



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**El sistema de apareamiento de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel  
desde una perspectiva genética, morfológica y conductual**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**ÓSCAR ROMERO BÁEZ**

**TUTORA PRINCIPAL: DRA. ELLA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM  
**DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CD. MX. AGOSTO 2019**



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**El sistema de apareamiento de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel  
desde una perspectiva genética, morfológica y conductual**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**ÓSCAR ROMERO BÁEZ**

**TUTORA PRINCIPAL: DRA. ELLA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM  
**DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**MÉXICO CD. MX. AGOSTO 2019**



OFICIO CPCB/658/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

**M en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Evolutiva Y Sistemática, en su sesión ordinaria del día 26 de noviembre de 2018, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, al alumno **ROMERO BÁEZ ÓSCAR** con número de cuenta **410029149** con la tesis titulada: "**EL SISTEMA DE APAREAMIENTO DE *Ctenosaura similis* EN ISLA COZUMEL DESDE UNA PERSPECTIVA GENÉTICA, MORFOLÓGICA Y CONDUCTUAL**", bajo la dirección de la **DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ**:

Presidente:	DR. ALEJANDRO EMMANUEL GONZÁLEZ VOYER
Vocal:	DR. HIBRAIM ADAN PEREZ MENDOZA
Secretario:	DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS
Suplente:	DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMA
Suplente	DR. ARMANDO SUNNY GARCÍA AGUILAR

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 3 de junio de 2019

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



## **Agradecimientos institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Instituto de Ecología, por permitirme y brindarme todo lo necesario para continuar mis estudios de maestría y mi formación académica.

A la Comisión Nacional de Ciencias y Tecnología (Conacyt), por la beca de manutención otorgada, así como al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el apoyo dado para la realización de una estancia de investigación.

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO; Proyecto LI028) por el apoyo otorgado para la realización del trabajo de campo.

A la Dra. Ella Vázquez Domínguez, quien dirigió este trabajo como tutora principal.

A la Dr. Roxana Torres Avilés y al Dr. Fausto Méndez de la Cruz, por ser parte de mi comité académico y por aportar su valioso conocimiento para el desarrollo de este trabajo.

## **Agradecimientos personales**

Antes que nada, un eterno agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México que me ha permitido seguir creciendo como persona y en lo profesional, por ti siempre todo... Gracias.

A la Dra. Ella Vázquez por aventurarse conmigo de nueva cuenta en este proyecto con estos increíbles iguánidos. Gracias por tu guía, ayuda, consejos, conocimientos y confianza.

También a los miembros de mi comité académico. La Dra. Roxana Torres y al Dr. Fausto Méndez por sus comentarios y consejos a lo largo de los semestres para mejorar la realización de este trabajo.

Agradezco a los sinodales quienes amablemente accedieron a revisar este trabajo y aportaron valiosos críticas. Gracias Dr. Hibraim Pérez, Dr. Daniel Piñero, Dr. Sunny García y Dr. Alejandro González.

Al Dr. Larry Buckley quien me aceptó con una enorme amabilidad y gusto en su laboratorio en mi estancia científica. Gracias por contagiarme tu pasión y gusto por las iguanas.

También un gran agradecimiento a todas aquellas personas que me ayudaron en campo, ya que sin su ayuda no habría sido posible obtener los datos y muestras necesarias para el trabajo. Gracias a la M. En C. Ariadna Tobón, M. en C. Sayra Espindola, Biol. Gabriela Borja, M. en C. Carlos Luna y Noel Anselmo.

A mis compañeros del team Vázquez: Alex, Carlos, Gisella, Madisson, Ricardo, Sayra, Gaby y Xóchitl, por su enseñanza y ayuda en dudas que aunque luego podrían haber sido muy simples me eran de gran apoyo. Así como a Rachel y Jorge que hicieron más ameno los momentos de trabajo en el cubículo del laboratorio.

Finalmente y no menos importante a Marisol Bautista, mil gracias por acompañarme y brindarme tu cariño. Gracias por tu dulce compañía y tus palabras de aliento cuando más lo necesitaba en estos caminos de la vida. Para ti todo mi cariño y amor.

## **Dedicatoria**

Este trabajo quiero dedicarlo a la nueva generación de mi familia, es decir, a mis sobrinos: Armando, Sarahi, Karelyn, Fredy, Fanny, Diego y Jessica, como una prueba de que pueden alcanzar sus objetivos si ellos se lo proponen. No dejen de volar con coraje y orgullo.



## Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción general	3
<b>Capítulo I.</b> La relación del sistema de apareamiento poligínico sobre la estructura y diversidad genética de la iguana <i>Ctenosaura similis</i> en Isla Cozumel, Quintana Roo, México	5
Introducción	6
Objetivos	8
Materiales y métodos	8
Resultados	13
Discusión	18
Referencias	23
Material suplementario	29
<b>Capítulo II.</b> Dimorfismo sexual y relación de la morfología, conducta y genética en la obtención de pareja de la iguana <i>Ctenosaura similis</i> en Isla Cozumel, Quintana Roo, México	47
Introducción	48
Objetivos	50
Materiales y métodos	50
Resultados	53
Discusión	57
Referencias	61
Material suplementario	66
Conclusiones	78
Referencias generales	79

## Resumen

El estudio de los sistemas de apareamiento en animales permite describir varios aspectos sobre, por ejemplo, la diferenciación entre sexos, la forma en que los individuos logran la cópula y quién la lleva a cabo, así como sus efectos a nivel genético, tópicos que en conjunto ayudan al entendimiento de la evolución de las especies. En el presente estudio se evaluó la relación del sistema de apareamiento poligínico sobre la estructura y diversidad genética de la iguana de cola espinosa *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel. Se evaluó también el dimorfismo sexual corporal, así como la relación de la morfología, conducta y genética en la elección de pareja en tres grupos de esta iguana. Con base en el análisis de 11 loci de microsatélites se detectaron niveles medios de diversidad genética ( $H_o=0.545-0.612$ ;  $H_e=0.552-0.587$ ), una baja relación de parentesco entre individuos (79.92-83.55%), y tamaños efectivos poblacionales moderados ( $N_e=15.8-30.4$ ). En cuanto a la estructura genética se identificaron tres grupos genéticos, uno en una zona más conservada (Inter-Isla) y dos con influencia antropogénica (Ciudad y Sur), de los cuales sólo Inter-Isla presentó evidencia de cuello de botella. Los niveles de diferenciación fueron bajos ( $F_{ST}=0.020-0.061$ ), con cierto nivel de migración, donde la zona urbana representa una barrera para el movimiento de los individuos. Los resultados sugieren que la diversidad genética y el bajo parentesco se mantienen por la capacidad que tienen los individuos de reconocer conspecíficos familiares mediante señalización química; también por el propio sistema de apareamiento, dado que en cada época reproductiva hay un recambio de individuos dominantes resultado de encuentros agonísticos. La estructura genética observada está asociada con la conducta de *C. similis*, ya que los adultos mantienen cierta fidelidad a un microhábitat si en éste tienen cubiertos sus requerimientos para sobrevivir y reproducirse. Sin embargo, es probable que los factores antropogénicos también afecten la estructura, en particular reduciendo la diversidad genética como resultado de la fragmentación del hábitat. Se confirmó la existencia de dimorfismo sexual en *C. similis* y que, en promedio, el porcentaje de diferenciación es de 31%. Asimismo, se encontró que la longitud de cabeza y longitud de cola fueron las variables que diferenciaron mayormente a los sexos. Se observó que los individuos de mayor tamaño (longitud total o longitud hocico-cloaca) fueron los que presentaron mayor actividad dentro de su territorio, la cual disminuía conforme los individuos tenían mayor tamaño. Por otra parte, se encontró una relación positiva entre los individuos con caracteres morfológicos más grandes y el número de hembras, la cual disminuye conforme aumenta su condición corporal. Estos resultados sugieren que el tamaño, medido como longitud corporal puede ser una señal honesta de la capacidad de los individuos para mantener buenos territorios si estos son jóvenes y vigorosos. Sin embargo, la longevidad de estas iguanas puede tener un papel contrario, ya que estos reptiles continúan creciendo tiempo después de haber alcanzado la madurez sexual, y en consecuencia los individuos con las proporciones morfológicas más grandes pueden, en un momento dado, ser los más viejos pero no los más exitosos.

## Abstract

The study of mating systems in animals allows to describe several aspects about, for instance, the differentiation between sexes, the way in which individuals achieve intercourse and who carries it out, as well as its effects at the genetic level, topics that together help to understand the evolution of species. In the present study, we evaluated the relationship of the polygynous mating system on the structure and genetic diversity of the spiny-tailed iguana *Ctenosaura similis* on Cozumel Island. We also evaluated the sexual dimorphism and the relationship between morphology, behavior and genetics, and the capacity to obtain a partner in three groups of this iguana. Based on the analysis of 11 microsatellite loci, we detected intermediate levels of genetic diversity ( $H_o=0.545-0.612$ ;  $H_e=0.552-0.587$ ), a low kinship relationship between individuals (79.92-83.55%), and moderate effective population sizes ( $N_e=15.8-30.4$ ). Regarding the genetic structure, we identified three genetic groups, one in a more conserved area (Inter-Island) and two with anthropogenic influence (City and South), of which only Inter-Island presented evidence of bottlenecks. The levels of differentiation were low ( $F_{ST}=0.020-0.061$ ), with a certain level of migration, where the urban area represents a barrier for the movement of individuals. Our results suggest that genetic diversity and low kinship are maintained by the ability of individuals to recognize family conspecifics through chemical signaling, and also as a result of the mating system itself, given that in each reproductive period there is a turnover of dominant individuals due to agonistic encounters. The genetic structure observed can be associated with the behavior of *C. similis*, since adults maintain some fidelity to a microhabitat if their requirements for survival and reproduction are covered. However, it is likely that anthropogenic factors also affect the genetic structure, in particular by reducing genetic diversity as a result of habitat fragmentation. The existence of sexual dimorphism in *C. similis* was confirmed, where the percentage of differentiation is on average 31%. Likewise, we found that head length and tail length were the variables that differentiated the most between sexes. Similarly, it was observed that the individuals with greater size (total length or snout-vent length) were those who presented the greatest activity within their territory, which decreased in bigger individuals. On the other hand, we observed a positive relationship between individuals with bigger morphological characters and the number of females, a relationship that decreases as their body condition increased. These results suggest that body size, measured as body length, can be an honest sign of the individuals' ability to maintain good territories if they are young and vigorous. However, the longevity of these iguanas may have an opposite role, since these reptiles continue to grow long after they have reached sexual maturity; consequently, individuals with the highest morphological proportions may, at any given time, be the oldest, but not the most successful.

## Introducción general

La familia de los iguánidos se ha caracterizado como un grupo monofilético, con tamaños corporales grandes, de larga vida, y que en su mayoría son herbívoros (Etheridge, 1964; Hollingsworth, 2004). Asimismo, se les ha clasificado en ocho géneros, de los cuales siete se encuentran en el continente Americano (*Amblyrhynchus*, *Conolophus*, *Cyclura*, *Dipsosaurus*, *Iguana*, *Sauromalus* y *Ctenosaura*) (Sites *et al.*, 1996; Wiens *et al.*, 2000), y uno en las islas Fiji y Toga en el Pacífico Sur (*Brachylophus*) (Morrison *et al.*, 2013). Malone *et al.* (2017) propusieron el resurgimiento de un género preexistente (*Cachryx*), con lo que dividen a la familia en nueve géneros. Una característica importante a resaltar es que, por lo regular, las iguanas habitan en áreas pequeñas, principalmente en islas, pero también en el continente, lo que se asocia con su vulnerabilidad a la pérdida de hábitat, la sobreexplotación y la introducción de depredadores y competidores (Buckley *et al.*, 2016). Como consecuencia, de las 44 especies conocidas, el 82% se encuentra dentro de alguna categoría de riesgo, lo que coloca a estos reptiles entre los grupos de vertebrados más amenazados del planeta (Hoffman *et al.*, 2010).

El género *Ctenosaura* es el que incluye el mayor número de especies, con 16 (Buckley *et al.*, 2016), las cuales habitan desde México hasta Panamá, típicamente en las tierras bajas áridas y subhúmedas (Gutsche y Köhler, 2008). Se ha reportado que el género divergió de los taxones de Yucatán y de las Islas Galápagos hace 13.5 millones de años (Malone *et al.*, 2017), y que su radiación ha sido influenciada primordialmente por la compleja historia geológica de América Latina (Hasbún *et al.*, 2005; Pasachnik *et al.*, 2010). Así, en la hipótesis evolutiva más reciente se propone la existencia de tres clados geográficamente diferentes (Malone *et al.*, 2017). Un clado incluye a los iguánidos más pequeños con colas altamente espinosas que habitan la vertiente del Pacífico, desde Oaxaca y por Centro América (*C. oaxacana*, *C. flavidorsalis*, *C. praeocularis* y *C. quinquecarinata*); otro está distribuido a lo largo de la vertiente del Caribe (*C. bakeri*, *C. oederhina*, *C. melanosterna* y *C. palearis*); el tercero consiste de especies restringidas a las tierras bajas de ambas costas, dentro y hacia el noroeste del Istmo de Tehuantepec (*C. clarki*, *C. hemilopha*, *C. macrolopha*, *C. conspicuosa*, *C. pectinata* y *C. acanthura*). Finalmente, la posición taxonómica y evolutiva de *C. nolascensis* (Isla San Esteban, Golfo de California) y *C. similis* no están del todo resuelta. El linaje más antiguo (7 Ma) es *C. similis*, con amplia distribución desde el Istmo de Tehuantepec hacia el sur a lo largo de ambas costas de Centro América (Malone *et al.*, 2017).

La iguana de cola espinosa *Ctenosaura similis* se ha estudiado por varias décadas, donde los primeros trabajos se enfocaron principalmente en aspectos de conducta (Henderson, 1973; Fitch y Henderson, 1978). Asimismo, se ha estudiado su preferencia en la elección de

refugios (Burger y Gochfeld, 1991) y su capacidad de reconocimiento por medios químicos entre coespecíficos familiares (Hanley *et al.*, 1999). Esta especie es principalmente herbívora, aunque puede alimentarse de artrópodos y vertebrados (Torres-Carvajal, 2007), e incluso existen casos de canibalismo, donde los adultos se alimentan de crías y/o juveniles si tienen la oportunidad (Ramírez-Bautista y Arizmendi, 2004). Los juveniles son sexualmente activos a los dos o tres años y la época de reproducción es durante la primavera; las hembras ponen aproximadamente 30 huevos por nido a las 10 semanas del apareamiento, y las crías nacen a los 90 días en promedio (Kohler, 1996; Ozturk, 2015). Su sistema de apareamiento es poligínico, lo que resulta en una reproducción diferencial en las poblaciones, ya que en cada época reproductiva sólo ciertos machos (dominantes) acaparan un mayor número de hembras (Gier, 1997; Arriaga, 2003). En cuanto a su genética, los estudios existentes se han enfocado primordialmente en un contexto macroevolutivo, con la finalidad de explicar procesos de hibridación y sobre las posibles rutas de arribo a los sitios donde *C. similis* es invasora (Gutsche y Köhler, 2008; Pasachnik *et al.*, 2009; Naccarato *et al.*, 2015). Por ello, los estudios son escasos a nivel poblacional, de manera que aún se desconocen aspectos microevolutivos de esta especie. Así, el objetivo general del presente estudio fue evaluar la relación que tiene el sistema de apareamiento poligínico de *C. similis* y parámetros de diversidad y estructura genética, morfología y conducta, en la población que habita Isla Cozumel.

La tesis está organizada en dos capítulos, en el primero se muestra el estudio de la relación entre el sistema de apareamiento y la estructura y diversidad genética de *C. similis* en Isla Cozumel. Este capítulo se preparó para enviar a la revista *Integrative Zoology*. En el segundo capítulo se describen patrones de dimorfismo sexual, conducta y genética (con base en una métrica de heterocigosidad individual) de tres grupos (territorios) de iguanas, con lo que se evaluó la relación que tienen conjuntamente algunas de estas variables con el número de hembras, medida indirecta de obtención de pareja en machos de *C. similis* (para *Journal of Herpetology*).

## Capítulo I

La relación del sistema de apareamiento poligínico sobre la estructura y diversidad genética de la iguana *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel, Quintana Roo, México

## Introducción

El estudio de los sistemas de apareamiento en animales permite describir cómo los individuos de una especie logran la cópula, así como quién la lleva a cabo y el número de individuos involucrados (Kokko *et al.*, 2014). Los sistemas de apareamiento se clasifican, de forma general, en: (1) por el número de parejas que cada sexo tiene durante un periodo de tiempo determinado y (2) por las estrategias que los individuos emplean para obtener pareja, así como las conductas asociadas con el apareamiento (Shuster y Wade, 2003; Klug, 2011). Con base en la primera clasificación, la más comúnmente utilizada, se han definido los sistemas como: monogámico, donde cada sexo tiene una sola pareja durante el evento reproductivo; poligámico, donde ambos sexos tienen más de una pareja reproductiva; poliándrico, donde las hembras tienen más de una pareja y los machos sólo una; y poliginico, donde los machos tienen más de una pareja y las hembras sólo una (Emlen y Oring, 1977; Shuster y Wade, 2003; Klug, 2011). Sin embargo, aunque esta clasificación da una idea general de las interacciones de apareamiento entre los individuos, es criticada por su simplicidad, ya que para tener una mejor comprensión de los sistemas de apareamiento se debe de incluir también el grado de cuidado parental que cada sexo proporciona (Reynolds, 1996), los factores ecológicos que pueden modificar la distribución espacio-temporal de los individuos (Emlen y Oring, 1977) y la intensidad con la que actúa la selección sexual sobre los individuos de cada especie (Kokko *et al.*, 2014).

A su vez los sistemas de apareamiento tienen consecuencias genéticas, ya que pueden cambiar los niveles de diversidad genética y la magnitud de la estructuración (diferenciación) genética dentro y entre poblaciones (Anthony y Blumstein, 2000). El hecho de que exista un éxito reproductivo individual diferencial resulta en que solo un número limitado de individuos logra reproducirse y, por ende, transmitir sus genes a la siguiente generación (Wright, 1965; Blumstein, 2010). Por lo tanto, un estimador útil que refleja la influencia que tiene un sistema de apareamiento sobre la diversidad genética es el tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ), que es un estimado de la fuerza de la deriva génica en una población a lo largo del tiempo, y se puede calcular usando la cantidad de varianza en las frecuencias alélicas entre las subpoblaciones o mediante los cambios en la consanguinidad (Templeton, 2006; Nielsen y Slatkin, 2013). Cuando se tienen un número limitado de individuos reproductores y puede darse reproducción además entre parientes cercanos se esperarían  $N_e$  bajos (Dobson *et al.*, 2000; Blumstein, 2010).

Se sabe que algunas especies para evitar la reproducción entre individuos cercanamente relacionados, han desarrollado patrones de comportamiento que reducen la endogamia y disminuyen la estructuración entre poblaciones (Lange *et al.*, 2013), particularmente a través de

estrategias de paternidad múltiple (Uller y Olsson, 2008; Faria *et al.*, 2010), el reconocimiento de parentesco (Hanley *et al.*, 1999; Becker *et al.*, 2012) o la dispersión (Dubey y Shine, 2010; Le Galliard *et al.*, 2012). Diversos estudios en animales han abordado las repercusiones de los sistemas de apareamiento sobre la genética poblacional (Apollonio, 1998; Dobson *et al.*, 2000; Storz *et al.*, 2001; Puurtinen *et al.*, 2004); en particular para reptiles, los trabajos se han enfocado mayormente en lagartijas (Lebas, 2001; While *et al.*, 2009; Lange *et al.*, 2013; Wapstra y Olsson, 2014), con pocos ejemplos en la familia de las iguanas (Tzika *et al.*, 2008; Lanterbecq *et al.*, 2010; Aplasca *et al.*, 2016). Las iguanas se distinguen por su gran tamaño corporal y por su variada y compleja conducta social, que incluye desde sistemas con machos marcadamente territoriales a grupos que coexisten pacíficamente (Alberts *et al.*, 2004).

Otro aspecto a considerar de las iguanas es que por lo regular habitan en islas, es decir en fragmentos de tierra aislados y completamente rodeados de agua (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007), lo que ha llevado al origen de especies endémicas (Buckley *et al.*, 2016). Esta particularidad es de suma importancia, ya que las especies de reptiles insulares a menudo exhiben bajos niveles de diversidad genética (Soulé, 1980; Alberts *et al.*, 2002), como una consecuencia de cuellos de botella prolongados (Malone, 2003), por lo que son más susceptibles a la extinción en comparación con especies continentales (Frankham, 1997, 1998; Tzika *et al.*, 2008). Por lo tanto, considerando la baja diversidad genética y la conducta territorial que presentan la mayoría de las iguanas, tales factores pueden exacerbar la vulnerabilidad de estas especies (Alberts *et al.*, 2002; Malone, 2003). Así, las iguanas son un grupo ideal para estudiar la relación de los sistemas de apareamiento y los patrones genéticos en poblaciones de animales silvestres que habitan principalmente en islas.

En este trabajo se estudió a la iguana negra de cola espinosa, *C. similis*, en Isla Cozumel, Quintana Roo, México. Es un reptil ovíparo considerado como el más grande de su género (350 mm longitud hocico-cloaca; Krysko *et al.*, 2003), así como el que tiene la distribución más amplia, que va desde el Istmo de Tehuantepec (México) hasta Panamá (Bailey, 1928; Ramírez-Bautista y Arizmendi, 2004; Ozturk, 2015). Esta especie está clasificada como de menor preocupación por la IUCN (Pasachnik, 2015), mientras que a nivel nacional está clasificada como amenazada (SEMARNAT, 2010). Estudios sobre su conducta muestran que es altamente territorial (Fitch y Henderson, 1978; Arriaga, 2003), donde los machos se organizan en jerarquías, resultando en que ciertos individuos (dominantes) acaparan a las hembras en la época reproductiva (Gier, 1997; Arriaga, 2003). Dado este sistema de apareamiento poligínico, se esperaría que solo un pequeño grupo de machos logre aparearse en cada temporada reproductiva, disminuyendo los niveles de diversidad genética y tamaños efectivos



poblacionales, debido al aumento en los niveles de endogamia. Asimismo, los individuos que no logran aparearse optarían por dispersarse, lo que disminuiría la estructuración genética (si hay flujo génico). Considerando además que son poblaciones isleñas, se esperaría que las poblaciones presenten bajos niveles de diversidad genética. Los resultados obtenidos proveerán información novedosa para comprender mejor la dinámica reproductiva de estos iguánidos, en particular aquellos que se distribuyen en islas, así como la relación entre la genética poblacional y su sistema de apareamiento.

### Objetivos

- Evaluar los patrones de diversidad y estructura genética de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel.
- Estimar las relaciones de parentesco entre los individuos de *Ctenosaura similis*.
- Evaluar el tamaño efectivo de la población isleña y si ha pasado por cuellos de botella.
- Estimar los patrones de migración reciente e histórica de *Ctenosaura similis* a lo largo de la isla.

### Materiales y métodos

#### *Obtención de muestras y genotipificación de microsátélites*

El muestreo se realizó en la isla oceánica del caribe mexicano (Weidie, 1985), Isla Cozumel. Se capturaron 143 individuos de *C. similis* de agosto a septiembre de 2015 y en abril de 2016, en 11 sitios distribuidos a lo largo de la isla, de los cuales siete se ubicaron dentro de la ciudad de San Miguel: (1) Rancho Achichihualco, (2) Playa rocosa, (3) CBTIS, (4) BASHA, (5) CAMAR, (6) Dirección de Ecología y (7) Hotel Presidente; dos al sur: (8) Rancho Palmitas y (9) Punta Sur; y dos al interior de la isla (10) PASA y (11) San Gervasio (Fig. 2; Tabla S1). Los animales se capturaron de manera manual cuando tenían un tamaño menor a 30 cm de longitud hocico-cloaca (LHC); si su talla era mayor se emplearon bastones domadores con lazos corredizos (Eakin, 1957; Manzanilla y Péfaur, 2000). Los individuos fueron sexados por medio de la prueba cloacal (Morales-Mávil *et al.*, 2016) o utilizando caracteres morfológicos externos, tales como el saco gular y el tamaño de las espinas dorsales (Fitch y Henderson, 1978; Arriaga, 2003). Se tomaron las medidas de LHC, longitud total, longitud cola, longitud cabeza y ancho de la cabeza, con cinta métrica y vernier calibrado ( $\pm 1\text{mm}$  y  $\pm 0.02\text{mm}$ , respectivamente). Finalmente, se tomó una muestra de tejido de la cola de aproximadamente medio centímetro, la cual se

conservó en tubos eppendorf con etanol al 99% para su posterior análisis genético. Una vez procesados los animales se liberaron en el mismo sitio de captura.

