
73 *Podarcis muralis* where morphotypes have either solid colors (presumably homozygous)  
74 or a combination of colors (presumably heterozygous, Sinervo & Lively, 1996; Hews et al.,  
75 1997; Vercken et al., 2008; Calsbeek et al., 2010). However, delimitation of morphotypes  
76 can be problematic when individuals share several colors, as colors are typically not in the  
77 same proportion or area in different individuals in the same combination (Healey et al.,  
78 2007; Scali et al., 2013; Teasdale, 2013; Paterson & Blouin-Demers, 2017).



79 Variation in color may also be coupled with other traits that vary continuously among and  
80 within morphotypes. For example, colors on different morphotypes can vary in size,  
81 reflectance or intensity (Cote et al., 2008; Bajer et al., 2012). Color morphs are also often  
82 designated simply by the eyes of human researchers, who are not the intended receivers  
83 of these signals. Some studies have suggested that reflectance or RGB analysis be used  
84 to determine if color variation is a discrete or a continuous trait, although results using  
85 such approaches can be mixed (Cote et al., 2008; Teasdale et al., 2013; Paterson and  
86 Blouin-Demers, 2017). To determine whether variation among morphotypes is discrete or  
87 continuous, it is essential to characterize how conspecifics perceive color variation, and  
88 more importantly, how natural selection acts upon morphotypic variation. Here we ask  
89 whether survival is better predicted by continuous or discrete variation among individuals  
90 of a color polymorphic species.

#### 91 **MATERIALS AND METHODS.**

92 **Study system.-** *Sceloporus grammicus* is a species complex of viviparous lizards widely  
93 distributed from southern USA throughout most of mainland Mexico to Oaxaca (Sites et  
94 al., 1992). Mean size is 48.9 mm snout-vent length (SVL) and 50.7 tail length. *Sceloporus*  
95 *grammicus* is a polymorphic lizard in which both males and females have three and four  
96 color morphs, respectively. Morphs are identified by a throat patch with 4 main colors:  
97 white, blue, yellow and orange (blue is not present in females, neither are color  
98 combinations) and combinations of each one of these colors. However, blue and white  
99 male morphs never co-occur within the same population (Bastiaans et al., 2014). Males  
100 reach sexual maturity at 6-7 months of age, whereas females mature sexually at 8-9  
101 months, although the minimum age to reach sexual maturity is among 5 to 14 months of  
102 age (Pérez-Mendoza et al., 2013). The mating season occurs between October and  
103 November, and birthing from February to May; thus, gestation lasts five to eight months

104 (Guillete & Bearce, 1986; Ramírez-Bautista et al., 2004; 2011; Pérez-Mendoza et al.,  
105 2013).

106 **Study sites.-** Study sites are located on the volcano “La Malinche National Park” (LMNP).  
107 The LMNP is a temperate subhumid site with a summer rainy season. The temperature  
108 range recorded from the “La Malinche” Research Station is -2.8 to 21.8 °C, and the mean  
109 temperature is 7 °C in winter and 11 °C in summer. The first study site is located near the  
110 volcano top (hereafter site 1; 19.24°N, 97.93°W, 4150 m above sea level), and the  
111 vegetation is sub-alpine grassland (Díaz-Ojeda, 1992). However, lizards occur on rocks  
112 among grasses (*Festuca tolucensis*, *Calamagrostis tolucensis*) at ground level. The third  
113 study site was located near San Cristobal (hereafter site 2; 19.24°N, 98.03°W at 2500 m  
114 above sea level), on the lower slope of LMNP. This site is primarily composed of croplands  
115 that change seasonally based on the crop cycle and can be dominated by *Zea mays*,  
116 *Phaseolus vulgaris* or *Cucurbita* sp. At site 2, lizards primarily occur on the walls of  
117 abandoned buildings (personal observation).

118 **Field methods.-** At each study site, we delimited a single study plot in which lizards were  
119 relatively abundant (where we could capture at least 20 lizards per sampling occasion  
120 during a working day). We conducted mark-recapture experiments at these sites during 10  
121 months making one-day bimstral visits (five in total) to each site from May 2017 to  
122 February 2018. During each visit, we searched for lizards from 0900 to 1600 h. During this  
123 sampling period, we attempted to capture as many lizards as possible. Individuals were  
124 captured by hand or noose. Upon first capture, individuals were marked individually by  
125 cauterization following the code in the figure 1. We refrained from toe clipping, as this  
126 marking technique has been shown to reduce the survival of this species in a few  
127 populations (Olivera-Tlahuel, et al., 2017). The following information was recorded for  
128 each captured individual: sex (was determined by examination of the postanal scales,

129 enlarged in males), SVL, mass, morphotype, and a ventral photograph for posterior  
130 analysis. Ventral photographs were all taken under similar conditions, and we used the  
131 same ruler for every photo (Figure 1). Individuals were released immediately after  
132 measurements were taken at the site where lizards were captured. Repeated visits to the  
133 study sites allowed us to record individualized encounter (recapture) histories which  
134 consisted of data on when lizards were captured or not captured over the course of the  
135 study. Later, in the laboratory, we used the program Image J 1.47 (Abrámoff et al., 2004)  
136 to measure the yellow area of the throat patch on each lizard. We took the total throat area  
137 and the yellow area of the patch to obtain the percentage of yellow in the throat of each  
138 lizard (Figure 1). We chose to measure this color because it was the most abundant on all  
139 among individuals.

140 **Model set and model selection.**- We built a priori models that represented different  
141 hypotheses about variation in survival ( $\phi$ ) and probability of recapture ( $p$ ). We then  
142 calculated the strength of evidence for each competing model in our data sets. We  
143 constructed models where  $\phi$  and  $p$  could be (1) unaffected by time or morphotype  
144 (“constant” model, indicated with a “.”); (2) varying among sampling occasions (“Time”  
145 model, indicated with a “t”); (3) discrete variation in survival among morphotypes with or  
146 without a yellow patch (“group” model, indicated with a “g”); (4) continuous survival varying  
147 as a linear function of the area percentage of the yellow patch (“Continuous” model,  
148 indicated with the letters “COV”); (5) survival varying as a quadratic function of the  
149 percentage of area occupied by the yellow patch in the throat of each lizard, this model  
150 adjusts when we have two different slopes in the model (“Quadratic” model, indicated with  
151 the letters “COV2”); and (6) survival affected by the interaction between sampling occasion  
152 and groups (yellow morphotype and the other morphotypes, “Interaction” model, indicated  
153 with “g\*t”).