El DNA de cada individuo colectado fue aislado y purificado con el kit Quick-gDNA™ Tissue MiniPrep (Zymo Research), siguiendo el protocolo del fabricante. Se genotificaron las muestras utilizando 12 loci de microsatélites polimórficos mediante primers marcados con fluorescencia, desarrollados para el género *Ctenosaura* (Stewart *et al.*, 2012; Tabla S1). Los loci de microsatélites fueron amplificados por la Reacción en cadena de la polimerasa (PCR), en un volumen de reacción de 8 µl, con: 2-5 ng de ADN, 2.0 mM de MgCl, 0.40 mM de DNTP Mix, 0.20 µM de cada primer y 0.06 unidades de Taq polimerasa (Vivantis). Las condiciones de PCR consistieron de una desnaturalización inicial a 95 °C por 1 min, seguido por 30 ciclos de 95°C por 20 seg, 55°C por 30 seg, 72°C por 30 seg y una extensión final a 67°C por 45 min. Los productos fueron visualizados en un gel de agarosa al 1.5%, y posteriormente multiplexados y secuenciados en un ABI Prism3730xl y un analizador genético 3100 (Applied Biosystems), con ROX-500 como tamaño interno estándar. El tamaño de los alelos se determinó con el software GeneMarker v.2.6.2 (SoftGenetics). Diversas muestras fueron revisadas al menos dos veces para asegurar una lectura correcta y su reproducibilidad. Se incluyeron controles negativos en todas las pruebas realizadas.

Para evaluar posibles errores de genotificación se realizó una segunda amplificación independiente de un 10% (n=14) del conjunto de datos, los cuales fueron empleados para estimar, para cada locus, el intervalo de abandono alélico (E1) y falsos alelos (E2) usando 100,000 iteraciones con el software Pedant v.1.0 (Jonhson y Haydon, 2007). Para la corrección de los genotipos con presencia de E1 se utilizó el software MicroDrop v.1.01 (Wang *et al.*, 2012) empleando 100,000 iteraciones y 10,000 permutaciones, bajo el supuesto de que la población tendría cierto nivel de endogamia. Una vez realizado dicho procedimiento, se prosiguió a calcular la frecuencia de alelos nulos utilizando 10,000 iteraciones con el software Micro-Checker v.2.2.3 (Van Oosterhout *et al.*, 2004).

#### *Equilibrio de Hardy-Weinberg y desequilibrio de ligamiento*

Se evaluó el equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) y el desequilibrio de ligamiento (DL) para cada grupo genético (ver resultados de estructura) con Genepop v.4.7 (Rousset, 2008), con base en 10,000 dememorizaciones, 5000 batches y 100,000 iteraciones por batch. Las desviaciones del equilibrio de HW se analizaron con una prueba exacta y estimando el estadístico  $F_{IS}$  para evaluar el déficit o exceso de heterocigotos. El DL entre loci se estimó por medio de una relación de probabilidad logarítmica (prueba G). Debido a que estos análisis realizan

comparaciones simultaneas independientes, fue necesario ajustar los valores de  $\alpha$  ( $p > 0.05$ ) aplicando la corrección de Benjamini y Hochberg (1995), que es un método menos conservativo en comparación al de Bonferroni (Rice, 1989).

### *Diversidad genética*

Se evaluó la diversidad genética total para cada grupo genético con Genealex v.6.503 (Peakall y Smouse, 2012), con base en el número de alelos observados ( $n_a$ ), medida que es sensible a la pérdida de diversidad genética en poblaciones pequeñas y que muestra el potencial evolutivo de éstas (Allendorf y Leary, 1986); alelos privados ( $n_p$ ), que son aquellos alelos que están presentes únicamente en una población. También se estimó la heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ; Nei, 1978) con Arlequin v.3.1 (Excoffier *et al.*, 2005). Dado que se obtuvieron diferentes tamaños de muestra y que la riqueza alélica es una función directa de ello, se obtuvo el índice de riqueza alélica ( $R_a$ ) por medio del método de rarefacción, el cual estandariza el número promedio de alelos por locus al tamaño de muestra más pequeño, lo que permite realizar comparaciones entre poblaciones con tamaños de muestra diferentes (Petit *et al.*, 1998; Leberg, 2002), ello utilizando la paquetería Hierstat v.0.04 (Goudet, 2005).

### *Relaciones de parentesco y tamaño efectivo*

Las relaciones de parentesco entre los individuos dentro de los grupos se evaluaron con ML-Relate (Kalinowski *et al.*, 2006), el cual emplea pruebas de máxima verosimilitud y considera la presencia de alelos nulos. El tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) se calculó con un estimador genético de un sólo evento de muestreo, mediante el método de exceso de heterocigotos ( $Ex_{Het}$ ; Pudovkin *et al.*, 2010), y un valor de frecuencia para descartar alelos raros ( $P_{CRIT}$ ) de 0.05, con el software NeEstimator v.2.1 (Do *et al.*, 2014). Dicho método está basado en el supuesto de que cuando el número de individuos reproductores es muy pequeño, se espera un exceso de heterocigotos en la progenie (Pudovkin *et al.*, 1996), por lo tanto, se ajusta de manera adecuada a un sistema de apareamiento poligínico (Zhdanova y Pudovkin, 2008). Cabe mencionar, que se pueden obtener valores hacia el infinito en los intervalos de confianza de los  $N_e$  cuando no hay evidencia de que la variación en los datos genéticos sea causada por deriva génica, sino por el propio error de muestreo, es decir que los datos no proporcionan evidencia suficiente para indicar que la población analizada no es muy grande (Waples y Do, 2010).

### *Cuellos de botella*

Para detectar si los grupos presentaban señales de cuellos de botella se utilizó Bottleneck

v.1.2.02 (Piry *et al.*, 1999). Se analizó la heterocigosidad observada y esperada bajo equilibrio de mutación-deriva, considerando un modelo de mutación de dos fases (TPM), que es el más adecuado para microsatélites (Piry *et al.*, 1999). Las proporciones utilizadas para cada modelo fueron: 90% de mutaciones paso a paso (SMM) y un 10% de mutaciones en múltiples pasos (IAM), así como 100,000 réplicas. Para determinar si los grupos presentaban un exceso de heterocigotos significativo se realizó una prueba de Wilcoxon, la cual es óptima cuando se emplean pocos loci, y además no se ve afectada por el tamaño de la muestra. Adicionalmente se realizaron pruebas “*mode-shift*”, las cuales analizan de manera gráfica la proporción de alelos en función de clases de frecuencias alélicas para rechazar un cuello de botella en una población (Distribución en forma de L; Luikart *et al.*, 1998).

#### *Definición de grupos, diferenciación y estructura genética*

Se realizó un análisis de agrupación de individuos para obtener el número más probable de grupos genéticos con el software Structure v.2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000; Hubisz *et al.*, 2009), el cual emplea inferencia Bayesiana para asignar a los individuos, con base en sus genotipos, a uno o varios grupos cuando hay mezcla. Asimismo, permite integrar información sobre las localidades de muestreo de los individuos, que ayuda a mejorar la asignación cuando el número de muestras o de loci son pequeños. Los parámetros para el análisis fueron: un modelo ancestral “*Admixture Model*”, un modelo de frecuencias alélicas “*Allele Frequencies Correlated*” y un modelo de uso de sitios de muestreo “*LocPrior*”, con 500,000 de “*burn-in*”, 2,000,000 de “*after burn-in*”. Se probó un intervalo de  $K$  entre 1 y 10, con 15 repeticiones independientes para cada valor. Posteriormente, se determinó la  $K$  más probable mediante el método de Evanno *et al.* (2005) con Structure Harvester (Earl y VonHoldt, 2012)

Para determinar el número de grupos considerando la ubicación geográfica se utilizó el software Geneland v.4.0.8 (Guillot *et al.*, 2012), que agrupa a los individuos con base en sus genotipos geo-referenciados, y permite además utilizar variables fenotípicas, mediante inferencia Bayesiana y un método espacial de Teselación de color Poisson-Voronoi (Guillot *et al.*, 2005a; Guillot *et al.*, 2005b). Asimismo, se puede estimar la asignación de los individuos tomando en cuenta la presencia de alelos nulos, por lo que realiza inferencias exactas cuando éstos están presentes (Guillot *et al.*, 2008). Para el análisis primero se probó un intervalo de  $K$  entre uno y 10, y con base en este análisis preliminar, se corrió nuevamente el programa, pero empleando un intervalo de  $K$  entre 3 y 4; en cada uno se realizaron 20 corridas independientes con 1,000,000 de iteraciones y un periodo de “*burn-in*” de 90,000. Se utilizó un modelo de frecuencias alélicas correlacionadas y una incertidumbre en las coordenadas de 25m, la cual

fue seleccionada mediante datos obtenidos del estudio de Fitch y Henderson (1978). Cabe mencionar que a partir de esta definición de grupos se llevaron a cabo todos los análisis empleados.

El grado de diferenciación genotípica y alélica entre los grupos de *C. similis* se evaluó con una prueba exacta de G (Goudet *et al.*, 1996), con base en 10,000 dememorizaciones, 5,000 batches y 100,000 iteraciones por batch usando Genepop v.4.7. Asimismo, se analizó la estructuración genética entre grupos con el estadístico  $F_{ST}$  de manera pareada (enfoque de Weir y Cockerham, 1984), con 100,000 permutaciones, y se estimó la diferenciación jerárquica mediante una prueba AMOVA; ambos análisis con Arlequin v.3.1. Finalmente, con Hierstat v.0.04 (Goudet, 2005) se estimaron las distancias genéticas de Nei ( $D_{NEI}$ ; Nei, 1972) entre grupos.

### *Migración*

Los valores de migración reciente se estimaron con BayesAss v.3.0.4 (Wilson y Rannala, 2003), el cual realiza inferencias bayesianas para calcular la proporción de individuos de una población que son migrantes de cada una de las otras poblaciones evaluadas dentro de un sistema; determina además el número total de individuos no migrantes y migrantes de primera y segunda generación (ancestría). Se realizaron cinco corridas independientes, con base en  $2 \times 10^8$  de iteraciones y  $4 \times 10^7$  de “burn-in”, y parámetros de mezcla:  $a=0.25$ ,  $f=0.25$  y  $m=0.1$ . Se evaluó la convergencia de las corridas con Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.*, 2013) y se seleccionó la que fue correcta, tanto con el método del estimador de momentos que usa el Criterio de Información de Akaike (AIC) como con los valores de bootstrap (1000; Baele *et al.*, 2012).

Se calcularon los patrones de migración histórica utilizando el método de estimación de superficies de migración efectiva mediante inferencia bayesiana con el software EEMS v.0.0.0.9 (Petkova *et al.*, 2016). Dicho método está basado en el modelo “stepping stone” (Kimura y Weiss, 1964), el cual permite la migración entre demes vecinos en una cuadrícula; los patrones de migración se ajustan por medio de la similitud de las diferencias genéticas esperadas bajo el modelo y las diferencias genéticas observadas en los datos. Posteriormente, las estimaciones son interpoladas a lo largo del paisaje para crear superficies de migración. Por ende, si la similitud genética decae rápidamente en los datos observados en comparación con los esperados, se infiere una superficie de migración efectiva baja, es decir, una barrera al flujo genético. Se realizó el análisis con una cuadrícula de 300 demes,  $2 \times 10^7$  de iteraciones con  $4 \times 10^6$  como “burn-in”, y parámetros de migración de:  $mE=7.4$ ,  $mS=0.027$  y  $mR=0.42$ , y de diversidad:  $qE=0.05$  y  $qS=0.029$ . Se evaluó la convergencia con base en la concordancia a través de

múltiples corridas independientes con diferentes valores de semilla (*seed*) iniciales y con los gráficos de las Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC).

## **Resultados**

### *Genotipificación de microsatélites*

Se logró obtener la extracción y la amplificación de todas las muestras colectadas (Tabla S1). En cuanto a los loci de microsatélites (Tabla S2), el locus Ctme411 fue monomórfico, por lo que se descartó. Se encontraron proporciones de falsos alelos (E2) muy bajos entre loci, (intervalo de 0-0.003), mientras que los valores de abandono alélico (E1) fueron mayores en todos los loci, donde Ctme217 (0.700) y Ctme406 (0.109), mostraron las proporciones más altas (Tabla S3). Por lo tanto, se corrigió la presencia de E1 y con los valores corregidos se calculó la frecuencia de alelos nulos. Como resultado, solo el locus Ctme217 presentó alelos nulos (0.109; Tabla S3).

### *Equilibrio de Hardy-Weinberg y desequilibrio de ligamiento*

Los resultados (corregidos por Benjamini y Hochberg) mostraron equilibrio de HW (Tabla S4) y que no hubo DL en los tres grupos genéticos (Tabla S5).

### *Diversidad genética*

Se obtuvieron un total de 64 alelos de 11 loci de microsatélites entre los tres grupos (promedio=5.8), donde el grupo genético Ciudad presentó el mayor número de alelos y Sur la mayor riqueza alélica (Tabla 1). El locus Ctme419 mostró los valores más altos de número de alelos y de riqueza alélica (15 y 10.4, respectivamente). La heterocigosidad observada y esperada mostraron niveles intermedios en todos los grupos, con los valores más altos en Inter-Isla, que fue el único que no presentó alelos privados (Tabla 1).

**Tabla 1** Valores de diversidad genética para *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel para cada grupo genético identificado. N: tamaño de la muestra,  $n_a$ : número de alelos,  $n_p$ : número de alelos privados,  $H_o$ : heterocigosidad observada,  $H_e$ : heterocigosidad esperada,  $R_a$ : riqueza alélica

Grupo genético	N	$n_a$	$n_p$	$H_o$	$H_e$	$R_a$
Ciudad	69	5.545	4	0.555	0.552	4.766
Sur	22	4.909	3	0.545	0.559	4.909
Inter-Isla	52	4.909	0	0.612	0.587	4.582

#### *Relaciones de parentesco y tamaño efectivo*

Los resultados de las relaciones de parentesco mostraron una proporción alta de individuos no relacionados, seguido por el de medios hermanos (>79% y >13%, respectivamente; Tabla 2). El grupo Ciudad mostró una mayor proporción de padres e hijos (3.03%) e Inter-Isla tuvo el porcentaje más alto de parentesco entre hermanos (1.89%; Tabla 2). El  $N_e$  estimado para cada grupo genético fue de 15.8 (7.8-Infinito; IC al 95 %) para Ciudad; 30.4 (7-Infinito; IC al 95 %) para Sur; y 17.5 (7.2-Infinito; IC al 95 %) para Inter-Isla.

**Tabla 2** Relaciones de parentesco (%) entre individuos de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel por grupo genético identificado (Ciudad, Sur e Inter-Isla).

Parentesco	Ciudad	Sur	Inter-Isla
Padres-Hijos	3.03	2.6	2.11
Hermanos	1.75	0.43	1.89
Medios hermanos	15.3	13.42	15.23
Sin relación	79.92	83.55	80.77

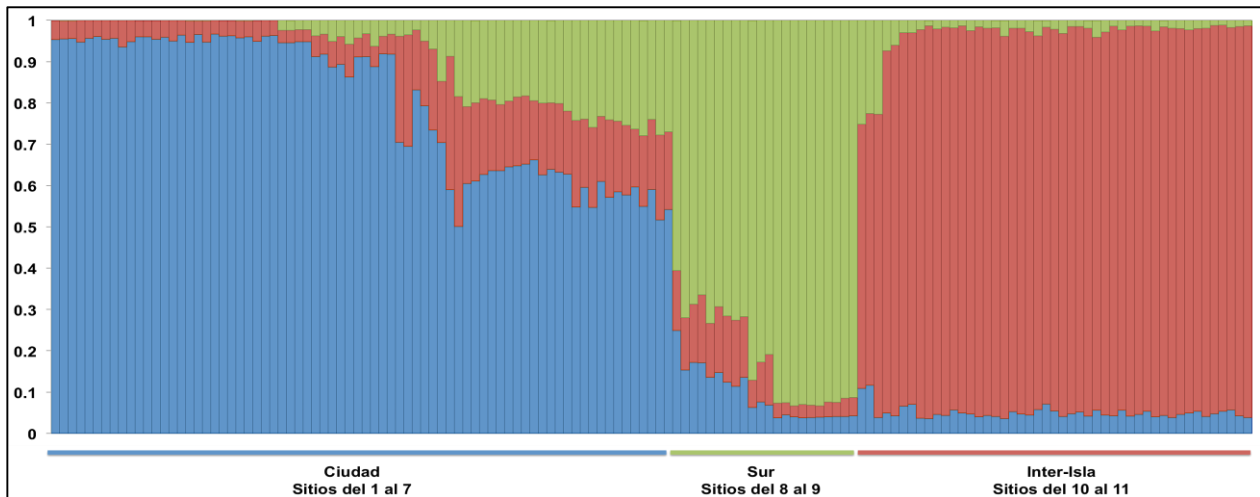
#### *Cuellos de botella*

Los resultados con base en el modelo de TPM no mostraron exceso de heterocigotos significativo para los grupos Ciudad y Sur ( $p=0.41553$  y  $0.35010$ , respectivamente), pero si para Inter-Isla ( $p=0.03369$ ). Adicionalmente, las pruebas “*mode-shift*” indicaron patrones similares, ya que en Ciudad y Sur se observó una distribución en forma de L en las frecuencias alélicas, y no para Inter-Isla (Fig. S1). Es decir, se detectó un cuello de botella reciente en el grupo Inter-Isla.

#### *Definición de grupo, diferenciación y estructura genética*

La definición de grupos genéticos obtenida con Structure y corroborada con el método de Evanno mostró que el número más probable de grupos genéticos de *C. similis* en Isla Cozumel

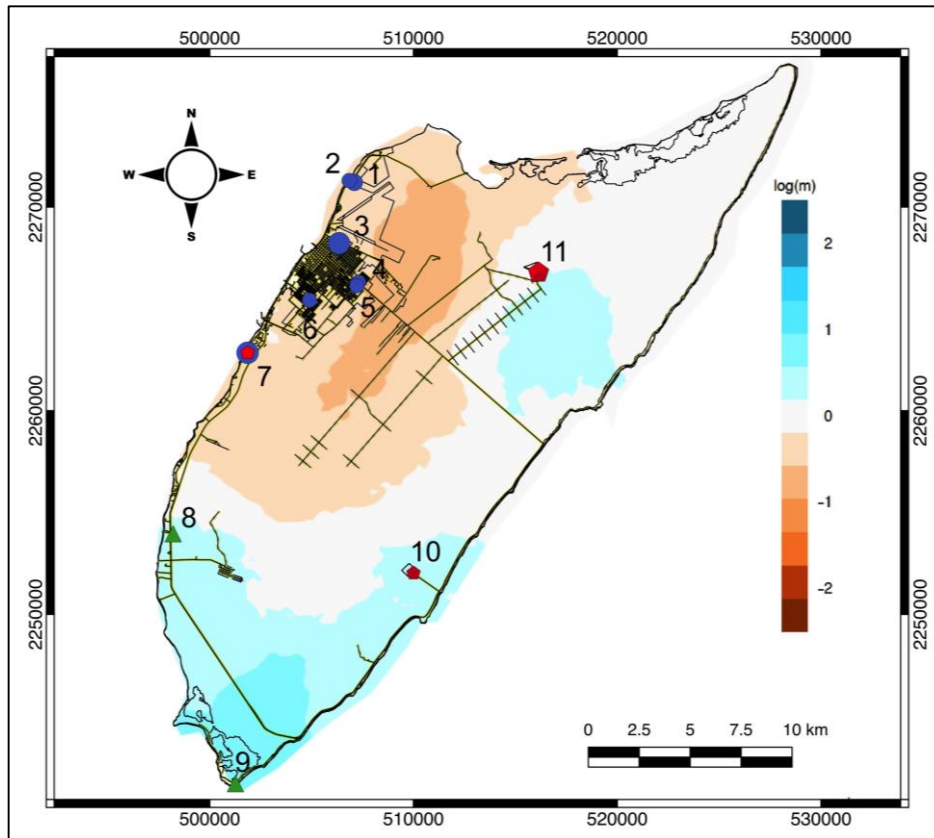
es de  $K=3$  ( $\Delta K=-3668.1$ ), los cuales se nombraron como: Ciudad, Sur e Inter-Isla. Asimismo, el valor de  $r$  (0.0528) obtenido a partir del modelo “*LocPrior*” corroboró que los sitios de muestreo fueron informativos para determinar el número de grupos. Se encontró que algunos individuos capturados en BASHA, Rancho Achichihualco, Hotel Presidente y Dirección de Ecología mostraron valores  $<0.8$ , pero superiores a 0.5, de probabilidad de asignación en el grupo Ciudad; ello también se observó con individuos de Punta Sur en el grupo Sur y con los de PASA en el grupo Inter-Isla (Fig. 1).



**Fig. 1** Proporción de asignación o admixia (eje vertical; Structure) para  $K=3$ , que muestra tres grupos genéticos. Cada barra vertical representa un individuo, ordenados en el eje horizontal según el grupo genético al que fueron asignados (Ciudad, Sur e Inter-Isla; ver mapa para numeración de sitios).

Con el análisis de Geneland se obtuvo el mismo número de grupos genéticos ( $K=3$ ; *media densidad de probabilidad* = -7408811976.58), coincidiendo también respecto a la definición de cada agrupación genética (Fig. 2; Tabla S6). Importante, con Geneland mejoró la probabilidad de asignación individual para cada grupo, con valores  $<0.8$  solamente en ocho individuos del Hotel Presidente, los cuales mostraron una mayor probabilidad de asignación para el grupo Inter-Isla, conformado en su mayoría por iguanas capturadas en San Gervasio.





**Fig. 2** Mapa de Isla Cozumel donde se señalan las 11 localidades de muestreo de *Ctenosaura similis* (ver Tabla S1 para más detalles). Las superficies de migración efectiva están representadas por el gradiente de color respecto a la asignación de individuos a los grupos genéticos identificados (círculos: Ciudad, triángulos: Sur y pentágonos: Inter-Isla; resultados con Geneland). El gradiente va de tonos más oscuros a más claros (escala logarítmica,  $\log(m)$ ), donde colores azules indican valores positivos de migración y los colores naranja valores negativos. Los caminos, carreteras y la ciudad se San Miguel (donde se ubican los sitios del 1-7) son resaltados en amarillo.

Las comparaciones pareadas hechas mostraron la mayor diferenciación alélica y genotípica entre los grupos Ciudad e Inter-Isla (prueba G; Tabla S7). Por otro lado, a nivel de estructuración entre grupos genéticos, con base en  $F_{ST}$  y en distancia genética, se observó para ambas medidas una mayor diferenciación entre Ciudad y Sur, y la menor entre Inter-Isla y Ciudad (Tabla 3). La AMOVA basada en  $F_{ST}$  mostró una variación mayormente distribuida entre los individuos, aunque no fue significativa (97.91%;  $p > 0.05$ ); entre grupos fue pequeña pero significativa (3.58%;  $p < 0.05$ ; Tabla S8).

**Tabla 3** Valores de  $F_{ST}$  (abajo de la diagonal) y distancias genéticas de Nei (arriba de la diagonal) entre grupos de *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel.  $p < 0.05$  en negritas para los estadísticos  $F_{ST}$ .

	Ciudad	Sur	Inter-Isla
Ciudad	-	0.074	0.037
Sur	<b>0.061</b>	-	0.069
Inter-Isla	<b>0.020</b>	<b>0.050</b>	-

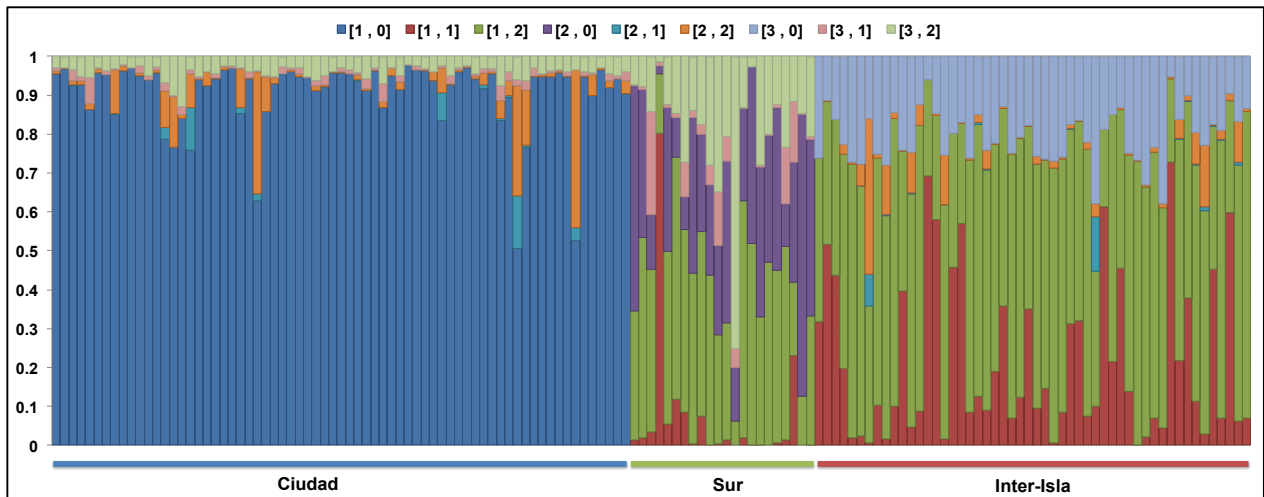
### Migración

De las cinco corridas independientes probadas para la obtención de los valores de migración reciente, estimados con BayeAss, la que mejor convergió fue la que obtuvo un  $AIC = 7326.125 \pm 0.434$ , indicando valores con una mayor proporción de individuos no migrantes (0.9609) en el grupo genético Ciudad, seguido de individuos provenientes del grupo Inter-Isla (Tabla 4). Por otro lado, los grupos Inter-Isla y Sur presentaron proporciones ligeramente más bajas de individuos no migrantes ( $< 0.80$ ), mientras que la proporción de migrantes para ambos proviene de Ciudad (Tabla 4). Los resultados de ancestría migrante corroboraron lo encontrado para el grupo Ciudad, mientras que en el grupo Sur algunos individuos fueron clasificados como migrantes de segunda generación provenientes de Ciudad y otra porción como no migrantes. Se encontró un patrón similar en el grupo Inter-Isla, donde la mayoría de los individuos fueron clasificados como migrantes de segunda generación y otros como migrantes de primera generación provenientes también de Ciudad (Fig. 3; Tabla S9).

Los resultados de migración histórica obtenidos con las superficies de migración efectiva mostraron que el área donde está la mayor concentración de caminos, carreteras y la ciudad de San Miguel funcionan como barreras para el movimiento de individuos en el grupo Ciudad (Fig. 2). Asimismo, los niveles más altos de migración se observaron en el grupo Sur, seguido de Inter-Isla, los cuales se ubican en sitios con actividades humanas reducidas o nulas en comparación con Ciudad (Fig. 2).

**Tabla 4** Proporción de individuos migrantes (error estándar entre paréntesis) por generación de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel dentro y entre grupos genéticos identificados (Ciudad, Sur e Inter-Isla).

	Ciudad	Sur	Inter-Isla
Ciudad	0.9607 (0.0534)	0.0178 (0.0159)	0.0215 (0.0526)
Sur	0.1460 (0.0896)	0.7697 (0.0825)	0.0844 (0.0681)
Inter-Isla	0.2450 (0.0980)	0.0176 (0.0166)	0.7374 (0.0978)



**Fig. 3** Ancestría de migración por individuo de *Ctenosaura similis* dentro de los grupos genéticos identificados en Isla Cozumel (Ciudad, Sur e Inter-Isla). Dentro de los corchetes el primer número hace referencia al grupo fuente (1=Ciudad, 2=Sur y 3=Inter-Isla), mientras que el segundo indica la generación de la ancestría migrante (0=no migrante, 1=migrante de primera generación y 2=migrante de segunda generación). Cada barra representa un individuo y su proporción de pertenencia (eje horizontal) a cada categoría de ancestría (distintos colores).

## Discusión

### *Sistema de apareamiento de Ctenosaura similis y su relación con aspectos genéticos y demográficos*

El presente trabajo es el primer estudio que analiza la relación del sistema de apareamiento poligínico sobre la diversidad y estructura genética en *C. similis* en Isla Cozumel, mediante el uso de loci de microsatélites. Los diferentes valores de diversidad genética observados para los tres grupos genéticos identificados fueron: heterocigosidad ( $H_e=0.552-0.587$ ;  $H_o=0.545-0.612$ ), riqueza alélica ( $R_s=4.582-4.909$ ) y número de alelos privados ( $n_p=0-4$ ). Dichos valores

contrastan con lo reportado en otras poblaciones y especies isleñas, por ejemplo Lanterbecq *et al.* (2010) encontraron valores más altos en la iguana *Amblyrhynchus cristatus* de Isla Santa Fé ( $H_e=0.769-0.777$ ;  $H_o=0.741-0.802$ ;  $R_a=6.27-8.41$ ;  $n_p: 8.28-9.31$ ). Asimismo, en iguanas del género *Conolophus* en Islas Galápagos, Tzika *et al.* (2008) registraron un amplio intervalo de valores de diversidad desde muy bajos a altos ( $H_e=0.13-0.77$ ;  $H_o=0.13-0.75$ ;  $R_a=2.21-7.64$ ;  $n_a=3.6-10.3$ ). No obstante, en la iguana *Cyclura cychlura inornata* de las islas norteñas de las Bahamas, Aplasca *et al.* (2016) encontraron niveles más bajos ( $H_e=0.13-0.46$ ;  $H_o=0.09-0.58$ ;  $R_a=1.31-2.09$ ;  $n_p=0-1$ ). En cuanto a poblaciones continentales de iguánidos, Zarza *et al.* (2011) reportaron un total de 42 alelos diferentes en *Ctenosaura pectinata* sobre las costas del Pacífico central de México, los cuales fueron menores a los registrados en el presente estudio (64 alelos) con base en el mismo número de microsatélites (11 loci). Asimismo, en el estudio de Faria *et al.* (2010) con *C. pectinata*, pero al sur de México, específicamente en Nizanda, Oaxaca, reportaron valores de heterocigosidad y número de alelos mayores a los registrados en Isla Cozumel ( $H_e=0.50-0.85$ ;  $H_o=0.43-0.79$ ;  $n_a=4-11$ ).

Se ha documentado que *Ctenosaura pectinata* y especies del género *Amblyrhynchus* y *Conolophus* son iguánidos donde los machos, por lo general, compiten por los mejores territorios para la obtención de un mayor número de hembras en la época de apareamiento (Evans, 1951; Trillmich, 1983; Christian *et al.*, 1984), semejante a la conducta reproductiva que presenta *C. similis* (Gier, 1997). En contraste, dentro del género *Cyclura* no se presenta esta conducta territorial en todas las especies, y se sugiere que es dependiente de la densidad poblacional (Knapp, 2000; Pérez-Buitrago *et al.*, 2010). Así, aunque podría esperarse que los iguánidos (isleños o continentales) que mantienen una conducta territorial presentasen valores bajos de diversidad genética, resultado del apareamiento con un solo macho o entre individuos cercanamente relacionados cuando la densidad poblacional es baja, con base en nuestros resultados y los reportados en otras especies es posible sugerir que no hay una relación directa del sistema reproductivo poligínico en dichos valores de diversidad genética. Lo anterior se corrobora con los resultados no significativos del coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ ; Tabla S5) al interior de los grupos genéticos identificados, así como con el análisis de parentesco, que reveló que la mayoría de los individuos al interior de los grupos no están relacionados (Tabla 4). Ello puede asociarse con el hecho de que individuos juveniles de *C. similis* tienen la capacidad de reconocer a sus conspecíficos relacionados mediante señalización química utilizando su lengua, ya que se ha reportado por medio de experimentos en laboratorio, que los individuos reconocen por este medio a sus congéneres familiares, por lo tanto Hanley *et al.* (1999) indican que cuando se establece un grupo nuevo, éste generalmente estará integrado por individuos no

relacionados, lo cual ayudaría a evitar la reproducción entre individuos emparentados, y como consecuencia la endogamia.

Se debe de considerar además el propio dinamismo del sistema de apareamiento y su potencial relación con los niveles de variación genética dentro de *C. similis*. Es decir, en la época reproductiva se presentan numerosos encuentros agonísticos, donde son los machos con las proporciones corporales más grandes los que consiguen los mejores territorios y tienen mayores probabilidades de aparearse con más hembras (Arriaga, 2003). En efecto, en otras iguanas se ha observado que en cada época reproductiva existe la posibilidad de un recambio de individuos dominantes ya que, al ser especies de larga vida, las poblaciones tienden a estar estructuradas por generaciones adultas superpuestas (Alberts *et al.*, 1992, 2002; Gier, 1997; Arriaga, 2003). Ello influye asimismo en la fluctuación de los tamaños efectivos poblacionales (Anthony y Blumstein, 2000; Blumstein, 2010), lo cual explicaría por que se registran valores diferenciales de tamaño efectivo poblacional entre especies/poblaciones. En el caso de Cozumel, *C. similis* mostró valores mayores ( $N_e=15.8-30.4$ ) comparados con otros iguánidos, como *Conolophus subcristatus* ( $N_e=13.6-16.2$ ; Fabiani *et al.*, 2011), pero inferiores a los registrados en *Cyclura cychlura inornata* en poblaciones naturales ( $N_e=16.4-73.4$ ; Aplasca *et al.*, 2016). Estos valores deben tomarse con precaución, pues se sabe que la estimación de  $N_e$  tiene muchos problemas y es difícil tener certeza de los valores obtenidos (Wang 2005); además de que es difícil comparar cuando no se tiene un mismo estimador. El papel de las hembras es otro factor importante en el éxito reproductivo diferencial de los machos, donde se ha registrado que éstas pueden determinar el cortejo e incluso elegir con quien aparearse (Tokarz, 1995; Pérez-Buitrago *et al.*, 2010), por lo que no se descarta la existencia de paternidad múltiple en *C. similis* (Gier, 1997). Sin embargo, no hay estudios que lo puedan confirmar para la especie y en *C. pectinata*, iguana del mismo género, este proceso ocurre en muy bajas frecuencias (Faria *et al.*, 2010).

Sin duda, distintos factores están influyendo en el mantenimiento de los niveles de variación genética de *C. similis* en Isla Cozumel. Se ha documentado que factores antropogénicos como caza de individuos para alimento o para comercio de mascotas, la introducción de especies exóticas y la degradación de hábitats, resultan en una reducción de los tamaños efectivos poblacionales (Alberts *et al.*, 2002; Faria *et al.*, 2010; Pérez-Buitrago *et al.*, 2010; van den Burg *et al.* 2018). Ello tiene como consecuencia una disminución de los niveles de diversidad genética en los iguánidos insulares y continentales, y pueden generar cuellos de botella en las poblaciones (Cornuet y Luikart, 1996). En particular para Cozumel se detectó señal de cuellos de botella en el grupo Inter-Isla (Fig. S1), debido lo más probable al hecho de

que este grupo incluye un sitio de muestreo (Hotel Presidente) cuya población es artificial; esto es, con fines turísticos se movieron individuos desde San Gervasio, a partir de los cuales se generó la población actualmente residente en el hotel.

#### *Estructuración genética y migración de Ctenosaura similis en Isla Cozumel*

Se identificaron tres grupos genéticos de *C. similis* a partir de los 11 sitios muestreados en Isla Cozumel (Ciudad, Inter-Isla y Sur; Fig. 1), estructuración corroborada por valores de diferenciación alélica y genotípica significativos, y una distribución de la variación genética principalmente entre grupos. Ello concuerda con lo reportado en otros iguánidos, donde en distintas especies comúnmente se ha encontrado diferenciación (Steinfartz *et al.*, 2009; Lanterbecq *et al.*, 2010; Zarza *et al.*, 2011; Colosimo *et al.*, 2014; Valdivia, 2014; Aplasca *et al.*, 2016; Welch *et al.*, 2017). Cabe resaltar que es común observar valores de diferenciación relativamente bajos ( $F_{ST}=0.020-0.061$  en *C. similis* en Cozumel), a pesar de presentar estructuración genética; por ejemplo, Steinartz *et al.* (2009) reportan valores similares ( $F_{ST}=0.01-0.13$ ) en la iguana *Amblyrhynchus cristatus* de las Galápagos, lo mismo en *Iguana delicatissima* de isla San Eustaquio ( $F_{ST}=0.021$ ; van den Burg *et al.*, 2018). En *Ctenosaura pectinata* se registraron valores un poco más altos en distintos puntos del Pacífico central de México ( $F_{ST}=0.119-0.226$ ), cuya diferenciación está asociada con la fragmentación del hábitat debido a cambios ambientales en el pasado y a la propia historia de vida de este iguánido (Zarza *et al.*, 2011).

Dado que el grado de estructuración genética entre las poblaciones de una especie está asociado con los niveles de flujo génico (Balloux y Lugon-Moulin, 2002; Nielsen y Slatkin, 2013), y considerando los valores relativamente bajos de distancia genética y  $F_{ST}$  obtenidos, los resultados sugieren que la estructuración genética de *C. similis* en Isla Cozumel pudiera estar disminuyendo de manera gradual y que sea un proceso reciente. Los patrones de migración obtenidos apoyan lo anterior, donde la migración de individuos ocurre de manera bidireccional pero principalmente del grupo Ciudad hacia el grupo Sur e Inter-Isla, hace dos o poco más generaciones (Fig. 2). No obstante, en el pasado esto no fue así, ya que los resultados de migración histórica indican que la probabilidad de migrar era menor en el grupo Ciudad (Fig. 1a), lo cual puede relacionarse con el rápido crecimiento poblacional ocurrido en la isla, ya que en la década de 1970 inicia el desarrollo turístico y se da la primer gran migración humana (Trejo, 2014), por lo que esto pudo haber impactado negativamente el movimiento de los individuos a lo largo de esta área; sin embargo, la fundación del poblado de San Miguel es más antigua, dado que data del año 1848 (Santander y Ramos-Díaz, 2011).

Se debe también tomar en cuenta la conducta como un factor que está influyendo en el mantenimiento de la estructura genética de *C. similis* en Isla Cozumel. Se ha documentado que los adultos de esta especie mantienen cierta fidelidad a un microhábitat, si en este tienen cubiertos sus requerimientos para sobrevivir y reproducirse (Fitch y Henderson, 1978; Gier, 1997), lo cual podría explicar que se registrara una mayor proporción de individuos no migrantes al interior de cada grupo (Fig. 2). Cabe resaltar que no se detectó migración histórica entre los grupos con mayor distancia geográfica entre ellos (Sur e Inter-Isla); ello puede deberse a falta de muestreo entre estas áreas o por la propia distancia que las separa. En otras iguanas se ha reportado que la distancia geográfica es un factor principal de aislamiento y diferenciación genética entre las poblaciones (Zarza *et al.*, 2011; Colosimo *et al.*, 2014; Welch *et al.*, 2017). Sin embargo, no se descarta que los individuos puedan moverse entre estas áreas en búsqueda de mejores sitios para la puesta de huevos o para alimentación y reproducción, como se ha visto en otros sitios donde habita *C. similis* y otros iguánidos (Fitch y Henderson, 1978; Arriaga, 2003; Knapp y Owens, 2005). Sería interesante hacer un estudio enfocado a seguir en detalle el movimiento diario de individuos, por ejemplo con marcaje o con radiotelemetría.

De igual manera, la conducta territorial así como los factores antropogénicos deben tener un efecto sobre la estructura genética en *C. similis* en la isla, en particular la urbanización en la ciudad y los caminos. El análisis de superficies de migración, apoya lo anterior, donde se registró que las principales barreras que están limitando el movimiento de individuos a lo largo de la isla son los asentamientos y caminos ubicados en la ciudad de San Miguel y sus alrededores, patrón que no se observó en sitios donde la actividad humana es más limitada (Sur e Inter-Isla). Por otro lado, se sabe que *C. similis* puede habitar asentamientos humanos o sitios perturbados (Arriaga, 2003), como sucede efectivamente en distintos puntos de Isla Cozumel, donde los animales interactúan con el humano en distinto grado. Ello es preocupante debido a que se ha registrado que este tipo de interacción modifica la conducta de los iguánidos, reduciendo sus rangos hogareños, promoviendo un ensamblaje de individuos más limitado, así como mayores niveles de agresión (Knapp, 2000; Lacy y Martins, 2003; Pérez-Buitrago *et al.*, 2010). Lo anterior podría relacionarse tanto con la estructuración como con la reducida migración; fue común observar en zonas turísticas a la gente alimentando a las iguanas, o bien que animales establecieran sus madrigueras en materiales de construcción alojados en distintas propiedades, lo cual estaría promoviendo la estructuración genética a lo largo de la isla, lo que provocaría a la larga una disminución en la diversidad genética y por ende un aumento en los niveles de endogamia en la especie debido a la formación de grupos compactos.

Los resultados genéticos y demográficos obtenidos de la especie *C. similis* en Isla Cozumel sugieren que el sistema de apareamiento poligínico podría estar contribuyendo al mantenimiento de los niveles de diversidad genética, lo cual sería debido al constante recambio de machos dominantes producto de los encuentros agonísticos que pueden darse en cada época reproductiva (Arriaga, 2003). Asimismo, la conducta de apareamiento de estos iguánidos puede estar aumentando la diferenciación y estructura genética de la población isleña, aunado a su fidelidad a ciertos sitios, que resulta en migración limitada (Fitch y Henderson, 1978; Gier, 1997). Es importante realizar más estudios sobre la dinámica reproductiva de *C. similis* para entender mejor los patrones conductuales, en particular el papel de las hembras en la elección de pareja, factor clave en este sistema de apareamiento. Por otro lado, si tomamos en cuenta los factores antropogénicos, no sólo la urbanización sino en particular la relación humano-iguana, sin duda tendría un efecto negativo con consecuente reducción de la diversidad genética, ya sea por la disminución de las densidades poblacionales o la fragmentación de los hábitats disponibles (Faria *et al.*, 2010; Pérez-Buitrago *et al.*, 2010; van den Burg *et al.*, 2018). No obstante, para saber los efectos puntuales de estos factores es necesario evaluar de manera más cuantitativa el impacto que tienen sobre la conducta de esta especie y sobre los parámetros genéticos analizados.

## Referencias

- Alberts AC, Pratt NC, Phillips JA. 1992. Seasonal productivity of lizard femoral glands: relationship to social dominance and androgen levels. *Physiology and Behavior* 51: 729-733.
- Alberts AC, Lemm JM, Perry AM, Morici LA, Phillips JA. 2002. Temporary alteration of local social structure in a threatened population of Cuban iguanas (*Cyclura nubila*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 324-335.
- Alberts AC, Carter RL, Hayes WK, Martins EP. 2004. *Iguanas: biology and conservation*, 3rd edn. University of California Press, Ltd, London.
- Allendorf FW, Leary R. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In: Soulé E (ed.), *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 57-76.
- Anthony LL, Blumstein DT. 2000. Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce  $N_e$ . *Biological Conservation* 95: 303-315.
- Aplasca AC, Iverson JB, Welch ME, Colosimo G, Hekkala ER. 2016. Genetic diversity and structure in the endangered Allen Cays Rock Iguana, *Cyclura cyclura inornata*. *PeerJ* 4: e1793.
- Apollonio M. 1998. Relationships between mating system, spatial behaviour and genetic variation in ungulates, with special reference to European cervids. *Acta Theriologica* 5: 155-162.
- Arriaga A. 2003. *Aspectos generales de la ecología de la Iguana negra Ctenosaura similis (Iguanidae) de Isla Contoy, Quinta Roo* (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.



- Baele G, Lemey P, Bedford T, Rambaut A, Suchard MA, Alekseyenko AV. 2012. Improving the accuracy of demographic and molecular clock model comparison while accommodating phylogenetic uncertainty. *Molecular Biology and Evolution* 29: 2157-2167.
- Bailey JW. 1928. A revision of the lizards of the genus *Ctenosaura*. *Proceedings of the United States National Museum* 73: 1-55.
- Balloux F, Lugon-Moulin N. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology* 11: 155-165.
- Becker PA, Miller PS, Gunther MS, Somers MJ, Wildt DE, Maldonado JE. 2012. Inbreeding avoidance influences the viability of reintroduced populations of African wild dogs (*Lycaon pictus*). *PLoS One* 7: e37181.
- Benjamini Y, Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57: 289-300.
- Blumstein DT. 2010. Social behaviour in conservation. In: Moore AJ, Szekely T, Komdeur J (eds.), *Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 654-672.
- Buckley LJ, de Queiroz K, Grant TD, Hollingsworth BD, Iverson JB, Pasachnik SA, Stephens CL. 2016. A checklist of the iguanas of the world (Iguanidae; Iguaninae). *Herpetological Conservation and Biology* 11: 4-46.
- Christian KA, Tracy CR, Porter WP. 1984. Physiological and ecological consequences of sleeping-site selection by the galapagos land iguana (*Conolophus pallidus*). *Ecology* 65: 752-758.
- Colosimo G, Knapp CR, Wallace LE, Welch ME. 2014. Inferred vs realized patterns of gene flow: an analysis of population structure in the Andros Island Rock Iguana. *PLoS One* 9: e106963.
- Cornuet JM, Luikart G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001-2014.
- Dobson FS, Smith AT, Wang XG. 2000. The mating system and gene dynamics of plateau pikas. *Behavioural Processes* 51: 101-110.
- Do C, Waples RS, Peel D, Macbeth GM, Tillett BJ, Ovenden JR. 2014. NeESTIMATOR v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14: 209-214.
- Donihue CM, Lambert MR. 2015. Adaptive evolution in urban ecosystems. *Ambio* 44: 194-203.
- Dubey S, Shine R. 2010. Restricted dispersal and genetic diversity in populations of an endangered montane lizard (*Eulamprus leuraensis*, Scincidae). *Molecular Ecology* 19: 886-897.
- Eakin RM. 1957. Use of Copper wire in noosing lizards. *Copeia* 2: 148.
- Earl DA, VonHoldt BM. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4: 359-361.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- Evans LT. 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata*. *American Museum Novitates* 1493: 1-26.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47-50.
- Fabiani A, Trucchi E, Rosa S, Marquez C, Snell HL, Snell HM, Tapia-Aguilera W, Gentile G. 2011. Conservation of Galápagos Land iguanas: genetic monitoring and predictions of a long-term program on the island of Santa Cruz. *Animal Conservation* 14: 419-429.

- Faria CMA, Zarza E, Reynoso VH, Emerson BC. 2010. Predominance of single paternity in the black spiny-tailed iguana: conservation genetic concerns for female-biased hunting. *Conservation Genetics* 11: 1645-1652.
- Fitch HS, Henderson RW. 1978. Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*. *University of Kansas Science Bulletin* 51: 483-500.
- Frankham R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78: 311-327.
- Frankham R. 1998. Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation Biology* 12: 665-675.
- Gier PJ. 1997. *Iguanid mating systems: ecological causes and sexual selection consequences* (Doctoral Thesis). University of Oklahoma, Oklahoma, United States.
- Glémin S. 2007. Mating systems and the efficacy of selection at the molecular level. *Genetics* 177: 905-916.
- Goudet J, Raymond M, de Meeüs T, Rousset F. 1996. Testing differentiation in diploid populations. *Genetics* 144: 1933-1940.
- Goudet J. 2005. HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical *F*-statistics. *Molecular Ecology Notes* 5: 184-186.
- Guillot G, Estoup A, Mortier F, Cosson JF. 2005a. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170: 1261-1280.
- Guillot G, Mortier F, Estoup A. 2005b. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 712-715.
- Guillot G, Santos F, Estoup A. 2008. Analysing georeferenced population genetics data with GENELAND: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics* 24: 1406-1407.
- Guillot G, Renaud S, Ledevin R, Michaux J, Claude J. 2012. A unifying model for the analysis of phenotypic, genetic, and geographic data. *Systematic Biology* 61: 897-911.
- Hanley KA, Elliott ML, Stamps JA. 1999. Chemical recognition of familiar vs. unfamiliar conspecifics by juvenile iguanid lizards, *Ctenosaura similis*. *Ethology* 105: 641-650.
- Hubisz MJ, Falush D, Stephens M, Pritchard JK. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9: 1322-1332.
- Johnson PCD, Haydon DT. 2007. Maximum-likelihood estimation of allelic dropout and false allele error rates from microsatellite genotypes in the absence of reference data. *Genetics* 175: 827-842.
- Jones AG, Rosenqvist G, Berglund A, Arnold SJ, Avise JC. 2000. The Bateman gradient and the cause of sexual selection in a sex-role-reversed pipefish. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 677-680.
- Kalinowski ST, Wagner AP, Taper ML. 2006. ML-RELATE: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6: 576-579.
- Kimura M, Weiss GH. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49: 561-576.
- Klug H. 2011. Animal mating systems. In: eLS. John Wiley and Sons, Ltd: Chichester.
- Knapp CR. 2000. Home range and intraspecific interactions of a translocated iguana population (*Cyclura cychlura inornata* Barbour and Noble). *Caribbean Journal of Science* 36: 250-257.
- Knapp CR, Owens AK. 2005. Home range and habitat associations of a Bahamian iguana: implications for conservation. *Animal Conservation* 8: 269-278.
- Kokko H, Klug H, Jennions MD. 2014. Mating systems. In: Shuker DM, Simmons LW (eds.), *The Evolution of Insect Mating Systems*. Oxford University Press, New York, pp. 42-58.
- Krysko KL, King FW, Enge KM, Reppas AT. 2003. Distribution of the introduced black spiny-tailed iguana (*Ctenosaura similis*) on the Southwestern Coast of Florida. *Florida Scientist* 66: 74-79.