154 Model selection was based on the corrected Akaike's information criterion (AICc), which is  
155 a measure of model likelihood and parsimony (Akaike 1973) for small sample sizes  
156 (Sugiura, 1978). The lowest AICc score indicated the best-fitting model. However, models  
157 with a difference in their AICc scores ( $\Delta$  AICc) smaller than 2 units were considered as  
158 having a similar fit to the data (Burnham & Anderson; 2002).

## 159 **RESULTS.**

160 In both study sites, a single model had a greater relative support than the rest (a  $\Delta$ AICc >  
161 2; Table 1). The best models indicate that survival varies among sample occasions and as  
162 a quadratic function of yellow coloration percentage. However, they differ on how  
163 recapture probability varies. In site 1, recapture probability is best explained by the  
164 presence or absence of yellow coloration on the throat patch. In contrast, in site 2,  
165 recapture probability is constant (Table 1). At both study sites, there was no evidence that  
166 survival depended on yellow coloration as a discrete variable.

167 Given the continuous nature by which yellow coloration percentage affects survival  
168 estimates, survival should be analyzed continuously in the form of survival functions. At  
169 site 1, survival was unimodal, favoring individuals with intermediate values of yellow area  
170 between 48% and 58% of the head covered with yellow coloration (Fig. 2). At site 2,  
171 survival was bimodal—individuals with low and high percentages of yellow coloration, less  
172 than 10% and more than 60% yellow had high survival (Fig. 2).

## 173 **DISCUSSION.**

174 Researchers have a tendency to classify things discreetly out of convenience, but variation  
175 in nature is often continuous. In our study populations of *S. grammicus*, best-fitted models  
176 included the quadratic effect of yellow coloration on throat patch over survival, while the  
177 models with discrete variation among morphotypes were not supported by our data. This  
178 indicates that survival variation is better explained by color patch as a continuous trait as

179 opposed to discrete variation as has been previously suggested by other studies  
180 (Teasdale, et al., 2013; Paterson & Blouin-Demers, 2017).

181 Continuous variation makes sense in the context of the sexual selection, as secondary  
182 sexual characters evolve as signals of individual quality (Andersson, 1994), and his  
183 expression is more variable among individuals than the expression in other traits  
184 (Klingenberg, 1996). Therefore, the cost of having exaggerated traits, like conspicuous  
185 color patches, must be higher for individuals in poor body condition (Rowe & Houle, 1996;  
186 Kotiaho, 2001; Bajer et al., 2012). This trend has been reported in monomorphic species,  
187 where the size of the color patches functions as an honest signal. For example, in some  
188 species of dragonflies, individuals with the largest wing patches are better at defending  
189 territories and have higher survival (Munguía-Steyer et al., 2010; Córdoba-Aguilar, 2002;  
190 Contreras-Garduño et al., 2006). For polymorphic species, continuous variation does exist  
191 on individuals with the same morphotype, as color patches vary in size and covary with  
192 individual body condition in guppies (Hughes et al., 1999). Patch size seems to be  
193 important in other polymorphic species (even more than patch color), such as *Urosaurus*  
194 *ornatus* (a Phrynosomatid species), where it has been observed to be more dominant in  
195 individuals with larger throat patches (Thompson and Moore, 1991).

196 Although discrete morphotypical differences have been related to differences in  
197 reproductive strategies and traits like agonistic behavior and mating among individuals  
198 (Sinervo & Lively, 1996), if individuals of the same morphotype have the same mating  
199 strategy, there may be individual variation in their ability to defend territories and mating  
200 success. Therefore, individual differences within morphotypes may lead also to survival  
201 differences along a continuum (Teasdale et al., 2013), covarying with patch size or color  
202 percentage.

203 In site 1, we observed that selection is stabilizing and favors intermediate percentages of  
204 yellow (between 48 and 58%). Which is expected for a trait acting as an honest signal,  
205 whereas low and high percentages of yellow may be costly. In site 2, selection is disruptive  
206 and favors low and high percentages of yellow. Differences in survival curves may reflect  
207 environmental and ecological selective pressures, as these have been suggested to be  
208 drivers of variation in the form of selection among populations due to differences in  
209 resource availability (food and shelter) or interactions (competition and predation)  
210 (Siepielski et al., 2011; Olivera-Tlahuel et al., 2017). Therefore, the strength, direction and  
211 shape of selection over the sexual traits can be differential and even contrasting at  
212 different sites (Cornwallis & Uller, 2010).

213 Our results demonstrate that throat patches and particularly the percentage of yellow  
214 coloration are better predictors of survival than when this trait is treated as a discrete  
215 (presence/absence) variable. This finding is consistent with previous studies that have  
216 examined morphotypic coloration as a continuous trait (Cote et al., 2008; Sacchi et al.,  
217 2013; Paterson & Blouin-Demers, 2017). Also, the coloration of morphs has been shown  
218 to result from multiple gene interactions associated with carotene metabolism. In addition,  
219 there is no genetic structure in this trait among morphotypes in wall lizards (*Podarcis*  
220 *muralis*; Andrade et al., 2019), which questions previous claims that throat coloration is  
221 genetically determined by a single gene. With this evidence, we suggest that morphotypic  
222 variation be revisited for several species to better understand the evolution and  
223 maintenance of color polymorphism.

#### 224 **ACKNOWLEDGMENTS**

225 We are grateful to the numerous persons who helped in collecting the capture-mark-  
226 recapture data sets. This study was partially funded by DGAPA-UNAM through the project  
227 PAPIIT-IN222418 and the project IN-203516. We also thank Christopher K. Akcali for his

228 help with English grammar. The first autor also thank to the Posgrado en Ciencias  
229 Biológicas, UNAM, for the support in his formation, the present manuscript is a  
230 requirement to obtain first author master's degree.