- Lacy KE, Martins EP. 2003. The effect of anthropogenic habitat usage on the social behaviour of a vulnerable species, *Cyclura nubila*. *Animal Conservation* 6: 3-9.
- Lange R, Gruber B, Henle K, Sarre SD, Hoehn M. 2013. Mating system and intrapatch mobility delay inbreeding in fragmented populations of a gecko. *Behavioral Ecology* 24: 1260-1270.
- Lanterbecq D, Glaberman S, Vitousek MN, Steinfartz S, Benavides E, Wikelski M, Caccone A. 2010. Genetic differentiation between marine iguanas from different breeding sites on the island of Santa Fé (Galápagos Archipelago). *Journal of Heredity* 101: 663-675.
- Lebas NR. 2001. Microsatellite determination of male reproductive success in a natural population of the territorial ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Molecular Ecology* 10: 193-203.
- Leberg PL. 2002. Estimating allelic richness: effects of sample size and bottlenecks. *Molecular Ecology* 11: 2445-2449.
- Le Galliard JF, Rémy A, Ims RA, Lambin X. 2012. Patterns and processes of dispersal behaviour in arvicoline rodents. *Molecular Ecology* 21: 505-523.
- Luikart G, Sherwin WB, Steele BM, Allendorf FW. 1998. Usefulness of molecular markers for detecting population bottlenecks via monitoring genetic change. *Molecular Ecology* 7: 963-974.
- Malone CL, Knapp CR, Taylor JF, Davis SK. 2003. Genetic consequences of Pleistocene fragmentation: isolation, drift, and loss of diversity in rock iguanas (*Cyclura*). *Conservation Genetics* 4: 1-15.
- Manzanilla J, Péfaur JE. 2000. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. *Revista de Ecología Latinoamericana* 7: 17-30.
- Morales-Mávila JE, Bello-Sánchez EA, Corona-López CR. 2016. Distribution and natural history of the Campeche spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura alfredschmidti*). *Herpetological Conservation and Biology* 11: 168-176.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106: 283-292.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nielsen R, Slatkin M. 2013. *An Introduction to Population Genetics: Theory and Applications*. 1<sup>st</sup> edn. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Ozturk H. 2015. *Phylogeographic study of Ctenosaura similis* (Master's Thesis). Rochester Institute of Technology, Rochester, United States.
- Pasachnik S. 2015. *Ctenosaura similis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2015*: e.T174480A73611567.
- Peakall R, Smouse PE. 2012. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28: 2537-2539.
- Pérez-Buitrago N, Sabat AM, McMillan WO. 2010. Spatial ecology of the endangered mona island iguana *Cyclura cornuta stejnegeri*: Does territorial behavior regulate density? *Herpetological Monographs* 24: 86-110.
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O. 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* 12: 844-855.
- Petkova D, Novembre J, Stephens M. 2016. Visualizing spatial population structure with estimated effective migration surfaces. *Nature Genetics* 48: 94-100.
- Piry S, Luikart G, Cornuet JM. 1999. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity* 90: 502-503.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Pudovkin AI, Zaykin DV, Hedgecock D. 1996. On the potential for estimating the effective number of breeders from heterozygote-excess in progeny. *Genetics* 144: 383-387.

- Pudovkin AI, Zhdanova OL, Hedgecock D. 2010. Sampling properties of the heterozygote-excess estimator of the effective number of breeders. *Conservation Genetics* 11: 759-771.
- Puurtinen M, Hytönen M, Knott E, Taskinen J, Nissinen K, Kaitala V. 2004. The effects on mating system and genetic variability on susceptibility to Trematode parasites in a Freshwater snail, *Lymnaea stagnalis*. *Evolution* 58: 2747-2753.
- Rambaut A, Drummond AJ, Suchard M. 2013. Tracer v1.6. Available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
- Radespiel U, Rakotondravony R, Chikhi L. 2008. Natural and anthropogenic determinants of genetic structure in the largest remaining population of the endangered golden-brown mouse lemur, *Microcebus ravelobensis*. *American Journal of Primatology* 70: 860-870.
- Ramírez-Bautista A, Arizmendi MC. 2004. *Ctenosaura similis*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Proyecto W013. México. D.F.
- Reynolds JD. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68-72.
- Rice WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Rousset F. 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103-106.
- Santander LC, Ramos-Díaz M. 2011. El nacimiento de un destino turístico en el caribe mexicano. Cozumel, de isla abandonada a puerto de cruceros. *El Periplo Sustentable* 21: 5-30.
- SEMARNAT. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. In: Diario Oficial de la Federación, Jueves 30 de diciembre, México.
- Shuster SM, Wade MJ. 2003. *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- Soulé ME. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: Soulé ME, Wilcox BA (eds), *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, pp. 151-170.
- Steinfartz S, Glaberman S, Lanterbecq D, Russello MA, Rosa S, Hanley TC, Marquez C, Snell HL, Snell HM, Gentile G, Dell'Olmo G, Powell AM, Caccone A. 2009. Progressive colonization and restricted gene flow shape island-dependent population structure in Galápagos marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). *BMC Evolutionary Biology* 9: 297.
- Stewart EC, Pasachnik SA, Montgomery CE, Hudman SP. 2012. Characterization of 22 polymorphic microsatellite loci for the black-chested spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura melanosterna*) and cross-amplification success in four other *Ctenosaura* species. *Conservation Genetics Resources* 4: 47-50.
- Storz JF, Bhat HR, Kunz TH. 2001. Genetic consequences of polygyny and social structure in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx*. II. variance in male mating success and effective population size. *Evolution* 55: 1224-1232.
- Templeton AR. 2006. *Population genetics and microevolutionary theory*. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey, USA.
- Tokarz RR. 1995. Mate choice in lizards: a review. *Hepetological Monographs* 9: 17-40.
- Trejo V. 2014. Transformaciones espaciales de la Ciudad de Cozumel, Quintana Roo, 1980-2010 (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Trillmich KGK. 1983. The mating system of the marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 63: 141-172.
- Tzika AC, Rosa SFP, Fabiani A, Snell HL, Snell HM, Marquez C, Tapia W, Rassmann K, Gentile G, Milinkovitch C. 2008. Population genetics of Galápagos land iguana (genus *Conolophus*) remnant populations. *Molecular ecology* 17: 4943-4952.

- Uller T, Olsson M. 2008. Multiple paternity in reptiles: patterns and processes. *Molecular Ecology* 17: 2566-2580.
- Valdivia-Carrillo T 2014. *Filogeografía y modelación de nicho ecológico en la iguana del desierto *Dipsosaurus dorsalis* (Baird y Girard, 1852) en la Península de Baja California* (Tesis de Maestría). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Baja California Sur, México.
- van den Burg MP, Meirmans PG, van Wagensveld TP, Kluskens B, Madden H, Welch ME, Breeuwer JAJ. 2018. The Lesser Antillean iguana (*Iguana delicatissima*) on St. Eustatius: genetically depauperate and threatened by ongoing hybridization. *Journal of Heredity* 109: 426-437.
- van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4: 535-538.
- Wang J. 2005. Estimation of effective population sizes from data on genetic markers. *Philosophical Transactions Royal Society B* 360: 1395-1409.
- Wang C, Schroeder KB, Rosenberg NA. 2012. A maximum-likelihood method to correct for allelic dropout in microsatellite data with no replicate genotypes. *Genetics* 192: 651-669.
- Wapstra E, Olsson M. 2014. The evolution of polyandry and patterns of multiple paternity in lizards. In: Rheubert JL, Siegel DS, Trauth SE (eds.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*. Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 564-589.
- Waples RS, Do C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary  $N_e$  using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications* 3: 244-262.
- Weidie AE. 1985. Geology of the Yucatan platform, part 1. In: Ward WC, Weidie AE, Back W (eds.), *Geology and hydrogeology of the Yucatan and quaternary geology of northeastern Yucatan Peninsula*. New Orleans Geological Society, New Orleans, pp. 1-19.
- Weir BS, Cockerham CC. 1984. Estimating  $F$ -statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Welch ME, Colosimo G, Pasachnik SA, Malone CL, Hilton J, Long J, Getz AH, Alberts AC, Gerber GP. 2017. Molecular variation and population structure in critically endangered Turks and Caicos Rock Iguanas: identifying intraspecific conservation units and revising subspecific taxonomy. *Conservation Genetics* 18: 479-493.
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM. 2007. *Island biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. 2nd edn. Oxford University Press, UK.
- While GM, Uller T, Wapstra E. 2009. Within-population variation in social strategies characterize the social and mating system of an Australian lizard, *Egernia whitti*. *Austral Ecology* 34: 938-949.
- Wilson GA, Rannala B. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163: 1177-1191.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by  $F$ -statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395-420.
- Zarza E, Reynoso VH, Emerson BC. 2011. Discordant patterns of geographic variation between mitochondrial and microsatellite markers in the Mexican black iguana (*Ctenosaura pectinata*) in a contact zone. *Journal of Biogeography* 38: 1394-1405.
- Zhdanova OL, Pudovkin AI. 2008. Nb\_HetEx: a program to estimate the effective number of breeders. *Journal of Heredity* 99: 694-695.

**Material suplementario**

**Tablas**

**Tabla S1** Inventario de muestras de *Ctenosaura similis* utilizadas en el presente estudio de Isla Cozumel.

#	ID Muestra	Localidad	ID Localidad	Sexo	Estadio	Coordenada x	Coordenada y	Fecha
1	RA001	Rancho Achichihualco	1	Macho	Adulto	507094.390248	2271210.281184	21/08/15
2	RA002	Rancho Achichihualco	1	Hembra	Adulto	507123.334090	2271241.034075	21/08/15
3	RA005	Rancho Achichihualco	1	Hembra	Adulto	507123.359817	2271179.552478	23/08/15
4	RA006	Rancho Achichihualco	1	Macho	Adulto	507152.277827	2271271.787017	24/08/15
5	RA017	Rancho Achichihualco	1	No definido	Cría	507123.359817	2271179.552478	27/08/15
6	RA124	Rancho Achichihualco	1	Macho	Adulto	507123.359817	2271179.552478	06/04/16
7	RA125	Rancho Achichihualco	1	Hembra	Adulto	507123.359817	2271179.552478	06/04/16
8	RA126	Rancho Achichihualco	1	Hembra	Adulto	507065.433543	2271210.269141	07/04/16
9	RA128	Rancho Achichihualco	1	Macho	Adulto	507152.277827	2271271.787017	08/04/16
10	RA130	Rancho Achichihualco	1	Hembra	Adulto	507094.377437	2271241.021983	09/04/16
11	PR003	Playa Rocosa	2	Macho	Adulto	506839.244504	2271302.706585	22/08/15
12	PR004	Playa Rocosa	2	Hembra	Adulto	506830.271305	2271294.402965	22/08/15
13	DE014	Dirección de Ecología	6	Macho	Adulto	504895.340315	2265430.255172	26/08/15
14	DE015	Dirección de Ecología	6	Hembra	Adulto	504895.340315	2265430.255172	26/08/15
15	DE016	Dirección de Ecología	6	Macho	Adulto	504895.340315	2265430.255172	26/08/15
16	BA019	BASHA	4	Macho	Adulto	507299.180189	2266322.592174	27/08/15
17	BA038	BASHA	4	Hembra	Adulto	507299.180189	2266322.592174	31/08/15
18	BA092	BASHA	4	Macho	Adulto	507299.180189	2266322.592174	13/09/15
19	CA020	CAMAR	5	Hembra	Adulto	507212.363112	2266138.111385	28/08/15
20	CA021	CAMAR	5	Hembra	Adulto	507212.363112	2266138.111385	28/08/15
21	CA022	CAMAR	5	Hembra	Adulto	507212.363112	2266138.111385	28/08/15
22	CA023	CAMAR	5	Macho	Adulto	507212.363112	2266138.111385	28/08/15
23	CS030	Costera Sur	Donada	Macho	Adulto	503389.075503	2265460.630278	30/08/15
24	CB039	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506313.687053	2268166.639417	01/09/15
25	CB040	CBTIS	3	Macho	Adulto	506342.660365	2268135.909470	01/09/15

26	CB041	CBTIS	3	Macho	Adulto	506429.534555	2268166.682714	01/09/15
27	CB042	CBTIS	3	Macho	Adulto	506458.519722	2268105.212266	01/09/15
28	CB043	CBTIS	3	Macho	Adulto	506371.599315	2268197.401665	01/09/15
29	CB044	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506342.637491	2268197.390865	01/09/15
30	CB045	CBTIS	3	Macho	Adulto	506429.511368	2268228.164112	01/09/15
31	CB046	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506342.637491	2268197.390865	01/09/15
32	CB047	CBTIS	3	Macho	Adulto	506342.637491	2268197.390865	01/09/15
33	CB048	CBTIS	3	Macho	Adulto	506516.408433	2268197.456402	02/09/15
34	CB049	CBTIS	3	Macho	Adulto	506400.561138	2268197.412514	02/09/15
35	CB050	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506371.587825	2268228.142365	02/09/15
36	CB051	CBTIS	3	Macho	Adulto	506342.626054	2268228.131565	02/09/15
37	CB052	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506342.637491	2268197.390865	02/09/15
38	CB053	CBTIS	3	Macho	Adulto	506516.420183	2268166.715703	02/09/15
39	CB054	CBTIS	3	No definido	No definido	-	-	02/09/15
40	CB109	CBTIS	3	Hembra	Adulto	-	-	16/09/15
41	CB110	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506371.599315	2268197.401665	16/09/15
42	CB111	CBTIS	3	Macho	Adulto	-	-	16/09/15
43	CB112	CBTIS	3	Macho	Adulto	-	-	16/09/15
44	CB129	CBTIS	3	Macho	Adulto	506429.522962	2268197.423412	09/04/16
45	CB139	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506429.534555	2268166.682714	15/04/16
46	CB140	CBTIS	3	Macho	Adulto	506344.729914	2268222.480054	16/04/16
47	CB141	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506344.729914	2268222.480054	17/04/16
48	CB142	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506416.188490	2268229.288721	17/04/16
49	CB143	CBTIS	3	Hembra	Adulto	506418.815999	2268173.749036	17/04/16
50	CB144	CBTIS	3	Macho	Adulto	506363.194075	2268214.305913	17/04/16
51	AE123	CBTIS/Aeropuerto	3	Hembra	Adulto	506342.603180	2268289.612966	06/04/16
52	HP056	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501854.136825	2262847.447117	07/09/15
53	HP057	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	501854.136825	2262847.447117	07/09/15
54	HP058	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	501854.140160	2262816.706602	07/09/15
55	HP059	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501854.140160	2262816.706602	07/09/15

56	HP067	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	-	-	09/09/15
57	HP068	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	-	-	09/09/15
58	HP069	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	-	-	09/09/15
59	HP070	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	-	-	09/09/15
60	HP072	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	-	-	09/09/15
61	HP077	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501854.140160	2262816.706602	10/09/15
62	HP078	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	501854.140160	2262816.706602	10/09/15
63	HP079	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501854.143494	2262785.966087	10/09/15
64	HP080	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	501854.140160	2262816.706602	10/09/15
65	HP108	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	501841.972497	2262815.475666	15/09/15
66	HP113	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	501854.140160	2262816.706602	17/09/15
67	HP114	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	501854.143494	2262785.966087	17/09/15
68	HP115	Hotel Presidente	7	Hembra	Adulto	-	-	18/09/15
69	HM106	R. Achichihualco/H. Melía	7	Hembra	Adulto	508078.232412	2272655.538800	15/09/15
70	ND007	No definido	Donada	No definido	No definido	-	-	23/08/15
71	ND008	No definido	Donada	No definido	No definido	-	-	23/08/15
72	ND055	No definido	Donada	No definido	No definido	-	-	02/09/15
73	PS061	Punta Sur	9	Macho	Adulto	502958.670793	2241698.357469	08/09/15
74	PS062	Punta Sur	9	Macho	Adulto	501247.280533	2241728.888883	08/09/15
75	PS063	Punta Sur	9	Hembra	Adulto	501276.289329	2241698.151160	08/09/15
76	PS064	Punta Sur	9	Hembra	Adulto	501247.282753	2241698.149040	08/09/15
77	PS065	Punta Sur	9	Macho	Adulto	501276.289329	2241698.151160	08/09/15
78	PS066	Punta Sur	9	Hembra	Adulto	501276.291601	2241667.411317	08/09/15
79	PS074	Punta Sur	9	Hembra	Adulto	501276.289329	2241698.151160	09/09/15
80	PS075	Punta Sur	9	Macho	Adulto	501276.291601	2241667.411317	09/09/15
81	PS076	Punta Sur	9	No definido	Juvenil	501247.280533	2241728.888883	09/09/15
82	RP082	Rancho Palmitas	8	Hembra	Adulto	498202.873082	2253963.472779	11/09/15
83	RP083	Rancho Palmitas	8	Macho	Adulto	498202.873082	2253963.472779	11/09/15
84	RP084	Rancho Palmitas	8	Macho	Adulto	498260.851148	2254024.947275	11/09/15
85	RP085	Rancho Palmitas	8	Hembra	Adulto	498231.865334	2254024.950236	11/09/15



86	RP086	Rancho Palmitas	8	Hembra	Adulto	498202.873082	2253963.472779	11/09/15
87	RP087	Rancho Palmitas	8	Hembra	Adulto	-	-	11/09/15
88	RP088	Rancho Palmitas	8	Macho	Adulto	498194.756022	2253953.944159	11/09/15
89	RP091	Rancho Palmitas	8	Hembra	Adulto	-	-	12/09/15
90	CO089	Costera Oriental	Donada	Macho	Adulto	-	-	12/09/15
91	CO090	Costera Oriental	Donada	No definido	Cría	-	-	12/09/15
92	SG009	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516133.052171	2266820.509686	25/08/15
93	SG010	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516133.052171	2266820.509686	25/08/15
94	SG011	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516133.052171	2266820.509686	25/08/15
95	SG012	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516162.132904	2266697.574203	25/08/15
96	SG013	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	-	-	25/08/15
97	SG025	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516046.159451	2266820.427733	29/08/15
98	SG026	San Gervasio	11	Macho	Adulto	515988.230972	2266820.373343	29/08/15
99	SG027	San Gervasio	11	Macho	Adulto	515988.202161	2266851.114068	29/08/15
100	SG028	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	515988.202161	2266851.114068	29/08/15
101	SG029	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516046.159451	2266820.427733	29/08/15
102	SG031	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516104.291058	2266605.297259	30/08/15
103	SG032	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516133.081243	2266789.768960	30/08/15
104	SG033	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516104.087931	2266820.482319	30/08/15
105	SG035	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516191.155703	2266636.120222	30/08/15
106	SG036	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516191.155703	2266636.120222	30/08/15
107	SG037	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516191.155703	2266636.120222	30/08/15
108	SG093	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516133.226595	2266636.065344	14/09/15
109	SG094	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516133.226595	2266636.065344	14/09/15
110	SG095	San Gervasio	11	Hembra	Juvenil	516133.226595	2266636.065344	14/09/15
111	SG096	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516162.220270	2266605.352038	14/09/15
112	SG097	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516191.214049	2266574.638781	14/09/15
113	SG098	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516220.149483	2266605.407014	14/09/15
114	SG099	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516220.149483	2266605.407014	14/09/15
115	SG100	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516249.084812	2266636.175297	14/09/15

116	SG101	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516220.149483	2266605.407014	14/09/15
117	SG102	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516220.149483	2266605.407014	14/09/15
118	SG103	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516133.110314	2266759.028235	14/09/15
119	SG104	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516133.081243	2266789.768960	14/09/15
120	SG105	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516162.132904	2266697.574203	14/09/15
121	SG116	San Gervasio	11	Macho	Adulto	-	-	18/09/15
122	SG117	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516249.114090	2266605.434575	21/09/15
123	SG118	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516249.114090	2266605.434575	21/09/15
124	SG119	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516249.114090	2266605.434575	21/09/15
125	SG120	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516249.114090	2266605.434575	21/09/15
126	SG121	San Gervasio	11	Macho	Adulto	-	-	21/09/15
127	SG122	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516133.081243	2266789.768960	21/09/15
128	SG127	San Gervasio	11	Macho	Adulto	-	-	08/04/16
129	SG131	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516220.149483	2266605.407014	11/04/16
130	SG132	San Gervasio	11	Hembra	Juvenil	516191.184876	2266605.379501	13/04/16
131	SG133	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516162.220270	2266605.352038	14/04/16
132	SG134	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516191.214049	2266574.638781	14/04/16
133	SG135	San Gervasio	11	Macho	Adulto	516191.184876	2266605.379501	14/04/16
134	SG136	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516249.728840	2265959.879651	15/04/16
135	SG137	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516249.728840	2265959.879651	15/04/16
136	SG138	San Gervasio	11	Hembra	Adulto	516191.214049	2266574.638781	15/04/16
137	PA018	PASA	10	No definido	Juvenil	510001.272951	2252029.656941	27/08/15
138	PA024	PASA	10	No definido	Cría	510158.763831	2251895.414610	28/08/15
139	HP060	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501825.169219	2262816.703484	07/09/15
140	HP071	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501825.175784	2262755.222456	09/09/15
141	HP073	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501844.002652	2262795.187145	09/09/15
142	HP081	Hotel Presidente	7	Hembra	Juvenil	501825.175784	2262755.222456	10/09/15
143	HP107	Hotel Presidente	7	Macho	Adulto	501854.143494	2262785.966087	15/09/15

**Tabla S2** Características de los primers empleados para la amplificación de los loci de microsatélites de *Ctenosaura similisi* de Isla Cozumel. F=dirección Forward, R=dirección Reverse. Tipos de fluorescencia: FAM/HEX

<b>Locus</b>	<b>Número de acceso en GenBank</b>	<b>Motivo</b>	<b>Tamaño reportado de alelos para Cozumel (pb)</b>	<b>Secuencia de los primers (5'-3')</b>
Ctme216	JFB810089	(AC)12	123-127	F: <b>HEX</b> -TGTCTTGGCTGCTACATTGGC
				R: TGTGTGGAGGTTTTGACACTGC
Ctme201	JFB810084	(ATCT)16	193-221	F: <b>FAM</b> -TGGGGTGAAGGCACTTACAGG
				R: TGGCATGAAAGAGTTGTGATCTGC
Ctme419	JFB810101	(CCTT)17	288-348	F: <b>HEX</b> -GGGAAGGCTCCCCTGGAAAA
				R: GTTGACAACGTCCAAGCCACA
Ctme421	JFB810102	(CTAT)12	128-160	F: <b>HEX</b> -ACCATTGAACTCAGTGGGGCT
				R: ACCATGGGAACCAACAGCCA
Ctme404	JFB810094	(TATC)11	217-233	F: <b>FAM</b> -TGCTAGTTTCAGAACTCCTGCCA
				R: GGTGACCACTTCTTCACTCTCAC
Ctme217	JFB810090	(TG)5(CG)(TG)8	294-300	F: <b>HEX</b> -ATGTTGGCCATTGGTGCAGG
				R: GTCCCAACTGTCATCAGTCCA
Ctme406	JFB810096	(ATCT)12	138-142	F: <b>FAM</b> -TGGGGGACAATGTGCAAAAACC
				R: GCACCTATGTTGTAACCTGTCTTGG
Ctme427	JFB810105	(GTA)10	194-206	F: <b>HEX</b> -AGCAAGACCTTCCTGGTAGTAAGTG
				R: TTCTGGGAGGCCTTGCAACT
Ctme410	JFB810099	(ATAG)9	295-323	F: <b>FAM</b> -TCTGCCATGGCGTGATGAATTT
				R: TCTTGGGACCACAGAATTGCAC
Ctme221	JFB810092	(CA)12	136-140	F: <b>FAM</b> -ATGCCATTGCAGGGGTCTGT
				R: AAGGATTTGTGCATTTCAAGGGCT
Ctme206	JFB810086	(CT)11	199-207	F: <b>FAM</b> -ACAGCAAGAGGAAGGGAACAAGA
				R: ACATCCAAAAGTTGGGAATGGATGC
Ctme411	JFB810100	(CTAT)11	240	F: GCTGCACCACAAGAGGGAGT
				R: <b>HEX</b> -TGCACAAGAACCAAGGCAGC

**Tabla S3** Proporción de E1, E2 y alelos nulos por locus

Locus	E1	IC <sub>95%</sub>	E2	IC <sub>95%</sub>	Alelos nulos
Ctme216	0.074	0.040-0.122	0	0.000-0.009	-0.019
Ctme201	0.004	0.000-0.016	0	0.000-0.006	-0.025
Ctme419	0.010	0.002-0.025	0.002	0.000-0.011	-0.037
Ctme421	0.042	0.020-0.077	0.002	0.000-0.013	0.028
Ctme404	0.015	0.004-0.039	0	0.000-0.007	0.018
Ctme217	0.700	0.452-1.811	0	0.000-0.009	0.109
Ctme406	0.109	0.035-0.264	0	0.000-0.007	0.048
Ctme427	0.037	0.015-0.075	0.003	0.000-0.015	-0.067
Ctme410	0.046	0.024-0.079	0	0.000-0.007	0.028
Ctme221	0.018	0.004-0.050	0	0.000-0.008	0.053
Ctme206	0.000	0.000-0.032	0	0.000-0.005	-0.099

E1 = abandono alélico, E2 = alelos falsos e IC = intervalos de confianza al 95 %

**Tabla S4** Coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ ) por locus por grupo analizado en *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel.

Locus	Ciudad		Sur		Inter-Isla	
	$F_{IS}$	$p$	$F_{IS}$	$p$	$F_{IS}$	$p$
Ctme216	-0.068	1.000	-0.059	0.973	-0.061	1.000
Ctme201	-0.101	1.000	-0.090	0.973	0.002	1.000
Ctme419	-0.083	1.000	-0.040	0.973	-0.147	1.000
Ctme421	0.095	0.867	-0.043	0.973	-0.004	1.000
Ctme404	0.049	0.867	-0.147	0.973	0.064	0.526
Ctme217	0.314	0.793	1.000	0.132	0.378	0.526
Ctme406	0.114	0.867	0.512	0.132	-0.093	1.000
Ctme427	-0.167	1.000	0.038	0.973	-0.099	1.000
Ctme410	0.031	1.000	0.099	0.505	-0.028	1.000
Ctme221	0.130	0.867	0.344	0.616	-0.069	1.000
Ctme206	-0.021	1.000	-0.200	1.000	-0.146	1.000

$p$ : valores de probabilidad con corrección de Benjamini y Hochberg ( $\leq 0.05$ )

**Tabla S5** Valores de desequilibrio de ligamiento para todas las combinaciones posibles

Pares de loci		Ciudad		Sur		Inter-Isla	
		<i>p</i>	S.E.	<i>p</i>	S.E.	<i>p</i>	S.E.
Ctme216	Ctme201	0.582	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme216	Ctme419	1.000	0.001	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme201	Ctme419	1.000	0.001	1.000	0.000	0.946	0.001
Ctme216	Ctme421	1.000	0.000	1.000	0.000	0.946	0.000
Ctme201	Ctme421	1.000	0.001	1.000	0.000	0.958	0.001
Ctme419	Ctme421	1.000	0.000	1.000	0.001	0.958	0.001
Ctme216	Ctme404	1.000	0.000	0.269	0.000	0.520	0.000
Ctme201	Ctme404	1.000	0.000	1.000	0.001	1.000	0.000
Ctme419	Ctme404	1.000	0.001	1.000	0.000	0.958	0.001
Ctme421	Ctme404	0.812	0.001	1.000	0.001	0.958	0.001
Ctme216	Ctme217	1.000	0.000	1.000	0.000	0.946	0.000
Ctme201	Ctme217	0.812	0.000	1.000	0.000	0.520	0.000
Ctme419	Ctme217	1.000	0.001	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme421	Ctme217	1.484	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme404	Ctme217	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme216	Ctme406	0.582	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme201	Ctme406	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme419	Ctme406	1.000	0.000	1.000	0.000	0.998	0.000
Ctme421	Ctme406	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme404	Ctme406	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme217	Ctme406	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme216	Ctme427	1.000	0.000	0.722	0.000	0.962	0.000
Ctme201	Ctme427	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme419	Ctme427	0.225	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme421	Ctme427	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme404	Ctme427	0.584	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme217	Ctme427	0.582	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme406	Ctme427	1.000	0.000	1.000	0.000	0.520	0.000
Ctme216	Ctme410	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme201	Ctme410	0.582	0.001	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme410	1.000	0.002	1.000	0.000	0.958	0.001
Ctme421	Ctme410	1.000	0.001	1.000	0.000	0.958	0.001
Ctme404	Ctme410	1.000	0.001	1.000	0.001	0.520	0.000
Ctme217	Ctme410	0.582	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme406	Ctme410	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme427	Ctme410	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme216	Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme201	Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	0.946	0.000
Ctme419	Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000

Ctme421	Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme404	Ctme221	0.582	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme217	Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	0.989	0.000
Ctme406	Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme427	Ctme221	0.582	0.000	0.547	0.000	0.958	0.000
Ctme410	Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme216	Ctme206	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme201	Ctme206	0.845	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme419	Ctme206	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme421	Ctme206	0.812	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme404	Ctme206	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme217	Ctme206	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme406	Ctme206	0.582	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme427	Ctme206	1.000	0.000	1.000	0.000	0.958	0.000
Ctme410	Ctme206	0.582	0.000	0.811	0.000	0.958	0.000
Ctme221	Ctme206	1.000	0.000	1.000	0.000	0.962	0.000

$p$  = probabilidad con corrección de Benjamini y Hochberg ( $p \leq 0.05$ ); S.E. = error estándar

**Tablas S6** Probabilidad de asignación de cada individuo en cada grupo genético determinado con *R* Geneland

ID	Grupos genéticos identificados		
	Ciudad	Sur	Inter-Isla
RA001	0.963	0.013	0.024
RA002	0.962		0.025
RA005			
RA006			
RA017			
RA124			
RA125			
RA126	0.963		0.024
RA128	0.962		0.025
RA130	0.963		0.024
PR003	0.962	0.024	0.962
PR004			
SG009	0.014		0.963
SG010			
SG011			
SG012	0.013		0.963
SG025			
SG026			
SG027			

SG028			
SG029			
SG031			
SG032			
SG033			
SG035			
SG036			
SG037			
SG093			
SG094			
SG095			
SG096			
SG097	0.014		0.962
SG098	0.013		0.963
SG099			
SG100			
SG101			
SG102			
SG103			
SG104			
SG105			
SG117	0.016		0.960
SG118			
SG119			
SG120			
SG122	0.013		0.963
SG131			
SG132			
SG133			
SG134	0.014		0.962
SG135	0.013		0.963
SG136	0.250	0.052	0.697
SG137			
SG138	0.014	0.024	0.962
DE014	0.941	0.034	0.025
DE015			
DE016			
PA018	0.015	0.123	0.862
PA024	0.013	0.158	0.828
BA019	0.909	0.066	0.024
BA038			

BA092			
CA020	0.963	0.013	
CA021			
CA022			
CA023			
CS030	0.946	0.025	0.029
CB039	0.963		0.024
CB040			
CB041			
CB042			
CB043			
CB044			
CB045	0.959		0.028
CB046	0.963		0.024
CB047			
CB048	0.959		0.029
CB049	0.963	0.013	
CB050			
CB051			
CB052			
CB053	0.963		0.024
CB110			
CB129			
CB139			
CB140			
CB141			
CB142	0.959		
CB143	0.963		
CB144			
HP056			
HP057			
HP058			
HP059			
HP060	0.367	0.016	0.617
HP071	0.076	0.219	0.704
HP073	0.363	0.017	0.620
HP077	0.963	0.013	0.024
HP078			
HP079	0.333	0.024	0.643
HP080	0.963	0.013	0.024
HP081	0.076	0.219	0.704



HP107	0.333	0.024	0.643
HP108	0.454	0.013	0.533
HP113	0.963		0.024
HP114	0.333	0.024	0.643
PS061	0.402	0.210	0.388
PS062	0.024	0.963	0.013
PS063			
PS064			
PS065			
PS066	0.025	0.961	0.014
PS074	0.024	0.963	0.013
PS075	0.025	0.961	0.014
PS076	0.024	0.963	0.013
RP082			
RP083			
RP084			
RP085			
RP086			
RP088			
HM106	0.911	0.012	0.077
AE123	0.958	0.013	0.028

**Tabla S7** Diferenciación alélica y genotípica entre los grupos genéticos de *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel.

Locus	Ciudad-Sur				Ciudad-Inter_Isla				Inter_Isla-Sur			
	Diferenciación alélica		Diferenciación genotípica		Diferenciación alélica		Diferenciación genotípica		Diferenciación alélica		Diferenciación genotípica	
	<i>p</i>	S.E.	<i>p</i>	S.E.	<i>p</i>	S.E.	<i>p</i>	S.E.	<i>p</i>	S.E.	<i>p</i>	S.E.
Ctme216	0.163	0.000	0.142	0.000	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	0.063	0.000	0.057	0.000
Ctme201	0.329	0.000	0.282	0.000	<b>0.002</b>	<b>0.000</b>	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>	0.146	0.000	0.133	0.000
Ctme419	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.008</b>	<b>0.000</b>	<b>0.005</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>
Ctme421	<b>0.005</b>	<b>0.000</b>	<b>0.004</b>	<b>0.000</b>	<b>0.019</b>	<b>0.000</b>	<b>0.016</b>	<b>0.000</b>	0.290	0.000	0.259	0.000
Ctme404	1.000	0.000	1.000	0.000	<b>0.019</b>	<b>0.000</b>	<b>0.015</b>	<b>0.000</b>	0.063	0.000	0.069	0.000
Ctme217	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme406	0.052	0.000	0.057	0.000	0.627	0.000	0.670	0.000	0.448	0.000	0.471	0.000
Ctme427	<b>0.005</b>	<b>0.000</b>	<b>0.004</b>	<b>0.000</b>	<b>0.021</b>	<b>0.000</b>	<b>0.015</b>	<b>0.000</b>	<b>0.023</b>	<b>0.000</b>	<b>0.021</b>	<b>0.000</b>
Ctme410	<b>0.002</b>	<b>0.000</b>	<b>0.002</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>
Ctme221	1.000	0.000	1.000	0.000	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>
Ctme206	<b>0.003</b>	<b>0.000</b>	<b>0.002</b>	<b>0.000</b>	<b>0.002</b>	<b>0.000</b>	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>	0.675	0.000	0.636	0.000

*p* = probabilidad y S. E.=error estándar. En negritas se indican las probabilidades ( $p \leq 0.05$ ) significativas con corrección de Benjamini y Hochberg

**Tabla S8** AMOVA basado en  $F_{ST}$  comparando los grupos genéticos de *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel. En negritas ( $p \leq 0.05$ )

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la variación	Porcentaje de variación (%)	<i>p</i>
Entre grupos genéticos	2	26.281	0.115	3.58	<b>0.000</b>
Entre individuos dentro de grupos genéticos	140	428.660	-0.048	-1.48	0.810
Dentro de los individuos	143	451.500	3.157	97.91	0.349
Total	285	906.441	3.225		

**Tabla S9** Probabilidad de asignación de ancestría migrante para cada individuo de *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel.

ID	[1 , 0]	[1 , 1]	[1 , 2]	[2 , 0]	[2 , 1]	[2 , 2]	[3 , 0]	[3 , 1]	[3 , 2]
RA001	0.956	0	0	0	0	0.006	0	0.009	0.029
RA002	0.968	0	0	0	0	0.001	0	0.001	0.029
RA005	0.925	0	0	0	0.001	0.012	0	0.028	0.034
RA006	0.928	0	0	0	0	0.009	0	0.01	0.052
RA017	0.863	0	0	0	0	0.015	0	0.067	0.055
RA124	0.957	0	0	0	0.001	0.009	0	0.004	0.028
RA125	0.953	0	0	0	0	0	0	0.01	0.037
RA126	0.85	0	0	0	0.003	0.111	0	0.003	0.033
RA128	0.963	0	0	0	0	0.013	0	0.001	0.023
RA130	0.969	0	0	0	0	0.001	0	0.001	0.028
PR003	0.95	0	0	0	0	0.008	0	0.017	0.024
PR004	0.939	0	0	0	0	0.001	0	0.009	0.051
DE014	0.958	0	0	0	0	0.007	0	0.007	0.027
DE015	0.786	0	0	0	0.03	0.095	0	0.02	0.069
DE016	0.765	0	0	0	0.002	0.13	0	0.003	0.1
BA019	0.84	0	0	0	0	0.01	0	0.021	0.129
BA038	0.759	0	0	0	0.11	0.087	0	0.008	0.035
BA092	0.94	0	0	0	0	0.001	0	0.007	0.052
CA020	0.924	0	0	0	0.001	0.035	0	0.001	0.039
CA021	0.941	0	0	0	0	0.004	0	0.01	0.045
CA022	0.964	0	0	0	0	0.009	0	0.001	0.026
CA023	0.97	0	0	0	0	0.001	0	0.005	0.024
CS030	0.854	0	0	0	0.014	0.099	0	0.003	0.03
CB039	0.942	0	0	0	0	0.002	0	0.017	0.039
CB040	0.629	0	0	0	0.018	0.313	0	0.003	0.037
CB041	0.857	0	0	0	0.002	0.089	0	0.001	0.051
CB042	0.929	0	0	0	0	0.015	0	0.004	0.053
CB043	0.956	0	0	0	0	0	0	0.016	0.027
CB044	0.961	0	0	0	0	0.003	0	0.005	0.031
CB045	0.947	0	0	0	0.001	0.007	0	0.016	0.029
CB046	0.944	0	0	0	0	0	0	0.003	0.053
CB047	0.912	0	0	0	0	0.011	0	0.013	0.064
CB048	0.921	0	0	0	0	0.006	0	0.023	0.051
CB049	0.957	0	0	0	0	0.002	0	0.001	0.039
CB050	0.958	0	0	0	0	0.002	0	0.009	0.031
CB051	0.954	0	0	0	0	0.001	0	0.009	0.036
CB052	0.938	0	0	0	0.001	0.013	0	0.005	0.041
CB053	0.912	0	0	0	0	0.004	0	0.025	0.059
CB054	0.962	0	0	0	0	0.004	0	0.003	0.031

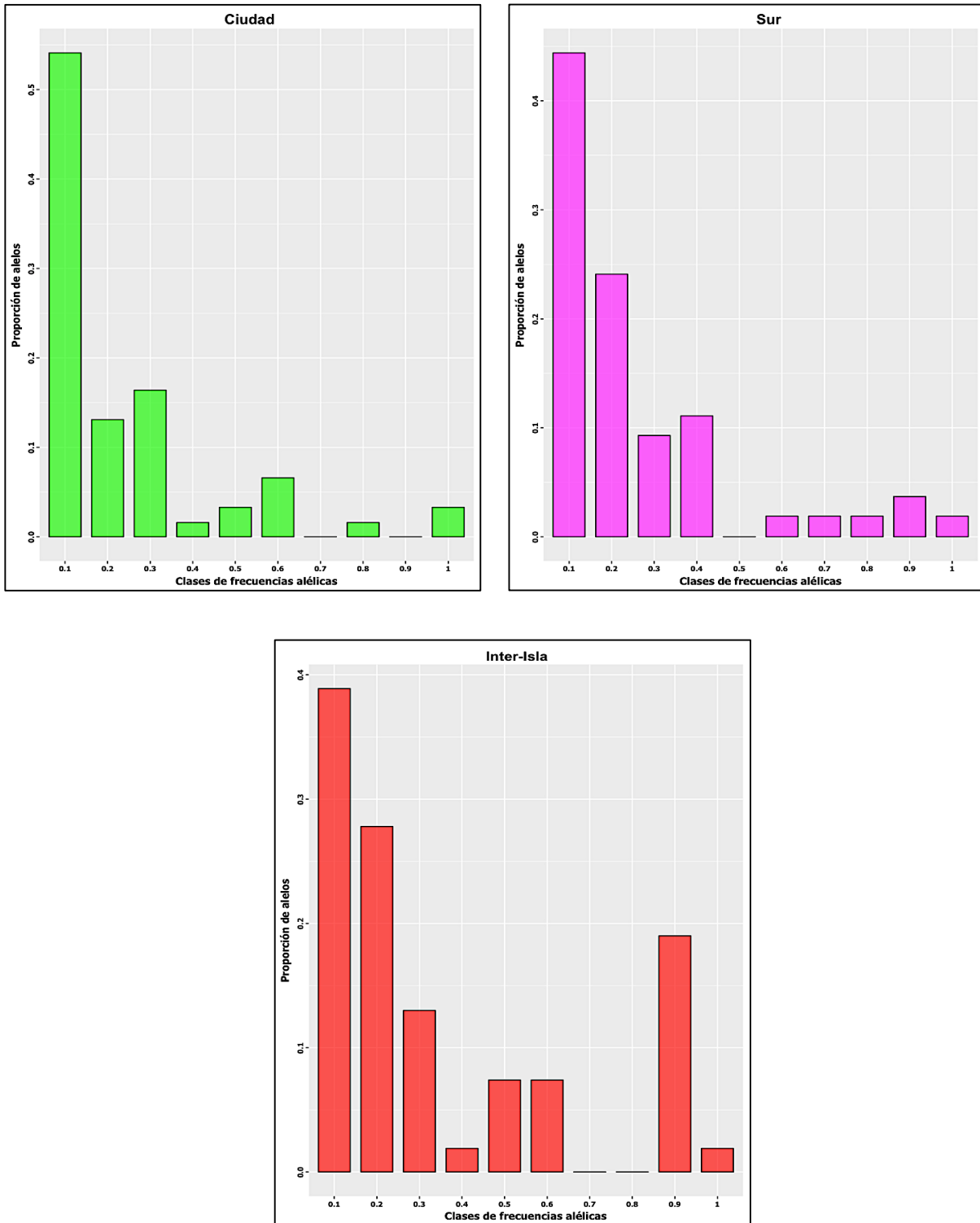
CB109	0.867	0	0	0	0	0.017	0	0.045	0.07
CB110	0.951	0	0	0	0	0.019	0	0.001	0.029
CB111	0.914	0	0	0	0	0.021	0	0.014	0.05
CB112	0.978	0	0	0	0	0	0	0.001	0.022
CB129	0.965	0	0	0	0	0.001	0	0.008	0.026
CB139	0.962	0	0	0	0	0.002	0	0.004	0.031
CB140	0.936	0	0	0	0.002	0.021	0	0.002	0.04
CB141	0.835	0	0	0	0.072	0.064	0	0.005	0.025
CB142	0.928	0	0	0	0	0.001	0	0.022	0.049
CB143	0.961	0	0	0	0	0.003	0	0.007	0.029
CB144	0.971	0	0	0	0	0.002	0	0.001	0.026
HP056	0.941	0	0	0	0	0.009	0	0.005	0.044
HP057	0.916	0	0	0	0.01	0.032	0	0.01	0.032
HP058	0.954	0	0	0	0	0.006	0	0.008	0.031
HP059	0.834	0	0	0	0.007	0.044	0	0.039	0.076
HP067	0.893	0	0	0	0.007	0.038	0	0.021	0.042
HP068	0.507	0	0	0	0.134	0.283	0	0.015	0.06
HP069	0.765	0	0	0	0.007	0.142	0	0.024	0.062
HP070	0.947	0	0	0	0	0.004	0	0.018	0.031
HP072	0.948	0	0	0	0	0.005	0	0.002	0.045
HP077	0.948	0	0	0	0	0.009	0	0.005	0.038
HP078	0.958	0	0	0	0	0.005	0	0.002	0.035
HP079	0.948	0	0	0	0	0.003	0	0.008	0.041
HP080	0.526	0	0	0	0.033	0.405	0	0.001	0.035
HP108	0.946	0	0	0	0	0.004	0	0.01	0.039
HP113	0.899	0	0	0	0	0.053	0	0.006	0.042
HP114	0.965	0	0	0	0	0.006	0	0	0.028
HP115	0.919	0	0	0	0	0.018	0	0.019	0.044
HM106	0.941	0	0	0	0	0.001	0	0.009	0.048
AE123	0.903	0	0	0	0.001	0.034	0	0.022	0.04
ND007	0	0.015	0.33	0.579	0	0	0	0.002	0.075
ND008	0	0.019	0.514	0.38	0	0	0	0.009	0.078
ND055	0	0.033	0.419	0.141	0	0	0	0.265	0.141
PS061	0	0.801	0.155	0.02	0	0	0	0.009	0.016
PS062	0	0.054	0.445	0.368	0	0	0	0.009	0.123
PS063	0	0.119	0.622	0.102	0	0	0	0.011	0.146
PS064	0	0.085	0.47	0.084	0	0	0	0.089	0.273
PS065	0	0.004	0.437	0.401	0	0	0	0.018	0.139
PS066	0	0.075	0.475	0.248	0	0	0	0.028	0.174
PS074	0	0.001	0.437	0.231	0	0	0	0.051	0.279
PS075	0	0.003	0.281	0.229	0	0	0	0.139	0.348

PS076	0	0.013	0.301	0.417	0	0	0	0.062	0.207
RP082	0	0	0.063	0.136	0	0	0	0.05	0.749
RP083	0	0.019	0.61	0.237	0	0	0	0.001	0.132
RP084	0	0.002	0.516	0.454	0	0	0	0	0.027
RP085	0	0.001	0.329	0.385	0	0	0	0.006	0.279
RP086	0	0	0.471	0.325	0	0	0	0.002	0.202
RP087	0	0.005	0.446	0.417	0	0	0	0.007	0.125
RP088	0	0.015	0.496	0.111	0	0	0	0.145	0.234
RP091	0	0.231	0.188	0.308	0	0	0	0.156	0.118
CO089	0	0	0.126	0.724	0	0	0	0.003	0.147
CO090	0	0.001	0.331	0.454	0	0	0	0.009	0.204
SG009	0	0.317	0.421	0	0	0.001	0.261	0	0
SG010	0	0.517	0.367	0	0	0.001	0.115	0	0
SG011	0	0.438	0.4	0	0	0	0.161	0	0
SG012	0	0.197	0.552	0	0	0.026	0.224	0	0
SG013	0	0.018	0.705	0	0	0.006	0.271	0	0
SG025	0	0.025	0.641	0	0.001	0.055	0.279	0	0
SG026	0	0.007	0.352	0	0.08	0.402	0.159	0	0
SG027	0	0.102	0.637	0	0	0.009	0.252	0	0
SG028	0	0.016	0.575	0	0.002	0.127	0.28	0	0
SG029	0	0.101	0.739	0	0.001	0.015	0.144	0	0
SG031	0	0.397	0.359	0	0	0.002	0.242	0	0
SG032	0	0.047	0.599	0	0.003	0.104	0.246	0	0
SG033	0	0.088	0.733	0	0.002	0.052	0.125	0	0
SG035	0	0.693	0.246	0	0	0	0.061	0	0
SG036	0	0.581	0.266	0	0	0.005	0.147	0	0
SG037	0	0.016	0.601	0	0.001	0.127	0.255	0	0
SG093	0	0.457	0.344	0	0	0.001	0.198	0	0
SG094	0	0.571	0.257	0	0	0.001	0.171	0	0
SG095	0	0.086	0.648	0	0	0.003	0.263	0	0
SG096	0	0.127	0.698	0	0.004	0.022	0.148	0	0
SG097	0	0.09	0.618	0	0.002	0.049	0.24	0	0
SG098	0	0.191	0.584	0	0	0.001	0.224	0	0
SG099	0	0.359	0.507	0	0	0.005	0.128	0	0
SG100	0	0.07	0.678	0	0	0.002	0.25	0	0
SG101	0	0.123	0.666	0	0	0.002	0.209	0	0
SG102	0	0.351	0.469	0	0	0.001	0.178	0	0
SG103	0	0.095	0.627	0	0.001	0.019	0.258	0	0
SG104	0	0.147	0.587	0	0	0.002	0.263	0	0
SG105	0	0.006	0.707	0	0	0.017	0.27	0	0
SG116	0	0.085	0.651	0	0	0.004	0.259	0	0

SG117	0	0.313	0.5	0	0.001	0.01	0.176	0	0
SG118	0	0.32	0.512	0	0	0.004	0.163	0	0
SG119	0	0.074	0.686	0	0	0.018	0.222	0	0
SG120	0	0.101	0.347	0	0.14	0.032	0.379	0	0
SG121	0	0.612	0.201	0	0	0	0.186	0	0
SG122	0	0.216	0.634	0	0	0	0.149	0	0
SG127	0	0.454	0.409	0	0	0.005	0.132	0	0
SG131	0	0.14	0.606	0	0	0.005	0.248	0	0
SG132	0	0.002	0.728	0	0	0.003	0.268	0	0
SG133	0	0.022	0.643	0	0	0.003	0.332	0	0
SG134	0	0.069	0.685	0	0	0.012	0.234	0	0
SG135	0	0.044	0.567	0	0	0.01	0.379	0	0
SG136	0	0.729	0.213	0	0	0.004	0.054	0	0
SG137	0	0.218	0.569	0	0.001	0.05	0.161	0	0
SG138	0	0.379	0.505	0	0.003	0.011	0.103	0	0
PA018	0	0.112	0.607	0	0.003	0.083	0.196	0	0
PA024	0	0.028	0.576	0	0.009	0.159	0.228	0	0
HP060	0	0.452	0.367	0	0.002	0.005	0.173	0	0
HP071	0	0.071	0.714	0	0.002	0.023	0.19	0	0
HP073	0	0.597	0.288	0	0.002	0.018	0.095	0	0
HP081	0	0.063	0.657	0	0.007	0.105	0.167	0	0
HP107	0	0.071	0.787	0	0	0.007	0.135	0	0

El primer número dentro de los corchetes hace referencia al grupo fuente, es decir 1=Ciudad, 2=Sur y 3=Inter-Isla; mientras que el segundo indica la generación de la ancestría migrante, donde 0=no migrante, 1=migrante de primera generación y 2=migrante de segunda generación

## Figuras



**Fig. S1** Distribución de las frecuencias de la proporción de alelos para los tres grupos genéticos de *C. similis* (pruebas “mode-shift”)

## Capítulo II

Dimorfismo sexual y la relación de la morfología, conducta y genética en la obtención de pareja de la iguana *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel, Quintana Roo, México



## Introducción

El dimorfismo sexual está presente en distintos taxa dentro del reino animal (Darwin, 1871; Herrel *et al.*, 2010). Se han propuesto diferentes hipótesis para explicarlo, entre las más comunes están: (1) que las diferencias entre los sexos han evolucionado debido a mecanismos ecológicos, los cuales pueden ejercer distintas fuerzas selectivas que llevarán a una divergencia en el nicho intra-específico (Shine, 1989; Berns, 2013; Hierlihy *et al.*, 2013); y (2) que el dimorfismo sexual ha evolucionado debido al efecto diferencial de la selección sexual sobre cada sexo, mejorando la adecuación de cada uno con respecto a su reproducción (Jones y Ratterman, 2009; Lindenfors y Tullberg, 2011; Berns, 2013).