231 **LITERATURE CITED.**

232 **Abrámoff, M. D., Magalhaes, P. J; Ram, S. J.** 2004. Image processing with imageJ.  
233 Biophotonic International, 11:36-42

234 **Allender, C. J., Seehausen, O., Knight, M. E., Turner, G. F., & Maclean, N.** 2003.  
235 Divergent selection during speciation of LAKE MALAWI CICHLID FISHES inferred from  
236 parallel radiations in nuptial coloration. Proceedings of the National Academy of Sciences.  
237 100:14074-14079.

238 **Alexander, H. J., & Breden, F.** 2004. Sexual isolation and extreme morphological  
239 divergence in the CUMANA GUPPY: a possible case of incipient speciation. Journal of  
240 Evolutionary Biology. 17:1238-1254.

241 **Andersson, M.** 1994. Sexual selection. Princeton, New Jersey: Princeton University  
242 Press.

243 **Andrade, P., Pinho, C., i de Lanuza, G. P., Afonso, S., Brejcha, J., Rubin, C. J., ... &**  
244 **Pellitteri-Rosa, D.** 2019. Regulatory changes in pterin and carotenoid genes underlie  
245 balanced color polymorphisms in the wall lizard. Proceedings of the National Academy of  
246 Sciences. 201820320.

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

- 249 **Bajer, K., Molnar, O., Török, J., & Herczeg, G.** 2012. Temperature, but not available  
250 energy, affects the expression of a sexually selected ultraviolet (UV) colour trait in male  
251 European green lizards. PLoS One. 7:e34359.
- 252 **Bastiaans, E. G., Morinaga, J. G., Castañeda-Gaytán, G. J., Marshall, C. J; Sinervo,**  
253 **B.** 2013. Male aggression varies with throat color in 2 distinct population of the mesquite  
254 lizard. Behavioral Ecology. 10:1-14.
- 255 **Bastiaans, E., Bastiaans, J. E., Morinaga, G; Castañeda-Gaytan, J.G., Marshall, C. J;**  
256 **Bane, B., Méndez-De la Cruz, F. R., Sinervo, B.** 2014. Female preference for sympatric  
257 vs allopatric male throat color morphs in the mezquite lizard (*Sceloporus grammicus*)  
258 species complex. Plos One. 9.
- 259 **Burnham, K. P., & Anderson, D. R.** 2002. Information and likelihood theory: a basis for  
260 model selection and inference. En: Model selection and multimodel inference a practical  
261 information theoretic approach. 2<sup>a</sup> ed. Springer USA.
- 262 **Calsbeek, B., Hasselquist, D., & Clobert, J.** 2010. Multivariate phenotypes and the  
263 potential for alternative phenotypic optima in WALL LIZARD (*Podarcis muralis*) ventral  
264 colour morphs. Journal of evolutionary biology. 23:1138-1147.
- 265 **Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., & Córdoba-Aguilar, A.** 2006. Wing  
266 pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot  
267 damselfly, *Hetaerina americana*. Journal of Ethology, 24:165-173.
- 268 **Coch, E., & White, G.** 2012. A gentle introduction to Program Mark. Colorado State  
269 University, Fort Collins.
- 270 **Córdoba-Aguilar, A., & Munguía-Steyer, R.** 2013. The sicker sex: understanding male  
271 biases in parasitic infection, resource allocation and fitness. PLoS One, 8.



- 272 **Corl, A., Davis, A. R., Kuchta, S. R., Sinervo, B.** 2010. Selective loss of polymorphic  
273 mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation.  
274 PNAS. 107:4254-4259
- 275 **Cornwallis, C. K., & Uller, T.** 2010. Towards an evolutionary ecology of sexual traits.  
276 Trends in Ecology & Evolution, 25:145-152.
- 277 **Cote, J., Le-Galliard, J. F., Rossi, J. M., & Fitze, P. S.** 2008. Environmentally induced  
278 changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken et  
279 al. Journal of evolutionary biology. 21:1165-1172.
- 280 **Cox, M. R., Zilberman, V., Jhon-Alder, H. B.** 2008. Testosterone stimulates the  
281 expression of a social color signal in Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. Journal of  
282 Experimental Zoology. 309:505-514.
- 283 **Crispo, E; Bentzen, P., Reznick, D. N., Kinnison, M. T., Hendry, A. P.** 2006. The  
284 relative influence of natural selection and geography on gene flow in guppies. Molecular  
285 ecology. 15:49-62.
- 286 **Díaz-Ojeda, E. V.** 1992. Informe Nacional del Parque Nacional La Malinche Jefatura del  
287 Programa Forestal de Tlaxcala. Gobierno de Tlaxcala. Tlaxcala.
- 288 **Enquist, M., & Leimar, O.** 1983. Evolution of fighting behaviour: decision rules and  
289 assessment of relative strength. Journal of theoretical Biology, 102:, 387-410.
- 290 **Gray, S. M., & McKinnon, J. S.** 2006. Linking color polymorphism maintenance and  
291 speciation. Trends in Ecology and Evolution. 22:71-79
- 292 **Gross, M. R.** 1984. SUNFISH, SALMON, and the evolution of alternative reproductive  
293 strategies and tactics in fishes. Fish reproduction: strategies and tactics. 55-75.