La competencia entre machos por el acceso a las hembras es uno de los principales mecanismos que, vía selección sexual, se relaciona con el dimorfismo sexual en los vertebrados. En esta competencia intra-sexual se favorecen diferentes caracteres como, por ejemplo, ornamentos y tamaños corporales grandes (Kratochvíl y Frynta, 2002; Cox *et al.*, 2007; Kaliontzopoulou *et al.*, 2010). Como resultado, los machos con tales caracteres suelen ser más dominantes, capaces de controlar mejores territorios (Panhuis y Wilkinson, 1999; Baird *et al.*, 2012; Miller, 2018) y tienen, por lo general, mayor acceso a hembras y mayores posibilidades de heredar sus caracteres a la siguiente generación. Cabe destacar, que estos patrones pueden presentarse también de manera inversa, donde las hembras son las que compiten por los machos, generando así un dimorfismo sexual inverso (Freeman y Herron, 2002).

En diversos vertebrados es claro que el tamaño corporal influye directamente en el dimorfismo sexual, y que éste puede brindarles ventajas para la obtención de pareja (Candolin y Voigt, 2001; Cox *et al.*, 2007; Herrel *et al.*, 2009). Asimismo, en especies donde los individuos defienden los recursos de un área, es decir que presentan una conducta territorial, existen otros factores que pueden influir en el éxito para la obtención de pareja. Un ejemplo es la condición corporal, la cual está asociada al capital energético acumulado en el cuerpo como resultado de la alimentación, y que es un indicador de la salud y la calidad de un individuo (Peig y Green, 2009; Frydlová y Frynta, 2010; Peig y Green, 2010). Por otro lado, también hay factores genéticos que pueden asociarse con el éxito en la obtención de pareja, por ejemplo la heterocigosidad, una medida de la variabilidad genética individual y que tiene efectos directos e indirectos en la supervivencia, la resistencia a enfermedades, así como en la competencia conductual y territorial de los individuos (Reed y Frankham, 2003; Lieutenant-Gosselin y Bernatchez, 2006; Moore *et al.*, 2009; Allendorf *et al.*, 2013).

El dimorfismo sexual en los reptiles ha sido ampliamente documentado, en particular a través del estudio de la conducta (Maher y Lott, 1995; Calsbeek y Sinervo, 2002; Kamath y

Losos, 2017). Por ejemplo, en distintas familias de lagartijas se ha encontrado que hay dimorfismo sexual desviado hacia los machos, donde el tamaño corporal frecuentemente determina el éxito en encuentros agonísticos, relacionado además con la territorialidad y el éxito reproductivo (Stamps *et al.*, 1997; Cox *et al.*, 2007). Se ha documentado también en iguanas y serpientes que la condición corporal de los individuos puede predecir el tamaño y la calidad del territorio y el posible acceso a las hembras (Shine *et al.*, 2000; Candolin y Voigt, 2001; Pasachnik *et al.*, 2012). Por otra parte, también se ha evaluado la variabilidad genética individual y su relación con el tamaño corporal y el acceso a hembras en la tuátara *Sphenodon punctatus* (Moore *et al.*, 2009). Estos trabajos muestran la importancia de evaluar tanto el dimorfismo sexual como las diferentes variables que pueden influir en el éxito para la obtención de pareja en los reptiles. Sin embargo, aunque el analizar conjuntamente dicha información permite comprender mejor la dinámica de los sistemas de apareamiento, son pocos los estudios que incluyen caracteres morfológicos, conductuales y genéticos en especies silvestres (Moore *et al.*, 2009; Pasachnik *et al.*, 2012).

En la iguana de cola espinosa *Ctenosaura similis* se ha reportado la existencia de dimorfismo sexual desviado hacia los machos (Gier, 1997); sin embargo, no se ha indicado qué caracteres morfológicos determinan esta diferenciación entre los sexos. Asimismo, se le ha categorizado como un reptil territorial con un sistema de apareamiento poligínico (Fitch y Henderson, 1978), de manera que sólo ciertos machos (dominantes) acaparan a la mayoría de las hembras en la época reproductiva (Arriaga, 2003). En cuanto a su genética, se conoce que la población de *C. similis* en Isla Cozumel presenta niveles moderados de heterocigosidad (Capítulo 1 de esta tesis). De tal manera, se esperaría que los factores que potencialmente estén influyendo en la obtención de pareja en machos de *C. similis* en Isla Cozumel se relacionen con el dimorfismo sexual (machos con proporciones corporales más grande) y la condición corporal; caracteres que les podría permitir a ciertos individuos tener mayor actividad dentro de sus territorios, lo que les favorecería a una mayor asociación con las hembras. Además, dado los efectos directos e indirectos de la variación genética individual en la competencia intra-específica (Allendorf *et al.*, 2013), se esperaría encontrar una relación positiva entre los niveles de heterocigosidad de los machos y el número de hembras asociados a estos. Así, con base en la información sobre la morfología, conducta y diversidad genética individual de *Ctenosaura similis* en isla Cozumel, en este trabajo se pretende evaluar la relación de dichas variables sobre la obtención de pareja en machos; y con ello entender mejor la dinámica del sistema reproductivo poligínico de este reptil territorial.

## Objetivos

- Describir las variables morfológicas que permitan determinar el dimorfismo sexual en *C. similis* y calcular la condición corporal individual.
- Determinar si los machos con las proporciones corporales mayores son los que presentan mayor actividad dentro de sus microhábitats.
- Estimar la diversidad genética individual en los individuos de *C. similis*.
- Con base en la información conductual, morfológica y genética, evaluar la relación de dichas variables sobre la obtención de pareja en los machos (tomada como el número de hembras asociadas a su territorio).

## Materiales y métodos

En esta segunda parte del trabajo de tesis para el estudio conductual se seleccionaron tres sitios del muestreo original (Capítulo 1), caracterizados porque tuvieran grupos establecidos y un alto número de individuos: (1) la escuela CBTIS, (2) el Hotel Presidente y (3) la zona arqueológica San Gervasio. En la parte de dimorfismo sexual se trabajó con 54 machos y 39 hembras adultos, definidos en este estadio si median entre 25 y 40 cm de longitud hocico-cloaca (LHC) y entre 25 y 35 cm de LHC, respectivamente (Tabla S1). Se utilizaron los datos morfométricos (peso, longitud total, LHC, longitud de cola, longitud de cabeza y ancho de cabeza) y genéticos (genotipos de microsátélites) obtenidos en el Capítulo 1.

### *Evaluación del dimorfismo sexual y condición corporal*

Los datos morfológicos de los individuos capturados de *C. similis* se transformaron a  $\log_{10}$ , con la finalidad de cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad requeridos para estadística paramétrica. Para determinar el dimorfismo sexual corporal, primero se compararon las diferencias de las medidas corporales entre machos y hembras con una prueba MANOVA (R Core Team, 2017). Posteriormente, para cada variable se calculó el porcentaje de dimorfismo sexual utilizando el método modificado de Frayer (1981) mediante la siguiente ecuación:

$$\%DS = 100(\bar{x}_{\sigma} - \bar{x}_{\phi} / \bar{x}_{\sigma})$$

donde  $\bar{x}_{\sigma}$  y  $\bar{x}_{\phi}$  son las medias por variable de cada sexo. Finalmente, para evaluar las variables morfológicas que mejor discriminaran a los individuos dentro de cada sexo, primero se realizó una prueba de Greedy-Wilks con klaR v.0.6-14 (Weihs *et al.*, 2005), la cual permite hacer una selección de variables progresiva por pasos aplicando el criterio de Lambda de Wilks ( $\lambda$ ) y, con

base en esa prueba, se hizo un análisis discriminante lineal (LDA) con MASS v.7.3-47 (Venables y Ripley, 2002).

La condición corporal individual se calculó para ambos sexos siguiendo el método del índice de masa escalado propuesto por Peig y Green (2009, 2010), el cual estandariza la masa corporal a un valor fijo a partir de una medida lineal corporal basada en la relación de escala entre la masa y la longitud, con la siguiente ecuación:

$$\widehat{M}_i = M_i(L_0/L_i)^{b_{SMA}}$$

donde  $M_i$  y  $L_i$  son la masa corporal y la medida lineal corporal de un individuo  $i$ , respectivamente;  $b_{SMA}$  es el exponente de escala estimado a partir de una regresión estandarizada del eje mayor (SMA; valor de la pendiente) entre  $M$  y  $L_i$  que se estimó con lmodel2 v.1.7-2 (Legendre, 2014).  $L_0$  es la media aritmética de la medida lineal corporal de la especie estudiada y  $\widehat{M}_i$  es la masa corporal pronosticada para el individuo  $i$  cuando la medida corporal lineal está estandarizada para  $L_0$ . La  $L$  fue elegida dependiendo del grado de correlación con la  $M$ , es decir la variable con el valor de correlación más alto se utilizó para el cálculo de la condición corporal, que en este caso fue LHC (Tablas S2 y S3). Para probar si existían diferencias significativas entre los sexos se realizó una prueba  $t$ -Student (R Core Team, 2017).

### *Observaciones conductuales*

En los tres sitios se seleccionaron machos adultos, para su observación, con base en la accesibilidad y visibilidad de sus microhábitats. Asimismo, dentro de las zonas que habitaban se estableció un área cuadrada aproximada de 10m<sup>2</sup>, donde se ubicaron a todas las iguanas, sus sitios de percha, así como las diferentes madrigueras. Posteriormente, se capturaron y marcaron a todas con un número único escrito en los costados (usando un marcador no tóxico). Además, se tomaron fotografías de cada uno para su posterior identificación. Para el estudio en particular de la conducta territorial de los machos seleccionados, así como del conjunto de individuos del grupo, se realizaron observaciones focales y barridos, respectivamente (Martin y Bateson, 1993). Para las observaciones se registró la frecuencia de cinco conductas descritas para *C. similis*: (1) *sol*, cuando la iguana se encuentra sin movimiento y expuesta directamente a los rayos solares; (2) *nublado*, cuando la iguana se encuentra sin movimiento y ubicada en la sombra; (3), *movimientos*, principalmente cabeceos y desplazamientos que durasen más de 3 segundos; (4) *forrajeos*, cuando las iguanas se alimentaban ya sea de vegetación o animales; (5) *interacciones*, persecuciones o peleas (Gier, 1997), aunque en el presente estudio sólo se registraron persecuciones. Cada observación focal duró 20 min, a excepción de aquellas donde

las iguanas se perdieron de vista, momento en el que se daba por terminada la observación. Se realizaron un máximo de tres observaciones por macho por día, en días no consecutivos. Para los barridos se efectuaron de dos a tres sesiones por día por sitio, de 40 min y en días no consecutivos, donde se registró la conducta de todas las hembras y machos asociados al área. El registro de datos fue realizado por una sola persona para evitar el efecto de variación entre observadores, y algunas de las sesiones fueron grabadas para posterior corroboración. Finalmente, de los machos seleccionados para la observación focal se registró el número de hembras que habitaban cerca o que compartieran madrigueras con cada uno de estos. Las diferencias entre sexos en las frecuencias de cada conducta registrada se evaluaron con pruebas  $U$  de Mann-Whitney (R Core Team, 2017).

#### *Relación entre la morfología y las conductas registradas*

Para evaluar si los machos con mayor condición corporal o proporciones morfológicas más grandes eran aquellos con una mayor actividad en su microhábitat, se evaluó la relación de las variables morfológicas y de condición corporal (variables explicativas) con cada una de las conductas registradas (variables de respuesta) mediante modelos lineales generalizados (GLM), utilizando glm2 v.1.1.3 (Marschner, 2011). Dado que para los GLM se requiere conocer el tipo de distribución de las variables de respuesta, ésta se estimó con fitdistrplus v1.0-9 (Delignette-Muller y Dutang, 2015), programa que permite obtener las distribuciones más probables por medio de una gráfica exploratoria entre el sesgo y la curtosis de los datos, construida a partir de un procedimiento bootstrap (Fig. S1); la significancia de cada distribución se probó con una  $Ch^2$ , siendo la distribución Poisson significativa para la mayoría de las conductas; fue significativa también la distribución normal para *interacciones* (Tabla S4). Se generaron diferentes combinaciones de las variables explicativas para cada variable de respuesta con leaps v.3.0 (Lumley, 2017) y se evaluaron con el Criterio de Información Akaike (AIC). El mejor GLM se seleccionó con base en el AIC y el Criterio de Información Akaike corregido (AICc), y su ponderación (AICw); todo ello utilizando funciones en R.

#### *Análisis genéticos y de diversidad*

Con base en los resultados obtenidos con 11 loci de microsatélites (Capítulo 1), se estimaron los siguientes parámetros genéticos para los 93 individuos analizados en los diferentes sitios de estudio: equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) y desequilibrio de ligamiento (DL) con Genepop v.4.7 (Rousset, 2008), utilizando 10,000 dememorizaciones, 5,000 batches, 100,000 iteraciones por batch; para determinar déficit o exceso de heterocigotos se calculó el estadístico  $F_{IS}$  y una

prueba exacta, con base en una relación de probabilidad logarítmica (prueba G). Se ajustaron los valores de  $\alpha$  ( $p > 0.05$ ) aplicando la corrección de Benjamini y Hochberg (1995) para múltiples comparaciones simultáneas. Cabe resaltar que los resultados de estos análisis mostraron equilibrio de HW en los tres sitios de estudio (Tabla S5) y no hubo desequilibrio de ligamiento (Tabla S6). La diversidad genética individual se estimó como la heterocigosidad estandarizada ( $H_e$ ), basada en el promedio de la heterocigosidad observada, utilizando GENHET v.3.1 (Coulon, 2010); la diferencia entre machos y hembras se probó con una prueba  $U$  de Mann-Whitney.

#### *Modelo explicativo respecto al número de hembras*

Con la finalidad de probar nuestra predicción de una relación entre los machos con mayor tamaño corporal y condición corporal, así como con una mayor actividad conductual y niveles de heterocigosidad sobre la obtención de pareja, se realizó un GLM considerando sólo los machos evaluados mediante observaciones focales en los tres sitios de estudio. Para ello, primero se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) con todas las variables morfológicas entre sexos; el primer componente explicó el 81.5% de la varianza total, por lo que éste se consideró como un índice de tamaño corporal total por individuo. Además, para la parte conductual se tomaron sólo las conductas relacionadas en la comunicación e interacción de los individuos. Así, el índice de tamaño corporal total, la condición corporal, ciertas conductas (cabeceos e interacciones) y la heterocigosidad fueron las variables explicativas, y el número de hembras la variable de respuesta. Para la construcción de los GLM se estimó el tipo de distribución de la variable de respuesta con fitdistrplus v1.0-9.

## **Resultados**

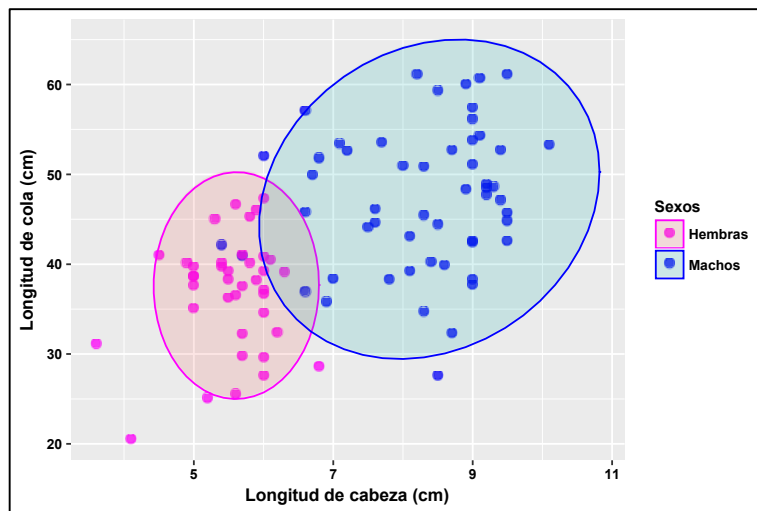
#### *Dimorfismo sexual*

Se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras de *C. similis* en todas las variables morfológicas evaluadas, donde los machos fueron más grandes y pesados que las hembras (Tabla 1). El porcentaje de dimorfismo sexual fue  $>20\%$  ( $31.0 \pm 10.3\%$ ) en todas las variables. Los resultados con la prueba Greedy-Wilks mostraron que el menor valor de lambda fue para el modelo que incluyó la longitud de cabeza y la longitud de cola ( $\lambda$  de Wilks=0.296;  $F=107.068$ ;  $p < 0.001$ ). El mayor coeficiente de discriminación resultado del LDA fue para longitud de cabeza, seguido de longitud de cola (15.611 y 3.858, respectivamente). Los resultados de LDA al interior de cada sexo mostraron una clasificación 100% correcta respecto de las hembras; en cuanto a los machos, se discriminó correctamente al 92.59% de éstos (50

individuos; exactitud de 95.7% y error de 4.3%). Lo anterior muestra que la longitud de cabeza y la longitud de cola son las variables que mejor discriminan a los dos sexos (Fig. 1). La condición corporal fue significativamente diferente entre sexos ( $t=-11.162$ ;  $p<0.001$ ;  $gl=79.481$ ), donde los machos ( $1886.3\pm550.8$ ) presentaron un valor dos veces mayor que las hembras ( $932.9\pm255.7$ ).

**Tabla 1.** Resumen de las variables morfológicas y porcentaje de dimorfismo (%DS) entre machos y hembras de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel. Se muestran los valores promedio $\pm$ desviación estándar, valores de  $F$  y grados de libertad ( $gl$ ). Todas las comparaciones entre sexos fueron significativas ( $p<0.05$ ).

Variables morfológicas	Machos ( $n=54$ )	Hembras ( $n=39$ )	$F$	$gl$	%DS
Longitud hocico-cloaca (cm)	37.9 $\pm$ 4.6	29.3 $\pm$ 2.7	108.2	1	22.7
Longitud total (cm)	84.5 $\pm$ 9.7	65.8 $\pm$ 6.9	108.1	1	22.1
Longitud de cola (cm)	47.1 $\pm$ 7.8	36.7 $\pm$ 6.2	44.2	1	22.1
Longitud de cabeza (cm)	8.3 $\pm$ 1.1	5.5 $\pm$ 0.6	197.9	1	33.7
Ancho de cabeza (cm)	4.9 $\pm$ 0.9	3.2 $\pm$ 0.4	126.7	1	34.7
Peso (g)	1893.5 $\pm$ 601.6	931.8 $\pm$ 291	96.2	1	50.8



**Fig. 1.** Distribución de los individuos con base en las mejores variables discriminantes en *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel (longitud de cabeza y longitud de cola). Se muestran los elipses de probabilidad al 95% para cada sexo.

#### Observaciones conductuales

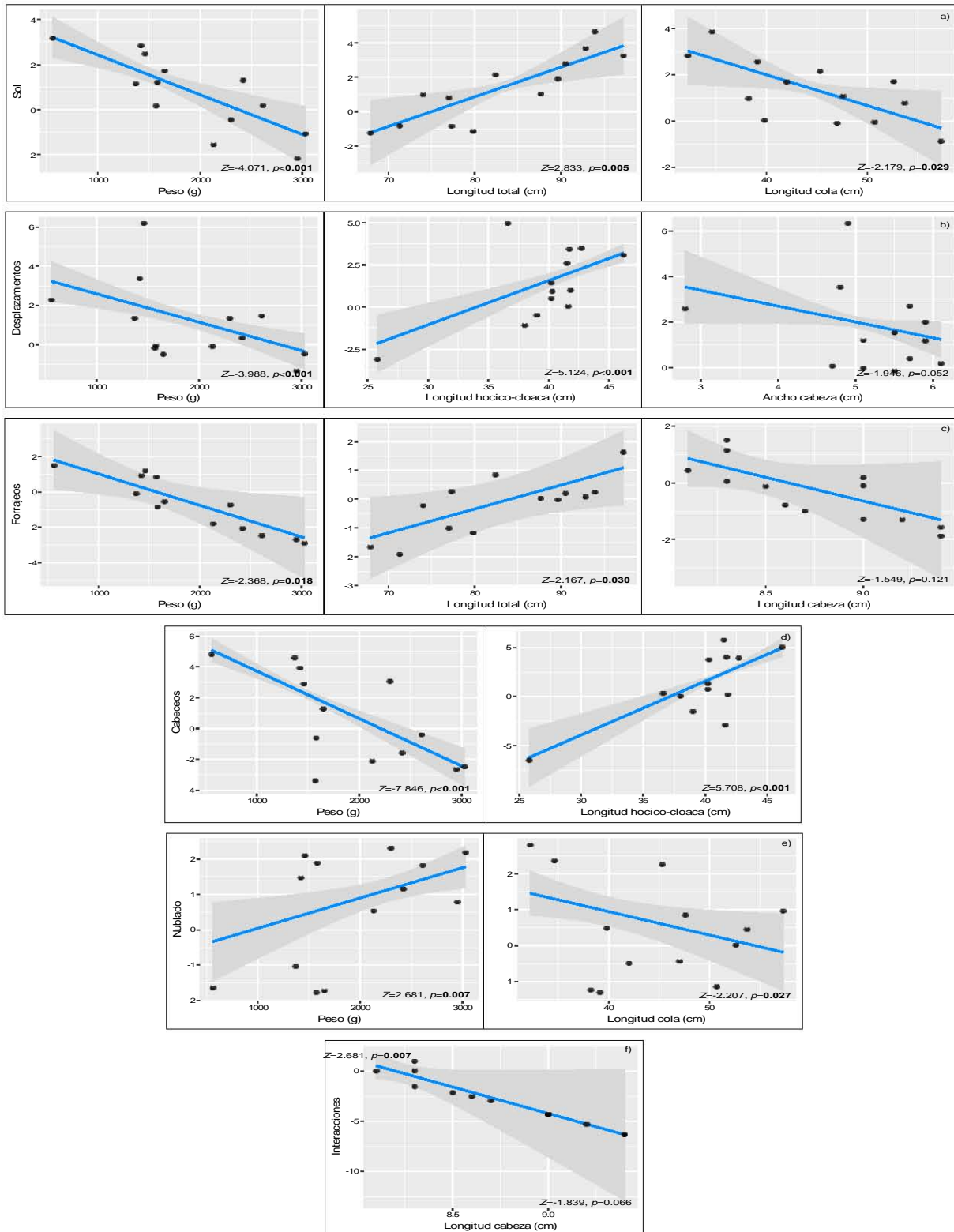
Se registró la conducta de 13 machos mediante observaciones focales, mientras que por medio de barridos se observó la de estos 13 y la de cuatro machos más (10 de CBTIS, 5 de San Gervasio y 2 de Hotel Presidente), así como la conducta de 11 hembras (7 de CBTIS, 3 de San Gervasio y 1 de Hotel Presidente). En general, los machos mostraron mayores frecuencias que las hembras en la mayoría de las conductas registradas; sin embargo, no hubo diferencias

significativas en ninguna de ellas (Tabla S7). No obstante, estos resultados deben de tomarse con precaución puesto que el registro de las conductas entre los sexos fueron tomados con métodos diferentes.