- 294 **Healey, M., Uller, T., & Olsson, M.** 2007. Seeing red: morph-specific contest success and  
295 survival rates in a colour-polymorphic agamid lizard. *Animal Behaviour*, 74:337-341.
- 296 **Hews, D. K., Thompson, C. W., Moore, I. T., & Moore, M. C.** 1997. Population  
297 frequencies of alternative male phenotypes in TREE LIZARDS: geographic variation and  
298 common-garden rearing studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 41:371-380.
- 299 **Hoffman, E. A; Schueler F. W; Jones, A. G; Blouin, M. S.** 2006. An analysis of selection  
300 on a colour polymorphism in the northern LEOPARD FROG. *Molecular Ecology*. 15:2627-  
301 2641.
- 302 **Hover, E. L.** 1985. Differences in aggressive behavior between two throat color morphs in  
303 a lizard, *Urosaurus ornatus*. *Copeia*. 933-940.
- 304 **Howard, R. D.** 1984. Alternative mating behaviors of young male BULLFROGS. *American*  
305 *Zoologist*. 24:397-406.
- 306 **Hughes, K. A., Du, L., Rodd, F. H., & Reznick, D. N.** 1999. Familiarity leads to female  
307 mate preference for novel males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal behaviour*,  
308 58:907-916.
- 309 **Klingenberg, C. P.** 1996 Multivariate allometry. En Marcus, L. F. (Ed). *Advances in*  
310 *morphometrics*. Plenum, New York: Springer US. 23-49.
- 311 **Kotiaho, J. S.** 2001. Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations  
312 and empirical evidence. *Biological Reviews*, 76:365-376.
- 313 **Lank, D. B., Smith, C. M., Hanotte, O., Burke, T., & Cooke, F.** 1995. Genetic  
314 polymorphism for alternative mating behaviour in lekking male ruff *Philomachus*  
315 *pugnax*. *Nature*. 378: 59.

- 316 **Meylan, S., Clobert, J., & Sinervo, B.** 2007. Adaptive significance of maternal induction  
317 of density-dependent phenotypes. *Oikos*. 116:650-661.
- 318 **Mikami, O. K., Kohda, M., & Kawata, M.** 2004. A new hypothesis for species  
319 coexistence: male–male repulsion promotes coexistence of competing species. *Population*  
320 *Ecology*, 46:213-217.
- 321 **Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., & Romo-Beltrán, A.** 2010. Do individuals in  
322 better condition survive for longer? Field survival estimates according to male alternative  
323 reproductive tactics and sex. *Journal of evolutionary biology*, 23:175-184.
- 324 **Olivera-Tlahuel, C., Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega, J. J., Rubio-Rocha, L., Bock,**  
325 **B., Rojas-Gonzales, R., Zamora, G., Alzate, E., Ortega-Leon, A., Maceda-Cruz J. R.,**  
326 **Mendez-de la Cruz, F. R., Siliceo-Cantero, H., Serna-Lagunes, R.** 2017. Effect of toe  
327 clipping on the survival of several lizard species. *Herpetological Journal*. 27:266-275
- 328 **Olsson, M.** 1994. Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually  
329 selected cue to fighting ability. *Animal Behaviour*, 48:607-613.
- 330 **Olivera-Tlahuel, C., Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega, J. J., Rubio-Rocha, L., Bock,**  
331 **B., Rojas-Gonzales, R., Zamora, G., Alzate, E., Ortega-Leon, A., Maceda-Cruz J. R.,**  
332 **Mendez-de la Cruz, F. R., Siliceo-Cantero, H., Serna-Lagunes, R.** 2017. Effect of toe  
333 clipping on the survival of several lizard species. *Herpetological Journal*. 27:266-275
- 334 **Paterson, J. E., & Blouin-Demers, G.** 2017. Distinguishing discrete polymorphism from  
335 continuous variation in throat colour of TREE LIZARDS, *Urosaurus ornatus*. *Biological*  
336 *Journal of the Linnean Society*. 121:72-81.

- 337 **Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega J. J., Zurita-Gutiérrez Y. H., Fornoni J., Solano-**  
338 **Zavaleta I., Hernández-Rosas A. L., Molina-Moctezuma A.** 2013. Demographic  
339 importance of the life-cycle components in *Sceloporus grammicus*. *Herpetologica*. 69:411-  
340 435.
- 341 **Ramírez-Bautista, A., Jiménez-Cruz, E., Marshall, J. C.** 2004. Comparative life history  
342 for populations of the *sceloporus grammicus* complex (Squamata:Phrynosomatidae).  
343 *Western North American Naturalist*. 175-183.
- 344 **Rowe, L., & Houle, D.** 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by  
345 condition dependent traits. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263:1415-1421.
- 346 **Ryan, M. J., & Causey, B. A.** 1989. "Alternative" mating behavior in the swordtails  
347 *Xiphophorus nigrensis* and *Xiphophorus pygmaeus* (Pisces: Poeciliidae). *Behavioral*  
348 *Ecology and Sociobiology*. 24:341-348.
- 349 **Rzendowsky, J.** 1986. La vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432pp.
- 350 **Sacchi, R., Scali, S., Pupin, F., Gentilli, A., Galeotti, P., & Fasola, M.** 2007.  
351 Microgeographic variation of color morph frequency and biometry of COMMON WALL  
352 LIZARDS. *J. Zool.* 273:389-396.
- 353 **Scali, S., Sacchi, R., Azzusi, M., Daverio, S., Oppedisano, T., & Mangiacotti, M.** 2013.  
354 Homeward bound: factors affecting homing ability in a polymorphic lizard. *Journal of*  
355 *Zoology*, 289:196-203.
- 356 **Sacchi, R., Ghitti, M., Scali, S., Mangiacotti, M., Zuffi, M. A., Sannolo, M., ... &**  
357 **Pellitteri-Rosa, D.** 2015. COMMON WALL LIZARD females (*Podarcis muralis*) do not  
358 actively choose males based on their colour morph. *Ethology*. 121:1145-1153.

- 359 **Seehausen, O., & Schluter, D.** 2004. Male–male competition and nuptial–colour  
360 displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. Proceedings of the  
361 Royal Society of London B: Biological Sciences, 271:1345-1353.
- 362 **Siepielski, A. M., DiBattista, J. D., Evans, J. A., & Carlson, S. M.** 2011. Differences in  
363 the temporal dynamics of phenotypic selection among fitness components in the wild.  
364 Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 278:1572-1580.
- 365 **Sinervo, B., & Lively, C. M.** 1996. The rock paper scissors game and the evolution of  
366 alternative male strategies. *Nature*. 380:240–243.
- 367 **Sinervo, B., & Svensson, E.** 2002. Correlational selection and the evolution of genomic  
368 architecture. *Heredity*, 89:329.
- 369 **Sinervo, B., & Calsbeek, R.** 2006. The developmental, physiological, neural, and  
370 genetical causes and consequences of frequency-dependent selection in the wild. *Annu.*  
371 *Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37:581-610.
- 372 **Sinervo, B., Miles, D. B., Frankino, W. A., Klukowski, M., & DeNardo, D. F.** 2000.  
373 Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the  
374 physiological bases of alternative male behaviors in SIDE-BLOTCHED  
375 LIZARDS. *Hormones and Behavior*. 38: 222-233.
- 376 **Sites, J. W. Jr., Archie, J. W., Cole, C. J., Flores-Villela, O.** 1992. A review of the  
377 phylogenetic hypothesis for the lizard genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implication  
378 for ecological and evolutionary studies. *Bulletin fo the American Museum of Natural*  
379 *History* 213:1-110

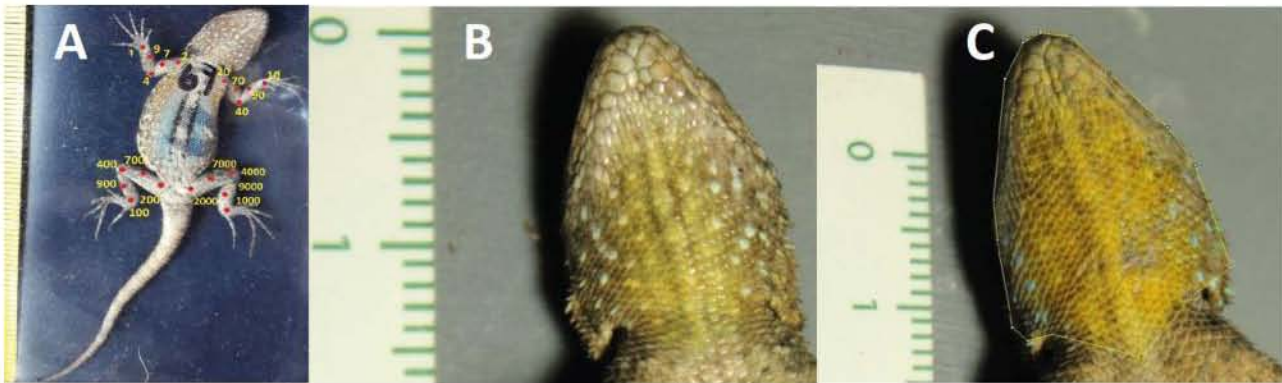
- 380 **Sites, J. W. Jr., & Dixon, J. R.** 1981. A new subspecies of the iguanid lizard, *Sceloporus*  
381 *grammicus* from northeastern Mexico with comments on its evolutionary implications and the  
382 status of *Sceloporus gramicus disparalis*. *Journal of Herpetology*. 59-69
- 383 **Sites, J. W. Jr., & Greenbaum, F. I.** 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard  
384 *Sceloporus gramicus*. II Aozyme variation. *Evolution*. 37:54-65.
- 385 **Sites, J. W. Jr., Porter, C. A., Thompson, P.** 1987. Genetic structure and evolution in the  
386 *Sceloporus gramicus* complex. *National Geographic Research*. 3:343-362.
- 387 **Skulason, S., & Smith, T. B.** 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in*  
388 *ecology & evolution*, 10:366-370.
- 389 **Stevens, M.** 2013. *Sensory ecology, behavior, and evolution*. Oxford University Press.
- 390 **Sugiura, N.** 1978. Further analysts of the data by akaike's information criterion and the  
391 finite corrections: Further analysts of the data by akaike's. *Communications in Statistics-*  
392 *Theory and Methods*. 7:13-26.
- 393 **Teasdale, L. C., Stevens, M., & Stuart-Fox, D.** 2013. Discrete colour polymorphism in the  
394 TAWNY DRAGON LIZARD (*Ctenophorus decresii*) and differences in signal  
395 conspicuousness among morphs. *Journal of evolutionary biology*, 26:1035-1046.
- 396 **Thompson, C. W., & Moore, M. C.** 1991. Throat colour reliably signals status in male  
397 TREE LIZARDS, *Urosaurus ornatus*. *Animal Behaviour*, 42:745-753.
- 398 **Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B., & Clobert, J.** 2007. Colour variation and  
399 alternative reproductive strategies in females of the COMMON LIZARD *Lacerta*  
400 *vivipara*. *Journal of evolutionary biology*, 20:221-232.

401 **Vercken, E., Sinervo, B., Clobert, J., 2008.** Colour variation in female common lizards:  
402 why we should speak of morphs, a reply to Cote et al. *Journal of Evolutionary Biology*.  
403 21:1160-1164.

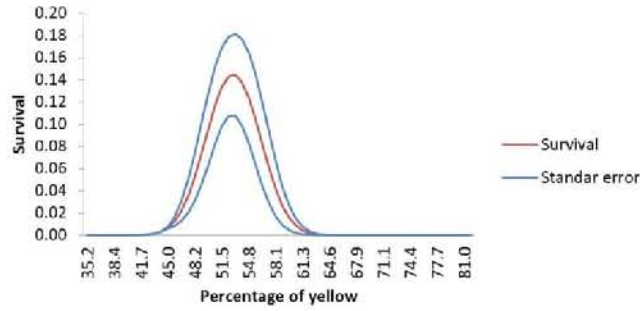
404 Fig 1. A. Marking code. Every cauterized dot is placed on the lizard ventral surface. The  
405 right arm is used to mark units, the left arm is used to mark decens, and the right leg is  
406 used to mark hundreds. B. Photography of the throat patch. All photographs were taken  
407 under the same conditions, and we used the same ruler as reference of the size. C.  
408 Measurement of the throat size and the percentage occupied by yellow color on the throat  
409 patch. Throat was considered from the jaw tips to the single converging scale downwards  
410 diagonally.

411 Fig. 2. Survival curves and throat percentages occupied by the yellow color on throat patch  
412 for each site during the study period. The black lines represent the mean survival, and red  
413 lines represent standard error.