#### *Relación entre la morfología y la conducta*

Para las conductas *sol* y *cabeceos* se probaron tres combinaciones diferentes de variables explicativas, mientras que para *forrajeos* y *nublado* se probaron dos; para *desplazamientos* e *interacciones* se probaron dos combinaciones por cada tipo de distribución (Poisson y normal) (Fig. S2; Tabla S8). El mejor GLM para *sol* incluyó el peso, longitud total y longitud de cola (AIC=54.522; AICc=55.452; AICw=0.449; Fig. 3a); en *cabeceos* el mejor modelo incluyó el peso y LHC (AIC=90.937; AICc=91.482; AICw=0.685; Fig. 3b); para *desplazamientos* el mejor modelo consideró el peso, LHC y ancho de cabeza (AIC=82.500; AICc=83.430; AICw=0.668; Fig. 3c). Para *forrajeos* el mejor modelo incluyó peso, longitud total y longitud de cabeza (AIC=31.011; AICc=31.941; AICw=0.453; Fig. 3d); en *nublado* el mejor GLM incluyó el peso y longitud de cola (AIC=57.734; AICc=58.279; AICw=0.603; Fig. 3e); finalmente, para *interacciones* incluyó sólo la longitud de cabeza (AIC=15.326; AICc=15.593; AICw=0.558; Fig. 3f). Cabe destacar que en los modelos que incluyeron el peso se observó una tendencia negativa en todas las conductas con excepción de *nublado*. Por el contrario, se encontró una tendencia positiva en las conductas cuando los individuos tuvieron mayores proporciones en longitud total o LHC. La longitud de cola solo fue seleccionada en *sol* y *nublado*, mostrando una tendencia negativa en ambas, mientras que los modelos que incluyeron el ancho o longitud de cabeza tuvieron una tendencia negativa pero no significativa.

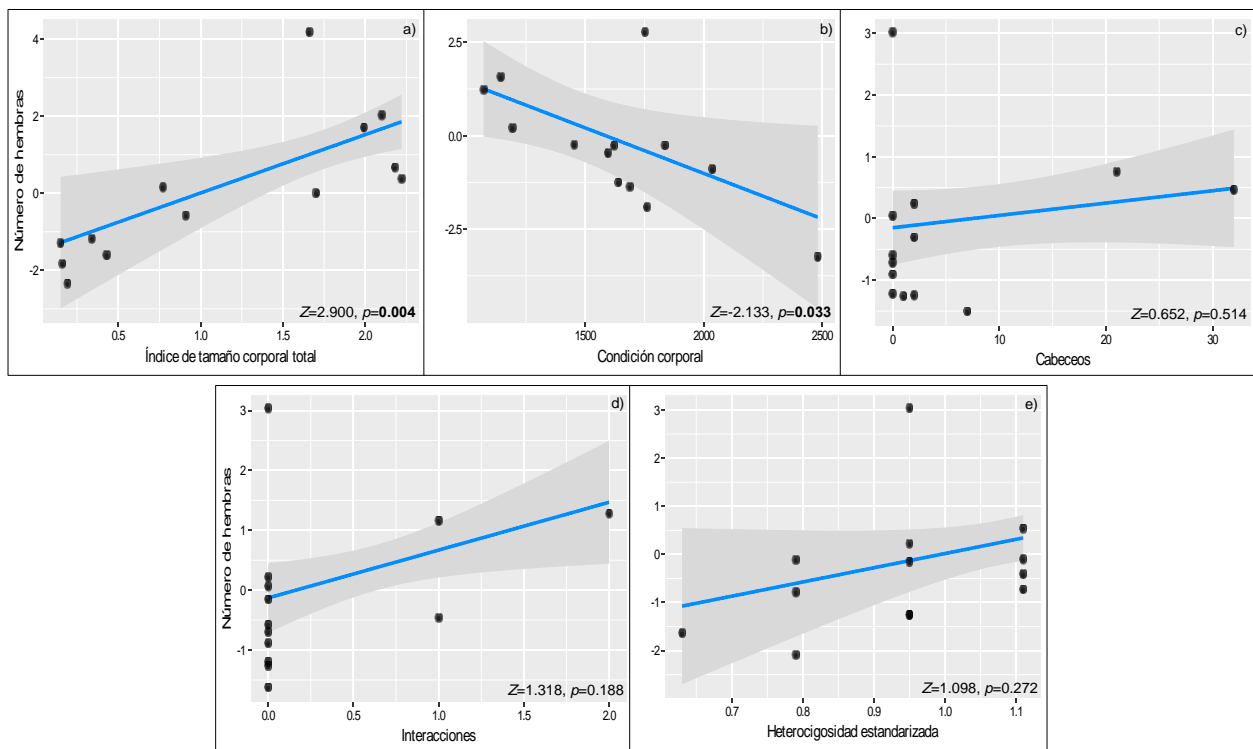




**Fig. 3.** Resultados del mejor modelo lineal generalizado (GLM; basado en AIC, AICc, AICw) para la relación entre la morfología (variables explicativas; eje de las x) y diferentes conductas registradas (variables de respuesta; eje de las y) en *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel. En negritas se muestran las probabilidades significativas ( $p < 0.05$ ). a) Sol, b) desplazamientos, c) forrajes, d) cabeceos, e) nublado e f) interacciones.

### Relación de los machos con el número de hembras

Los resultados obtenidos respecto al número de hembras en *C. similis* mostraron una relación positiva entre los machos con mayor tamaño corporal total y el número de hembras (Fig. 4a). Por el contrario, dicha relación es negativa en cuanto a la condición corporal (mayor condición, menor número de hembras; Fig. 4b). Por otra parte, los cabeceos e interacciones mostraron una tendencia positiva pero éstas no fueron significativas (Fig. 4c y 4d). Respecto a los valores de heterocigosidad estandarizada, la tendencia resultó positiva pero también no significativa (Fig. 4e); cabe mencionar que no se observaron diferencias significativas de heterocigosidad ( $W=123$ ;  $p=0.1667$ ) entre machos ( $0.994\pm 0.193$ ) y hembras ( $1.056\pm 0.210$ ).



**Fig. 4.** Modelo lineal generalizado (GLM) para el número de hembras (variables de respuesta) en *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel, en relación con el índice de tamaño corporal (a), condición corporal (b), cabeceos (c), interacciones (d) y heterocigosidad (e). En negritas se muestran las probabilidades significativas ( $p<0.05$ ).

### Discusión

#### *Dimorfismo sexual y condición corporal en Ctenosaura similis de Isla Cozumel*

El dimorfismo sexual es un tópico que ha sido ampliamente reconocido en distintas familias dentro de los reptiles, donde el patrón más frecuente y que se cumple en los iguánidos es hacia los machos (Cox *et al.*, 2003; Cox *et al.*, 2007). Lo anterior concuerda con lo encontrado en *C. similis* en Isla Cozumel, dado que los machos fueron más grandes y pesados que las hembras,

mostrando un porcentaje de dimorfismo sexual mayor de 20% para todas las variables analizadas. Entre estas variables, la longitud de cabeza y la longitud de cola fueron las que mayormente influyeron al dimorfismo sexual en *C. similis*. Se ha observado en diversas especies de reptiles que los individuos con cabezas más largas son más dominantes y tienden a ganar un mayor número de encuentros agonísticos, dado que presentan una mayor fuerza en la mordida (Herrel *et al.*, 2001, Herrel *et al.*, 2010; Scharf y Meiri, 2013). Asimismo, que las hembras prefieren a los individuos con longitudes corporales mayores, lo cual aumenta la oportunidad de aparearse, y potencialmente incrementa su adecuación y la posibilidad de heredar sus caracteres a las siguientes generaciones (Alberts *et al.*, 2002; Gvoždík y van Damme, 2003; Husak *et al.*, 2006). Así, se reconoce que el dimorfismo sexual corporal en los reptiles, principalmente la longitud de la cabeza, podría ser direccionado por selección sexual debido a la competencia entre machos por las hembras, siendo esto más evidente en especies territoriales y agresivas (Gier, 1997; Cox *et al.*, 2003; Corl *et al.*, 2010; Scharf y Meiri, 2013; Knapp *et al.*, 2016), como *C. similis*.

La condición corporal de *C. similis*, que se estimó con base en la relación de escala entre la masa y la longitud (Peig y Green 2009, 2010), fue también mayor en los machos que en las hembras, lo cual ha sido observado en otros iguánidos como *Amblyrhynchus cristatus* (Wikelski, 2005) y *Ctenosaura bakeri* (Pasachnik *et al.*, 2012). Este resultado puede estar relacionado con la conducta de los machos y la defensa del territorio que habitan, ya que en ésta y otras especies de reptiles de tamaño similar, los machos son quienes primordialmente defienden y patrullan los territorios, conducta que se incrementa en la época reproductiva (Alberts *et al.*, 2002; Arriaga, 2003; Herrel *et al.*, 2010; Baird *et al.*, 2012). También en los machos dominantes de especies territoriales, quienes mantienen mayor vigor y salud, se han asociado dichas características con una buena condición corporal individual (Peig y Green, 2009; 2010; Baird *et al.*, 2012). Para que los individuos alcancen dicha condición corporal deben asimismo competir por los mejores territorios, de manera que la calidad del territorio se relaciona directamente con su calidad corporal.

#### *Relación entre la morfología y la conducta*

Con nuestros resultados es posible también describir algunos patrones de la relación entre la morfología y la conducta en *C. similis*. Gier (1997) reporta que individuos dominantes en poblaciones de Palo Verde son los de mayor longitud corporal, los cuales además muestran un mayor número de despliegues, persecuciones y cópulas. Ello concuerda con lo observado en *C. similis* de Cozumel, donde los machos que fueron más largos presentaron mayor actividad en

cuanto a las conductas registradas. En otra iguana, *Brachylophus vitiensis*, se documentó que los individuos con un LHC mayor de 170mm exhibieron un mayor número de lesiones, indicativo de encuentros agonísticos (Morrison *et al.*, 2013). Asimismo, el tamaño de la cabeza, los niveles hormonales y la frecuencia en los despliegues en la iguana verde *Iguana iguana* se correlacionaron positivamente con la categoría de dominancia y el éxito de apareamiento (Pratt *et al.*, 1992). La relación entre la longitud total, la LHC y las frecuencias conductuales en *C. similis* puede asociarse también con la jerarquía de los individuos, pues los resultados muestran que aquellos de mayor longitud son los que dominan los mejores territorios en su microhábitat, como se ha registrado en otros reptiles donde los individuos dominantes tienen territorios con mayor densidad de presas, refugios y oportunidades para termorregular (Moore *et al.*, 2009; Burton *et al.*, 2011) y, a su vez, mayor éxito reproductivo (Calsbeek y Sinervo 2002; Calsbeek *et al.* 2002; Perry y Garlad, 2002; Reaney y Whiting, 2003).

Hay que resaltar que los grupos estudiados en la isla tienen la peculiaridad de que habitan principalmente en zonas urbanas (escuela, hotel), donde cuentan con una mayor disponibilidad de alimento, lo que puede ocasionar que los individuos se muevan menos y tengan mayor peso corporal. Por ejemplo, Martins *et al.* (2018) reportan individuos con exceso de peso en la *Boa constrictor amarali*, en particular en los individuos más viejos, los cuales presentaron menor actividad a pesar de tener la mayor longitud corporal. Algo similar puede estar sucediendo en Cozumel, reflejado en la relación negativa encontrada entre el peso de los individuos y las conductas estudiadas. Asimismo, la temperatura ambiental en los reptiles es una variable que afecta distintos aspectos de su fisiología, como digestión, absorción de nutrientes y tasas metabólicas, de manera que el no tener sitios óptimos para termorregular puede afectar su metabolismo, causando una mayor acumulación de grasa, primordialmente en los individuos con poca actividad (Mader, 2006; Martins *et al.*, 2018). Ello explicaría la relación positiva entre el peso y la conducta nublado, asociado de nuevo con los individuos de mayor tamaño y menor actividad, no obstante es necesario direccionar pruebas fisiológicas relacionadas a estos aspectos para confirmar o refutar de manera asertiva.

#### *Relación de los machos con el número de hembras*

El éxito en la obtención de pareja en reptiles dependiente del tamaño corporal ha sido documentado en diversas especies (Alberts *et al.*, 2002; Gvoždík y van Damme, 2003; Husak *et al.*, 2006), y nuestros resultados lo confirman para *C. similis* con base en la tendencia positiva observada entre el índice de tamaño corporal total y el número de hembras. No obstante, es necesario realizar pruebas de paternidad para probar el éxito de apareamiento de los

individuos, principalmente de los machos jóvenes, con cuerpos más largos, y más activos, así como el papel de las hembras en la elección de pareja.

Comúnmente se ha reportado en iguánidos que los machos con mejor condición corporal tienen un mayor éxito en la obtención de pareja (Shine *et al.*, 2000; Cox *et al.*, 2003); sin embargo, en el caso de la población isleña de *C. similis*, los resultados muestran un patrón diferente ya que se observó que al aumentar la condición corporal disminuyó el número de hembras, lo cual podría estar relacionado con la longevidad de los individuos. Por ejemplo, en la iguana *Brachylophus vitiensis* se ha observado que cuando los machos adultos alcanzan el estatus de dominante lo pueden mantener por un cierto número de años en un área determinada (Gibbons y Watkins, 1982; Morrison *et al.*, 2013), pero que después de cierto tiempo dichos individuos son desplazados por otros machos más jóvenes y vigorosos. Este podría ser el escenario en *C. similis*, en particular si al momento del estudio predominaron machos dominantes más viejos. Efectivamente ello se observó en campo, donde dos machos fueron desplazados de sus territorios que contaban con múltiples madrigueras y habitaban varias hembras, por otros machos con las características antes mencionadas. Por lo tanto, es importante tomar en cuenta la longevidad de los individuos, sobre todo considerando que estos reptiles continúan creciendo mucho tiempo después de haber alcanzado la madurez sexual, por lo que individuos con las proporciones morfológicas más grandes pueden, en un momento dado, ser los más viejos pero no los más exitosos (Avery, 1994; Vitt y Caldwell, 2014).

En cuanto a la conducta de *C. similis*, se ha indicado que los cabeceos representan señales de advertencia, por ejemplo cuando un individuo invade un territorio ajeno, o bien que son empleados durante las interacciones de cortejo (Henderson, 1973; Iverson, 1979; Gier, 1997; Alberts *et al.*, 2002; Bissell y Martins, 2004; Kohlsdorf *et al.*, 2006). Asimismo, los enfrentamientos y persecuciones son conductas que se presentan ya sea en la defensa de recursos o bien en la época reproductiva en la competencia por hembras (Arriaga, 2003). Por tales razones estas conductas son importantes para este reptil, ya que son necesarias no solo para la defensa del territorio, sino también para la obtención de pareja. Sin embargo, a pesar de haber obtenido una relación positiva de estas conductas con el número de hembras estas no fueron significativas. No obstante, no se descarta que estas tengan un papel importante en la época reproductiva entre los machos de este iguánido.

La relación entre la variabilidad genética y aspectos de territorialidad y éxito reproductivo ha sido poco estudiada en reptiles (Chapman *et al.*, 2009; Moore *et al.*, 2009; Judson *et al.*, 2018), bajo la hipótesis de los posibles efectos positivos que tienen los individuos con mayor heterocigosidad (Reed y Frankham, 2003; Allendorf *et al.*, 2013); en *C. similis* encontramos una

tendencia positiva entre valores de heterocigosidad individual y el número de hembras, sin embargo esta relación no fue significativa. Moore *et al.* (2009) encontraron un patrón similar en la tuátara *Sphenodon punctatus* y los autores indican que aunque no se encontró una relación significativa entre la heterocigosidad y el acceso a hembras, el tamaño corporal es una señal honesta de la calidad y capacidad de un individuo para la adquisición de recursos, como lo muestra la relación del índice de tamaño corporal total y el número de hembras en *C. similis*.

Considerando que se reconoce que el dimorfismo sexual puede resultar de selección sexual si existe competencia entre machos por acceso a las hembras (Cox *et al.*, 2007; Kaliontzopoulou *et al.*, 2010), nuestros resultados sugieren que el dimorfismo sexual en *C. similis* pudiera ser resultado de la selección sexual. A su vez, se ha probado en diversas especies de reptiles que los individuos más grandes tienen mayor ventaja para la adquisición de recursos y por ende mayor acceso a las hembras, lo que se traduce en mayor éxito reproductivo (Baird *et al.*, 2012; Miller, 2018). Aunque en este estudio no se logró registrar peleas entre machos por los mejores territorios o por las hembras, la relación positiva entre la longitud corporal y las frecuencias de las diferentes conductas estudiadas en *C. similis*, apoyaría que los individuos con mayores proporciones corporales ocupan mejores territorios, ya sea para asolearse o alimentarse, así como un mayor número de hembras. No obstante, la longevidad juega un papel importante en este reptil, pues aunque los machos tuvieron mejor condición corporal, ello no se tradujo en una relación positiva con el número de hembras (señal indirecta de éxito). Por lo tanto, es necesario realizar estudios experimentales de recambio de individuos, los cuales permitirían entender mejor el dinamismo del sistema de apareamiento de este iguánido, y así comprender cómo *C. similis* en Isla Cozumel mantiene los valores de variación genética (heterocigosidad; ver Capítulo 1) cuando se esperaría lo contrario en un sistema de apareamiento poligínico donde pocos individuos acaparan la mayoría de las hembras en la época reproductiva. También se necesitaría tener una medida directa del éxito reproductivo de los machos, para corroborar los resultados respecto a los machos con mayor tamaño corporal. Cabe resaltar que este es el primer estudio que determina el dimorfismo sexual y las variables morfológicas que lo definen, así como la relación entre la morfología, conducta, genética y el número de hembras en *C. similis*.

### Referencias

Alberts AC, Lemm JM, Perry AM, Morici LA, Phillips JA. 2002. Temporary alteration of local social structure in a threatened population of Cuban iguanas (*Cyclura nubila*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 324-335.

- Allendorf FW, Luickart G, Aitken SN. 2013. *Conservation and the genetics of population*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Arriaga A. 2003. *Aspectos generales de la ecología de la Iguana negra Ctenosaura similis (Iguanidae) de Isla Contoy, Quintana Roo* (Bachelor Thesis). Estado de México: UNAM.
- Avery RA. 1994. Growth in Reptiles. *Gerontology* 40: 193-199.
- Baird TA, Baird TD, Shine R. 2012. Aggressive transition between alternative male social tactics in a long-lived australian dragon (*Physignathus lesueurii*) living at high density. *PLoS One* 7: e41819.
- Benjamini Y, Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57: 289-300.
- Berns CM. 2013. The evolution of sexual dimorphism: understanding mechanisms of sexual shape differences.. In: Moriyama H, ed. *Sexual dimorphism*. Rijeka: InTech, 1-16.
- Bissel AN, Martins EP. 2004. Behavior and ecology of rock iguanas, II: population differences. In: Alberts AC, Carter RL, Hayes WK, Martins EP, eds. *Iguanas*. Berkeley: University of California Press, 109-118.
- Burton T, Killen SS, Armstrong JD, Metcalfe NB. 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceedings of the Royal Society B* 278: 3465-3473.
- Calsbeek R, Sinervo B. 2002. The ontogeny of territoriality during maturation. *Oecologia* 132: 468-477.
- Calsbeek R, Alonzo SH, Zamudio K, Sinervo B. 2002. Sexual selection and alternative mating behaviors generate demographic stochasticity in small populations. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 157-164.
- Candolin U, Voigt HR. 2001. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation susceptibility? *Oikos* 95: 225-230.
- Chapman JR, Nakagawa S, Coltman DW, Slate J, Sheldon BC. 2009. A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology* 18:2746-2765.
- Corl A, Davis AR, Kuchta SR, Comendant T, Sinervo B. 2010. Alternative mating strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*: a population-level comparative analysis. *Evolution* 64: 79-96.
- Coulon A. 2010. GENHET: an easy-to-use R function to estimate individual heterozygosity. *Molecular Ecology Resource* 10: 167-169.
- Cox RM, Skelly SL, Jonh-Alder HB. 2003. A comparative test of adaptative hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653-1669.
- Cox RM, Butler MA, Jonh-Alder HB. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York: Oxford University Press, 38-49.
- Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Delignette-Muller ML, Dutang C. 2015. fitdistrplus: an R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software* 64: 1-34.
- Fitch HS, Henderson RW. 1978. Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*. *University of Kansas Science Bulletin* 51: 483-500.
- Frayser DW. 1981. Body size, weapon use, and natural selection in the European upper Paleolithic and Mesolithic. *American Anthropologist* 83: 57-73.
- Freeman S, Herron JC. 2002. Sexual selection. In: Freeman S, Herron JC, eds. *Evolutionary analysis*. Madrid: Prentice Hall, 289-330.
- Frydlová P, Frynta D. 2010. A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 293-306.
- Gibbons JRH, Watkins IF. 1982. Behavior, ecology, and conservation of South Pacific iguanas, *Brachylophus*, including a newly discovered species. In: Burghardt GM, Rand AS, eds.

- Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation*. New Jersey: William Andrew Publishing, 419-441.
- Gier PJ. 1997. *Iguanid mating systems: ecological causes and sexual selection consequences* (Doctoral Thesis). Oklahoma: University of Oklahoma.
- Gvoždík L, van Damme R. 2003. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: A test of two hypotheses. *Journal of Zoology* 259: 7-13.
- Henderson RW. 1973. Ethoecological observations of *Ctenosaura similis* (Sauria: Iguanidae) in British Honduras. *Journal of Herpetology* 7: 27-33.
- Herrel A, de Grauw E, Lemos-Espinal JA. 2001. Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology* 290: 101-107.
- Herrel A, Schaerlaeken V, Moravec J, Ross CF. 2009. Sexual shape dimorphism in tuatara. *Copeia* 4: 727-731.
- Herrel A, Moore JA, Bredeweg EM, Nelson NJ. 2010. Sexual dimorphism, body size, bite force and male mating success in tuatara. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 287-292.
- Hierlihy CA, Garcia-Collazo R, Chavez-Tapia CB, Mallory FF. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus*: support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra* 49: 1-6.
- Husak JF, Lappin AK, Fox SF, Lemos-Espinal JA. 2006. Bite-force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia* 2: 301-306.
- Iverson JB. 1979. Behavior and ecology of the rock iguana, *Cyclura carinata*. *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Sciences*. 24: 175-358.
- Jones AG, Ratterman NL. 2009. Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 10001-10008.
- Judson JLM, Knapp CR, Welch ME. 2018. Age-dependent, negative heterozygosity-fitness correlations and local effects in an endangered Caribbean retille, *Iguana delicatissima*. *Ecology and Evolution* 8: 2088-2096.
- Kaliontzopoulou A, Carretero MA, Llorente GA. 2010. Sexual dimorphism in traits related to locomotion: ontogenetic patterns of variation in *Podarcis* wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 530-543.
- Kamath A, Losos J. 2017. The erratic and contingent progression of research on territoriality: a case study. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71: 89.
- Knapp CR, Prince L, James A. 2016. Movements and nesting of the Lesser Antillean iguana (*Iguana delicatissima*) from Dominica, West Indies: implications for conservation. *Herpetological Conservation and Biology* 11: 154-167.
- Kohlsdorf T, Ribeiro JM, Navas CA. 2006. Territory quality and male dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Phyllomedusa* 5: 109-118.
- Kratochvíl L, Frynta D. 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 303-314.
- Legendre P. 2014. lmodel2: model II regression. *R package version 1.7-2*. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>.
- Lieutenant-Gosselin M, Bernatchez L. 2006. Local heterozygosity-fitness correlations with global positive effects on fitness in threespine stickleback. *Evolution* 60: 1658-1668.
- Lindfors P, Tullberg BS. 2011. Evolutionary aspects of aggression: the importance of sexual selection. *Advances in Genetics* 75: 7-22.
- Lumley T. 2017. leaps: regression subset selection. *R package version 3.0*. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=leaps>.
- Mader DR. 2006. Nutrition. In: Mader DR, ed. *Reptile medicine and surgery*. Saint Louis: Elsevier, 841-851.
- Maher CR, Lott DF. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour* 49: 1581-1597.