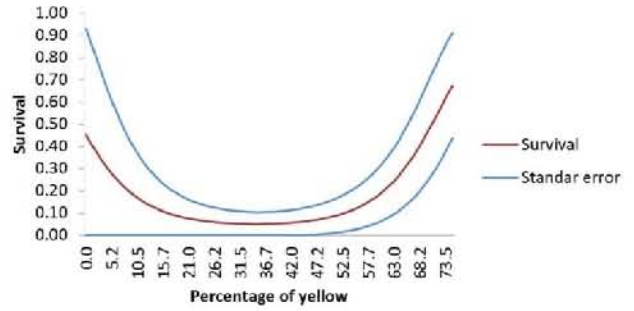
414 Table. 1. Results of model selection from 3 study sites. Survival rates ("□") were affected  
415 by: percentage of the dominant color (yellow) on throat patch as a linear function (COV),  
416 percentage of the dominant color on throat patch as a quadratic function (COV2). Variable  
417 among sampling occasion (t), by the presence/absence of yellow coloration (g), by the  
418 interaction of t and g, or to be constant trough time (.). Recaptures rates were affected by  
419 the same parameters ("COV", "COV2", "g", "t", "g\*t" or "."). The fit of each model (AICc) is  
420 provided.  $\Delta$ AICc represents the difference among models. W is a measurement of the  
421 relative support of the data by each adjusted model. We present the best five models for  
422 each study site.



Survival curve from Site one.



Survival curve from Site 2



Site	Model	AICc	$\Delta$ AICc	W
SITE 1	{phi(t)COV2 p(g)}	207.6037	0	0.9961
	{phi(t)COV2 p(.)}	219.092	11.4883	0.0039
	{phi(g*)COV2 p(g)}	266.2483	58.6446	0
	{phi(g*)COV2 p(.)}	266.4525	58.6446	0
	{phi(t)COV2 p(t)}	285.7579	78.1542	0
SITE 2	{phi(t)COV2 p(.)}	268.266	0	0.5423
	{phi(t)COV2 p(g)}	270.287	2.0214	0.1978
	{phi(t)COV2 p(t)}	270.934	2.6678	0.1427
	{phi(. )COV2 p(T)}	275.774	7.5084	0.0127
	{phi(t)COV p(t)}	275.911	7.645	0.0116



## Discusión.

Existe una tendencia por parte de los humanos a simplificar los fenómenos naturales, sin embargo, esto no siempre ayuda a entenderlos mejor. Un ejemplo de categorizaciones discretas de los morfotipos son las que se han hecho en varios trabajos clásicos con especies de lagartijas polimórficas (Sinervo & Lively, 1996; Bastiaans et al., 2013). Si bien la categorización discreta ha funcionado para explicar ciertos fenómenos, los modelos que usamos para analizar la supervivencia, que tuvieron un mejor ajuste a nuestros datos, fueron los que la modelan como una covariable del porcentaje de amarillo en las gargantas de nuestra especie de estudio (*Sceloporus grammicus*), lo cual indica que podría ser mejor considerar la variación en rasgos asociados a la coloración de manera continua, como han indicado estudios con otras especies de lagartijas (Teasdale et al., 2013; Paterson & Blouin-Demers, 2017).

La coloración sexual secundaria es un rasgo morfológico que funciona como señal para los demás individuos dentro de una población (Andersson, 1994), esta puede indicar la calidad del individuo poseedor al estar correlacionada con la condición corporal, por lo que individuos con manchas menores tendrían una condición corporal no tan buena, por lo que esperaríamos que tuvieran menor supervivencia, debido a no poder evitar a los depredadores, o por tener compromisos en uso de recursos y no poder costear estas señales (Rowe & Houle, 1996; Kotiaho, 2001). Este tipo de compromisos se ha reportado en especies monomórficas como algunas libélulas, donde los individuos que tienen manchas alares de color más grandes, también son mejores defendiendo sus territorios y tienen una mayor supervivencia (Munguía-Steyer et al., 2010; Córdoba-Aguilar, 2002; Contreras-Garduño et al., 2006). Bajo este contexto, una curva de supervivencia como la que se observa en el sitio 2 de la figura 1, sería explicada por individuos que tienen la capacidad de mantener una señal de calidad relacionada con su supervivencia, mientras que los individuos que tienen manchas intermedias quizá no tengan tan buena condición corporal, mientras que los individuos que no tienen manchas de color amarilla podrían tener una estrategia alternativa, permitiéndoles tener supervivencias con valores mayores.

En especies de lagartijas polimórficas como *Liolemus sarmiento*, los colores no sólo se asocian con conductas más o menos agresivas, sino también con diferentes cantidades de testosterona, sistema inmune y tamaños de extremidades y cabeza diferenciales (Fernández et al., 2018). Sin embargo, el sistema inmune responde también a otros factores como la densodependencia, al menos en hembras de *Uta stansburiana*, donde la coloración también está asociada a una estrategia de historia de vida (Svensson et al., 2001). Por lo tanto, podríamos esperar que la supervivencia variara en individuos enfermos, con mala alimentación o que no tengan una buena respuesta a factores de estrés como una densidad alta.

Los colores característicos de los morfotipos (amarillo, anaranjado, azul y blanco) son recurrentes en las especies polimórficas, sin embargo se ha observado que taxones cercanos pueden no tener la misma asociación estrategia-color, así que esta parece ser lábil, aunque también se ha reportado que en una misma especie, esta asociación parece ser igual en sitios relativamente cercanos (Baastians et al., 2013). En *Podarcis muralis* y *Uta stansburiana* también se han reportado diferencias en las frecuencias de cada morfotipo,

estas, posiblemente promovidas por diferencias ambientales como disponibilidad de microhábitat, refugios y alimento (Calsbeek et al., 2010; Corl et al., 2010). Nuestros sitios de estudio se encuentran a una distancia corta (relativa a la distribución total de la especie), sin embargo existe una diferencia considerable en cuanto al impacto del viento y la temperatura, así que un análisis de su impacto y de la disponibilidad de microhábitats, nos ayudaría a comprobar si este de verdad es distinto entre ambos sitios, y si está relacionado con las diferencias en las curvas de supervivencia en ambos sitios, mientras que analizar la asociación entre el nivel de agresividad y el color entre nuestros sitios de estudio sería útil para determinar si la asociación es similar, con lo que podríamos profundizar en su efecto en la supervivencia.

En *Urosaurus ornatus*, especie cercana a *Sceloporus grammicus* y donde también ocurre un polimorfismo en coloración gular, se ha reportado una asociación entre este parche de coloración y la agresividad de los machos, sin embargo parece ser más importante el tamaño del parche que su color; pues individuos con parches más grandes (independiente de la talla) son más dominantes (Thompson & Moore, 1991). Si bien los individuos de cada morfotipo se han analizado como unidades discretas, en las que la selección natural actúa de manera similar (Sinervo & Lively, 1996), variaciones como la reportada en *Urosaurus* deberían llevar a variación continua en la supervivencia, posiblemente relacionada a rasgos de coloración como los observados en otras especies (Teasdale et al., 2013), lo que apoyaría también que los modelos continuos tuvieran un mayor apoyo, y que se generen funciones como la que observamos en la figura 2, donde observamos una mayor supervivencia en valores superiores al 52%, pues morfotipos más agresivos como en el caso de *Urosaurus*, podrían defender territorios con mejores microhábitats, incrementando su supervivencia.

En el sitio 1 pudimos observar selección estabilizadora, pues los individuos con porcentajes intermedios de amarillo (52% de amarillo) son los que tienen una mayor supervivencia, lo que podría sugerir que este atributo es costoso de producir; mientras que los individuos que no lo producen podrían no ser de tan buena calidad, los individuos que lo producen en exceso no tienen buena supervivencia (arriba del 61%), posiblemente debido a un compromiso entre supervivencia y coloración como ocurre en otras especies (Córdoba-Aguilar, 2002; Bajer et al., 2012). Por otro lado, en el sitio 2, la selección es más bien disruptiva, favoreciendo los menores y mayores porcentajes de amarillo (Fig. 4, valores abajo de 26% y arriba de 52% de amarillo), la selección disruptiva puede llevar a especiación sin aislamiento geográfico, además de permitir la colonización de nuevos nichos (Allender et al., 2003).

Las diferencias en la forma de las curvas de supervivencia pueden reflejar presiones ecológicas y ambientales diferenciales, como disponibilidad de recursos o interacciones (Siepielski et al., 2011; Olivera-Tlahuel et al., 2017), pues estos afectan directamente la salud y la condición corporal de los individuos, y ya se ha reportado que existe una correlación entre estos atributos y la coloración (Fitze et al., 2009). De esta manera, el efecto de la selección sobre los rasgos sexuales secundarios, puede ser diferencial e incluso contrastante en sitios distintos (Cornwallis & Uller, 2010), sin dejar de lado que las estrategias alternativas en reptiles están ligadas a ciclos reproductivos y hormonales, fisiología térmica, respuesta inmune y eficiencia de locomoción (Smith & John-Alder, 1999; Robson & Miles, 2000).

La selección de modelos (Tabla 1.) muestra que los parches, y en particular, el porcentaje de amarillo en la garganta, funciona mejor como predictor de la supervivencia que la categorización discreta, lo cual coincide con trabajos que en los últimos años han tratado de categorizar a los morfotipos de una manera continua (Cote et al., 2008; Sacchi et al., 2013; Paterson & Blouin-Demers, 2017). Además de esto, recientemente se demostró que en *Podarcis muralis*, el control genético del polimorfismo se da por varios genes actuando de manera pleiotrópica y que no existe estructura genética en los morfotipos (Andrade et al., 2019). Si bien no podemos generalizar a todas las especies polimórficas, esto demuestra que aún hay mucho que entender de estas especies, y que la dinámica poblacional y los mecanismos que controlan y determinan el polimorfismo que estas presentan pueden ser mucho más complejos e incluso diversos de lo que se ha propuesto hasta el momento, por ello es indispensable continuar estudiándolas y poniendo a prueba nuevas hipótesis para entender mejor los procesos que generan y mantienen el polimorfismo.

## **Conclusiones.**

Hacer categorizaciones a priori quizá no sea la mejor manera de analizar a las especies polimórficas, debido principalmente a que la selección natural parece no actuar sobre estas de manera discreta. Este trabajo es un ejemplo de que no siempre esta categorización es adecuada, así que analizar la variación usando métodos más objetivos podría ayudarnos a entender la respuesta de estas especies a la selección natural y el comportamiento de su dinámica. Por otro lado, investigar factores como la disponibilidad de hábitat, alimento y el papel de carotenoides y pteridinas nos ayudaría a entender los costos de producir la coloración en especies polimórficas, mientras que analizar durante tiempos más largos las tendencias en crecimiento, fecundidad y supervivencia, nos ayudaría a proyectar escenarios de pérdida o fijación de morfotipos, en los que podrían ocurrir eventos de especiación mórfica.

## **Bibliografía.**

- Allender, C. J., Seehausen, O., Knight, M. E., Turner, G. F., & Maclean, N.** 2003. Divergent selection during speciation of Lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100:14074-14079.
- Andersson, M.** 1994. *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Andrade, P., Pinho, C., de Lanuza, G. P., Afonso, S., Brejcha, J., Rubin, C. J., ... & Pellitteri-Rosa, D.** 2019. Regulatory changes in pterin and carotenoid genes underlie balanced color polymorphisms in the wall lizard. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 201820320.
- Bajer, K., Molnar, O., Török, J., & Herczeg, G.** 2012. Temperature, but not available energy, affects the expression of a sexually selected ultraviolet (UV) colour trait in male European green lizards. *PLoS One*. 7:e34359.
- Bastiaans, E. G., Morinaga, J. G., Castañeda-Gaytán, G. J., Marshall, C. J.; Sinervo, B.** 2013. Male aggression varies with throat color in 2 distinct population of the mesquite lizard. *Behavioral Ecology*. 10:1-14.
- Calsbeek, B., Hasselquist, D., & Clobert, J.** 2010. Multivariate phenotypes and the potential for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour morphs. *Journal of evolutionary biology*, 23:1138-1147.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., & Córdoba-Aguilar, A.** 2006. Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology*. 24:165-173.
- Córdoba-Aguilar, A., & Munguía-Steyer, R.** 2013. The sicker sex: understanding male biases in parasitic infection, resource allocation and fitness. *PLoS One*, 8.
- Corl, A., Davis, A. R., Kuchta, S. R., Sinervo, B.** 2010. Selective loss of polymorphic mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation. *PNAS*. 107:4254-4259
- Cornwallis, C. K., & Uller, T.** 2010. Towards an evolutionary ecology of sexual traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 25:145-152.
- Cote, J., Le-Galliard, J. F., Rossi, J. M., & Fitze, P. S.** 2008. Environmentally induced changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken et al. *Journal of evolutionary biology*. 21:1165-1172.

- Cox, M. R., Zilberman, V., Jhon-Alder, H. B.** 2008. Testosterone stimulates the expression of a social color signal in Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Experimental Zoology*. 309:505-514.
- Fitze, P. S., Cote, J., San-Jose, L. M., Meylan, S., Isaksson, C., Andersson, S., ... & Clobert, J.** 2009. Carotenoid-based colours reflect the stress response in the common lizard. *PLoS One*. 4:5111.
- Gray, S. M., & McKinnon, J. S.** 2006. Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. 22:71-79
- Gross, M. R.** 1991. Evolution of alternative reproductive strategies: frequency-dependent sexual selection in male bluegill sunfish. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 332:59-66.
- Hews, D. K., Thompson, C. W., Moore, I. T., & Moore, M. C.** 1997. Population frequencies of alternative male phenotypes in TREE LIZARDS: geographic variation and common-garden rearing studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 41:371-380.
- Hill, G. E., & Montgomerie, R.** 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 258:47-52.
- Hover, E. L.** 1985. Differences in aggressive behavior between two throat color morphs in a lizard, *Urosaurus ornatus*. *Copeia*. 933-940.
- Kotiaho, J. S.** 2001. Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biological Reviews*. 76:365-376.
- Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., & Romo-Beltrán, A.** 2010. Do individuals in better condition survive for longer? Field survival estimates according to male alternative reproductive tactics and sex. *Journal of evolutionary biology*. 23:175-184.
- Olivera-Tlahuel, C., Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega, J. J., Rubio-Rocha, L., Bock, B., Rojas-Gonzales, R., Zamora, G., Alzate, E., Ortega-Leon, A., Maceda-Cruz J. R., Mendez-de la Cruz, F. R., Siliceo-Cantero, H., Serna-Lagunes, R.** 2017. Effect of toe clipping on the survival of several lizard species. *Herpetological Journal*. 27:266-275
- Paterson, J. E., & Blouin-Demers, G.** 2017. Distinguishing discrete polymorphism from continuous variation in throat colour of TREE LIZARDS, *Urosaurus ornatus*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 121:72-81.

- Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega J. J., Zurita-Gutiérrez Y. H., Fornoni J., Solano-Zavaleta I., Hernández-Rosas A. L., Molina-Moctezuma A.** 2013. Demographic importance of the life-cycle components in *Sceloporus grammicus*. *Herpetologica*. 69:411-435.
- Rowe, L., & Houle, D.** 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 263:1415-1421.
- Sacchi, R., Pellitteri-Rosa, D., Bellati, A., Di Paoli, A., Ghitti, M., Scali, S., ... & Fasola, M.** 2013. Colour variation in the polymorphic common wall lizard (*Podarcis muralis*): an analysis using the RGB colour system. *Zoologischer Anzeiger A Journal of Comparative Zoology*. 252:431-439.
- Sacchi, R., Ghitti, M., Scali, S., Mangiacotti, M., Zuffi, M. A., Sannolo, M., ... & Pellitteri-Rosa, D.** 2015. COMMON WALL LIZARD females (*Podarcis muralis*) do not actively choose males based on their colour morph. *Ethology*. 121:1145-1153.
- Scali, S., Sacchi, R., Azzusi, M., Daverio, S., Oppedisano, T., & Mangiacotti, M.** 2013. Homeward bound: factors affecting homing ability in a polymorphic lizard. *Journal of Zoology*. 289:196-203.
- Siepielski, A. M., DiBattista, J. D., Evans, J. A., & Carlson, S. M.** 2011. Differences in the temporal dynamics of phenotypic selection among fitness components in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 278:1572-1580.
- Sinervo, B., & Lively, C. M.** 1996. The rock paper scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*. 380:240–243.
- Sites, J. W. Jr., Porter, C. A., Thompson, P.** 1987. Genetic structure and evolution in the *Sceloporus grammicus* complex. *National Geographic Research*. 3:343-362.
- Smith, L. C., & John-Alder, H. B.** 1999. Seasonal specificity of hormonal, behavioral, and coloration responses to within-and between-sex encounters in male lizards (*Sceloporus undulatus*). *Hormones and Behavior*. 36:39-52.
- Sinervo, B., & Svensson, E.** 1998. Mechanistic and selective causes of life history trade-offs and plasticity. *Oikos*. 432-442.
- Teasdale, L. C., Stevens, M., & Stuart-Fox, D.** 2013. Discrete colour polymorphism in the TAWNY DRAGON LIZARD (*Ctenophorus decresii*) and differences in signal conspicuousness among morphs. *Journal of evolutionary biology*. 26:1035-1046.
- Thompson, C. W., & Moore, M. C.** 1991. Throat colour reliably signals status in male TREE LIZARDS, *Urosaurus ornatus*. *Animal Behaviour*. 42:745-753.

**Vercken, E., Sinervo, B., Clobert, J., 2008.** Colour variation in female common lizards: why we should speak of morphs, a reply to Cote et al. *Journal of Evolutionary Biology*. 21:1160-1164.