- Marschner IC. 2011. glm2: fitting generalized linear models with convergence problems. *The R Journal* 3: 12-15.
- Martin P, Bateson P. 1993. *Measuring Behaviour: An introductory guide*. Great Britain: Cambridge University Press, 222 pp.
- Martins NB, Ferreira LAR, Silva TSG, Alves ACAMCA, Santos ALQ, Bizare A, Souza RR, Medeiros AA. 2018. Hepatic lipidosis due to obesity in a free-living snake (*Boa constrictor amarali*). *Acta Scientiae Veterinariae* 46: 265.
- Miller EH. 2018. Territorial behavior. In: Würsig B, Thewissen JGM, Kovacs KM, eds. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego: Academic Press, 983-990.
- Moore JA, Daugherty CH, Nelson NJ. 2009. Large male advantage: phenotypic and genetic correlates of territoriality in tuatara. *Journal of Herpetology* 43: 570-578.
- Morrison SF, Biciloa P, Harlow PS, Keogh S. 2013. Spatial ecology of the critically endangered Fijian crested iguana, *Brachylophus vitiensis*, in an extremely dense population: implications for conservation. *PLoS ONE* 8: e73127.
- Pasachnik SA, Montgomery CE, Martinez A, Belal N, Clayson S, Faulkner S. 2012. Body size, demography, and body condition in Utila spiny-tailed iguanas, *Ctenosaura bakeri*. *Herpetological Conservation and Biology* 7: 391-398.
- Panhuis TM, Wilkinson GS. 1999. Exaggerated male eye span influences contest outcome in stalk eyed flies (Diopsidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 221-227.
- Peig J, Green AJ. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118: 1883-1891.
- Peig J, Green AJ. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24: 1323-1332.
- Perry G, Garland T. 2002. Lizard home ranges revisited: Effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology* 83: 1870-1885.
- Pratt NC, Alberts AC, Fulton-Medler KG, Phillips JA. 1992. Behavioral, physiological, and morphological components of dominance and mate attraction in male green iguanas. *Zoo Biology* 11: 153-163.
- R Core Team. 2017. *R: a language and environment for statistical computing*. Version 3.4.0. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.R-project.org>.
- Reaney LT, Whiting MJ. 2003. Are female tree agamas (*Acanthocercus atricollis atricollis*) turned on by males or resources? *Ethology, Ecology and Evolution* 15: 19-30.
- Reed DH, Frankham R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.
- Rousset F. 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103-106.
- Scharf I, Meiri S. 2013. Sexual dimorphism of heads and abdomens: different approaches to 'being large' in female and male lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 665-673.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.
- Shine R, Olsson MM, Moore IT, Lemaster MP, Greene M, Mason RT. 2000. Body size enhances mating success in male garter snakes. *Animal Behaviour* 59: F4-F11.
- Stamps JA, Losos JB, Andrews RM. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. *The American Naturalist* 149: 64-90.
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4<sup>th</sup> Ed. New York: Springer. ISBN 0-387-95457-0.
- Vitt LJ, Caldwell JP. 2014. Anatomy of amphibians and reptiles. In: Gomez K, Gonzalez P, eds. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Amsterdam: Elsevier, 42-82.
- Weihls C, Ligges, U, Luebke K, Raabe N. 2005. klaR Analyzing German Business Cycles. In:

Baier D, Decker R, Schmidt-Thieme L, eds. *Data Analysis and Decision Support*. Berlin: Springer-Verlag, 335-343.

Wikelski M. 2005. Evolution of body size in Galapagos marine iguanas. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1985-1993.

## Material suplementario

### Tablas

**Tablas S1.** Lista de individuos adultos estudiados de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel. Se incluyen las medidas morfológicas utilizadas en el presente estudio, el sexo, y la localidad con coordenadas del sitio de captura.

ID Muestra	LHC (cm)	Longitud cola (cm)	Longitud total (cm)	Longitud cabeza (cm)	Ancho cabeza (cm)	Masa (g)	Sexo	Localidad	Coordenada x	Coordenada y	Fecha
PR003	34.5	42.3	77	9	4.8	1600	Macho	Playa Rocosa	506839.2445	2271302.7066	22/08/15
RA002	24.5	37.5	62.4	5	2.8	700	Hembra	Rancho Achichihualco	507123.3341	2271241.0341	21/08/15
RA005	27	39.6	65.6	5	2.3	650	Hembra	Rancho Achichihualco	507123.3598	2271179.5525	23/08/15
RA006	39.3	48.2	86.4	8.9	5.5	2310	Macho	Rancho Achichihualco	507152.2778	2271271.7870	24/08/15
RA128	38.8	40.1	78.7	8.4	4.7	1820	Macho	Rancho Achichihualco	507152.2778	2271271.7870	08/04/16
SG009	41.5	57.3	97.2	9	5.9	2300	Macho	San Gervasio	516133.0522	2266820.5097	25/08/15
SG010	31	28.5	57.7	6.8	3.8	2000	Hembra	San Gervasio	516133.0522	2266820.5097	25/08/15
SG011	37.3	44.5	80.3	7.6	4.5	1790	Macho	San Gervasio	516133.0522	2266820.5097	25/08/15
SG012	40.2	47	87.6	9.4	5.7	2950	Macho	San Gervasio	516162.1329	2266697.5742	25/08/15
SG025	38	50.8	87	8	4.4	1800	Macho	San Gervasio	516046.1595	2266820.4277	29/08/15
SG026	38.5	42.5	82.3	9.5	5	2250	Macho	San Gervasio	515988.2310	2266820.3733	29/08/15
SG027	31.6	45.7	78.1	6.6	4	1250	Macho	San Gervasio	515988.2022	2266851.1141	29/08/15
SG028	32.7	40.7	72	6	3.3	1260	Hembra	San Gervasio	515988.2022	2266851.1141	29/08/15
SG031	31	38.3	70.5	7	3.5	1100	Macho	San Gervasio	516104.2911	2266605.2973	30/08/15
SG032	39.6	51	92.5	9	5.2	2150	Macho	San Gervasio	516133.0812	2266789.7690	30/08/15
SG033	29.1	40.8	69	5.7	3.2	980	Macho	San Gervasio	516104.0879	2266820.4823	30/08/15
SG035	29	51.9	78.5	6	3.3	1800	Macho	San Gervasio	516191.1557	2266636.1202	30/08/15
SG036	43.2	59.9	102	8.9	5.4	2800	Macho	San Gervasio	516191.1557	2266636.1202	30/08/15
SG037	28.5	44.9	73.7	5.3	3.3	850	Hembra	San Gervasio	516191.1557	2266636.1202	30/08/15
SG093	35.5	46	80.9	7.6	4.6	1600	Macho	San Gervasio	516133.2266	2266636.0653	14/09/15
SG094	26.3	40.9	66	4.5	2.8	690	Hembra	San Gervasio	516133.2266	2266636.0653	14/09/15
SG096	29.8	29.5	60.5	6	3.3	1070	Hembra	San Gervasio	516162.2203	2266605.3520	14/09/15

SG097	40.2	52.6	93.9	9.4	5.9	2420	Macho	San Gervasio	516191.2140	2266574.6388	14/09/15
SG098	42.7	53.7	92.8	9	5.7	2610	Macho	San Gervasio	516220.1495	2266605.4070	14/09/15
SG099	29	41	69	5.7	3.4	970	Hembra	San Gervasio	516220.1495	2266605.4070	14/09/15
SG100	33	37.4	68	5.7	3.5	1260	Hembra	San Gervasio	516249.0848	2266636.1753	14/09/15
SG102	42.2	54.2	95.1	9.1	5.3	2400	Macho	San Gervasio	516220.1495	2266605.4070	14/09/15
SG104	27.5	40	67.8	5.4	3	810	Hembra	San Gervasio	516133.0812	2266789.7690	14/09/15
SG105	32.1	45.2	77.5	5.8	3.3	1040	Hembra	San Gervasio	516162.1329	2266697.5742	14/09/15
SG117	30.5	39.6	69	5.4	3.2	1030	Hembra	San Gervasio	516249.1141	2266605.4346	21/09/15
SG119	41.2	45.6	84.9	9.5	5.1	2340	Macho	San Gervasio	516249.1141	2266605.4346	21/09/15
SG121	43.4	44.7	86.4	9.5	5.6	2920	Macho	San Gervasio	-	-	21/09/15
SG122	39.4	61	101.4	9.5	5.5	2630	Macho	San Gervasio	516133.0812	2266789.7690	21/09/15
SG131	39	61	100.6	8.2	5.2	2000	Macho	San Gervasio	516220.1495	2266605.4070	11/04/16
SG133	34.8	35.7	67.6	6.9	3.3	1120	Macho	San Gervasio	516162.2203	2266605.3520	14/04/16
SG135	35.8	44	82.1	7.5	4.2	1600	Macho	San Gervasio	516191.1849	2266605.3795	14/04/16
DE014	41.9	44.3	85.2	8.5	4.7	2380	Macho	Dirección de Ecología	504895.3403	2265430.2552	26/08/15
DE015	25.6	25.4	52.1	5.6	3	700	Hembra	Dirección de Ecología	504895.3403	2265430.2552	26/08/15
DE016	28.8	53.3	81.8	7.1	3.3	850	Macho	Dirección de Ecología	504895.3403	2265430.2552	26/08/15
CA020	32.3	47.2	79.7	6	3.2	1350	Hembra	CAMAR	507212.3631	2266138.1114	28/08/15
CA021	27	34.5	63	6	2.8	850	Hembra	CAMAR	507212.3631	2266138.1114	28/08/15
CA022	30.4	37	67.1	6	3.2	1100	Hembra	CAMAR	507212.3631	2266138.1114	28/08/15
CA023	31.5	57	88.1	6.6	3.2	1100	Macho	CAMAR	507212.3631	2266138.1114	28/08/15
BA019	29	36.8	64.2	6.6	3.5	680	Macho	BASHA	507299.1802	2266322.5922	27/08/15
BA038	28.1	20.4	49	4.1	3	600	Hembra	BASHA	507299.1802	2266322.5922	31/08/15
CB039	26.9	38.5	65.6	5	3.1	630	Hembra	CBTIS	506313.6871	2268166.6394	01/09/15
CB042	38	39.1	77	8.1	4.7	1650	Macho	CBTIS	506458.5197	2268105.2123	01/09/15
CB044	28.3	25	52.5	5.2	3.1	640	Hembra	CBTIS	506342.6375	2268197.3909	01/09/15
CB045	40.6	27.5	66.1	8.5	4.5	1410	Macho	CBTIS	506429.5114	2268228.1641	01/09/15
CB046	31.6	32.3	61.7	6.2	3.2	620	Hembra	CBTIS	506342.6375	2268197.3909	01/09/15
CB047	25.8	42	67.9	5.4	2.8	560	Macho	CBTIS	506342.6375	2268197.3909	01/09/15
CB048	41.6	38.2	77.3	9	5.1	1570	Macho	CBTIS	506516.4084	2268197.4564	02/09/15

CB049	41.7	34.6	74	8.3	4.8	1420	Macho	CBTIS	506400.5611	2268197.4125	02/09/15
CB050	29	38.5	65.2	5	3	640	Hembra	CBTIS	506371.5878	2268228.1424	02/09/15
CB051	36.6	45.3	82.4	8.3	4.9	1460	Macho	CBTIS	506342.6261	2268228.1316	02/09/15
CB052	29.1	39.1	70.1	6	3.7	960	Hembra	CBTIS	506342.6375	2268197.3909	02/09/15
CB053	39	38.2	76.2	7.8	4.9	1510	Macho	CBTIS	506516.4202	2268166.7157	02/09/15
CB110	24.7	40	69	4.9	3	650	Hembra	CBTIS	506371.5993	2268197.4017	16/09/15
CB111	39	37.6	76	9	4.8	1580	Macho	CBTIS	-	-	16/09/15
CB112	39	32.2	71.3	8.7	5.5	1580	Macho	CBTIS	-	-	16/09/15
CB144	40.3	50.7	89.6	8.3	5.1	1370	Macho	CBTIS	506363.1941	2268214.3059	17/04/16
HP056	46.2	47.6	90.5	9.2	5.5	3030	Macho	Hotel Presidente	501854.1368	2262847.4471	07/09/15
HP057	33.9	38.1	70.9	5.9	3.8	1460	Hembra	Hotel Presidente	501854.1368	2262847.4471	07/09/15
HP058	31.5	36.6	69.2	6	3.6	1000	Hembra	Hotel Presidente	501854.1402	2262816.7066	07/09/15
HP059	31.2	48.4	89.3	9.2	5.2	2500	Macho	Hotel Presidente	501854.1402	2262816.7066	07/09/15
HP060	35.2	52.5	87.9	7.2	4.1	1780	Macho	Hotel Presidente	501825.1692	2262816.7035	07/09/15
HP067	30.7	46.5	75.6	5.6	3.3	940	Hembra	Hotel Presidente	-	-	09/09/15
HP068	41.4	53.2	96.9	10.1	5.8	2280	Macho	Hotel Presidente	-	-	09/09/15
HP069	42.6	48.8	91	9.2	6.8	2570	Macho	Hotel Presidente	-	-	09/09/15
HP071	41.1	56	95.5	9	6.4	2120	Macho	Hotel Presidente	501825.1758	2262755.2225	09/09/15
HP072	30.5	39.1	68.9	5.5	2.9	660	Hembra	Hotel Presidente	-	-	09/09/15
HP073	41.8	39.8	79.8	8.6	6.1	2130	Macho	Hotel Presidente	501844.0027	2262795.1871	09/09/15
HP077	41.8	48.5	90.5	9.3	6.3	2880	Macho	Hotel Presidente	501854.1402	2262816.7066	10/09/15
HP078	31	36.4	67.4	5.6	3.5	860	Hembra	Hotel Presidente	501854.1402	2262816.7066	10/09/15
HP079	40.6	60.6	103.3	9.1	5.7	2450	Macho	Hotel Presidente	501854.1435	2262785.9661	10/09/15
HP080	31.7	29.7	59.3	5.7	3.3	910	Hembra	Hotel Presidente	501854.1402	2262816.7066	10/09/15
HP107	42.7	59.2	100.2	8.5	5.2	2210	Macho	Hotel Presidente	501854.1435	2262785.9661	15/09/15
HP113	32	32.1	61.8	5.7	3.6	970	Hembra	Hotel Presidente	501854.1402	2262816.7066	17/09/15
HP114	30.4	40	71.1	5.8	3.3	970	Hembra	Hotel Presidente	501854.1435	2262785.9661	17/09/15
PS061	39.7	52.6	91.9	8.7	6	2040	Macho	Punta Sur	502958.6708	2241698.3575	08/09/15
PS062	42.9	42.5	81.6	9	6.3	2300	Macho	Punta Sur	501247.2805	2241728.8889	08/09/15
PS063	25	31	55.7	3.6	2.9	560	Hembra	Punta Sur	501276.2893	2241698.1512	08/09/15

PS064	31.9	38.2	67.9	5.5	3.5	1010	Hembra	Punta Sur	501247.2828	2241698.1490	08/09/15
PS065	34.5	51.7	86.2	6.8	4.5	1670	Macho	Punta Sur	501276.2893	2241698.1512	08/09/15
PS066	26.3	40.4	65.6	6.1	3.2	620	Hembra	Punta Sur	501276.2916	2241667.4113	08/09/15
PS075	35.2	49.8	84	6.7	4.9	1450	Macho	Punta Sur	501276.2916	2241667.4113	09/09/15
RP082	31.6	45.9	78.6	5.9	3.6	1190	Hembra	Rancho Palmitas	498202.8731	2253963.4728	11/09/15
RP083	36.5	43	78.6	8.1	4.5	1780	Macho	Rancho Palmitas	498202.8731	2253963.4728	11/09/15
RP084	35.5	53.4	87.3	7.7	4.1	1400	Macho	Rancho Palmitas	498260.8511	2254024.9473	11/09/15
RP085	28.1	35	62.4	5	2.4	810	Hembra	Rancho Palmitas	498231.8653	2254024.9502	11/09/15
RP086	24.6	36.2	65	5.5	3	1000	Hembra	Rancho Palmitas	498202.8731	2253963.4728	11/09/15
RP087	33.8	27.5	58.7	6	4.1	1140	Hembra	Rancho Palmitas	-	-	11/09/15
HM106	26	39	64.5	6.3	3.2	1170	Hembra	R. Achichihualco/H. Melía	508078.2324	2272655.5388	15/09/15

**Tabla S2.** Correlaciones de Pearson ( $R$ ) y regresiones estandarizadas del eje mayor (SMA) en machos de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel para la estimación de la condición corporal individual.  $t$  = Correlación producto-momento de Pearson; CO = correlación con outliers; SO = correlación sin outliers;  $n$  = número de muestras; IC<sub>95%</sub> = Intervalos de Confianza al 95%. En negritas se resaltan las probabilidades significativas ( $p < 0.05$ ).

Sexo	Variables		Correlación de Pearson (CO; $n = 54$ )			Correlación de Pearson (SO; $n = 50$ )			Regresión SMA (LHC-Masa)	
			$R$	$t$	$p$	$R$	$t$	$p$	$R^2$	$p$
Machos	Longitud cabeza	Masa	0.7923	9.3647	<b>9.538e<sup>-13</sup></b>	0.7722	8.4190	<b>5.162e<sup>-11</sup></b>	0.8146	<b>3.432e<sup>-19</sup></b>
	Ancho cabeza		0.7949	9.4482	<b>7.109e<sup>-13</sup></b>	0.8175	9.8324	<b>4.391e<sup>-13</sup></b>	Pendiente ( $b_{SMA}$ )	IC <sub>95%</sub>
	Longitud hocico-cloaca		0.7519	8.2243	<b>5.638e<sup>-11</sup></b>	0.8678	12.097	<b>3.482e<sup>-16</sup></b>	2.9610	2.6140-3.3540
	Longitud cola		0.4232	3.3683	<b>0.001</b>	0.5384	4.4263	<b>5.508e<sup>-05</sup></b>	Intercepto	IC <sub>95%</sub>
	Longitud total		0.7062	7.1934	<b>2.433e<sup>-09</sup></b>	0.7748	8.4918	<b>4.019e<sup>-11</sup></b>	-3.2826	-4.7105 - -2.0220

**Tabla S3.** Correlaciones de Pearson ( $R$ ) y regresiones estandarizadas del eje mayor (SMA) en hembras de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel para el calculo de la condición corporal individual.  $t$  = Correlación producto-momento de Pearson; CO = correlación con outliers; SO = correlación sin outliers;  $n$  = número de muestras; IC<sub>95%</sub> = Intervalos de Confianza al 95%. En negritas se resaltan las probabilidades significativas ( $p < 0.05$ ).

Sexo	Variables		Correlación de Pearson (CO; $n=39$ )			Correlación de Pearson (SO; $n=35$ )			Regresión SMA (LHC-Masa)	
			$R$	$t$	$p$	$R$	$t$	$p$	$R^2$	$p$
Hembras	Longitud cabeza	Masa	0.6706	5.4986	<b>2.999e<sup>-06</sup></b>	0.7745	7.0335	<b>4.775e<sup>-08</sup></b>	0.6785	<b>1.220e<sup>-09</sup></b>
	Ancho cabeza		0.6306	4.9421	<b>1.687e<sup>-05</sup></b>	0.6740	5.2410	<b>9.061e<sup>-06</sup></b>	Pendiente ( $b_{SMA}$ )	IC <sub>95%</sub>
	Longitud hocico-cloaca		0.5792	4.3221	<b>0.0001</b>	0.8273	8.4595	<b>8.953e<sup>-10</sup></b>	2.8303	2.3184 - 3.4551
	Longitud cola		0.1193	0.7312	0.4693	0.4616	2.9890	<b>0.0053</b>	Intercepto	IC <sub>95%</sub>
	Longitud total		0.2955	1.8814	0.0678	0.6116	4.4403	<b>9.496e<sup>-05</sup></b>	-2.7912	-4.9023 - -1.0619

**Tabla S4.** Resumen de las pruebas  $Ch^2$  de las distribuciones más probable para las variables conductuales en *Ctenosaura similis* de Isla Cozumel. En negritas las probabilidades significativas ( $p < 0.05$ ).  $gl$  = grados de libertad,  $p$  = probabilidad.

Variables	Tipo de distribución	$Ch^2$	$gl$	$p$
Desplazamientos	Poisson	104.007	6	<b>&lt;0.001</b>
	Binomial negativo	5.960	5	0.310
	Normal	26.054	5	<b>&lt;0.001</b>
Forrajeos	Poisson	13.737	6	<b>0.033</b>
	Binomial negativo	2.985	5	0.702
	Normal	6.479	5	0.262
Sol	Poisson	19.720	6	<b>0.003</b>
	Binomial negativo	1.551	5	0.907
	Normal	3.944	5	0.557
Sombra	Poisson	19.720	6	<b>0.003</b>
	Binomial negativo	1.551	5	0.907
	Normal	3.944	5	0.557
Cabeceos	Poisson	684.234	6	<b>&lt;0.001</b>
	Binomial negativo	7.869	5	0.164
	Normal	20.919	5	0.084
Interacciones	Poisson	456.521	6	<b>&lt;0.001</b>
	Binomial negativo	7.522	5	0.185
	Normal	41.098	5	<b>&lt;0.001</b>

**Tabla S5.** Prueba del Equilibrio de Hardy-Weinberg para cada locus por localidad estudiada en *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel.  $p$ =valores de probabilidad con corrección de Benjamini y Hochberg,  $F_{IS}$ =Coeficiente de endogamia.

Locus	San Gervasio		Hotel Presidente		CBTIS	
	$F_{IS}$	$p$	$F_{IS}$	$p$	$F_{IS}$	$p$
Ctme216	-0.025	0.952	-0.289	1.000	0.087	0.872
Ctme201	0.029	0.952	-0.144	1.000	-0.134	1.000
Ctme419	-0.132	1.000	-0.111	1.000	-0.065	1.000
Ctme421	0.016	0.952	-0.142	1.000	0.100	0.872
Ctme404	0.024	0.369	0.002	1.000	-0.022	1.000
Ctme217	0.485	0.369	-	-	-	-
Ctme406	-0.082	0.984	0.174	1.000	0.125	0.872
Ctme427	-0.109	0.952	-0.133	1.000	-0.142	1.000
Ctme410	-0.044	0.952	0.049	1.000	0.056	0.872
Ctme221	-0.054	0.952	0.041	1.000	0.087	0.872
Ctme206	-0.158	1.000	-0.050	1.000	-0.020	1.000



**Tabla S6.** Valores del desequilibrio de ligamiento para todas las combinaciones de loci posibles de las localidades estudiadas en *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel.  $p$ =valores de probabilidad con corrección de Benjamini y Hochberg y S.E.=error estándar.

Pares de loci		San Gervasio		Hotel Presidente		CBTIS	
		$p$	S.E.	$p$	S.E.	$p$	S.E.
Ctme216	Ctme201	0.957	0.000	0.723	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme419	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme419	0.940	0.001	1.000	0.001	1.000	0.000
Ctme216	Ctme421	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme421	0.940	0.001	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme421	0.940	0.001	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme404	0.473	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme404	0.957	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme404	0.940	0.001	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme421	Ctme404	0.940	0.001	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme217	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme217	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme217	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme421	Ctme217	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme404	Ctme217	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme406	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme406	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme406	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme421	Ctme406	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme404	Ctme406	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme217	Ctme406	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme427	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme427	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme427	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.001
Ctme421	Ctme427	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme404	Ctme427	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme217	Ctme427	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme406	Ctme427	0.473	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme410	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme410	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.001
Ctme419	Ctme410	0.940	0.001	1.000	0.000	1.000	0.001
Ctme421	Ctme410	0.940	0.001	1.000	0.001	1.000	0.001
Ctme404	Ctme410	0.832	0.000	1.000	0.000	1.000	0.001
Ctme217	Ctme410	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme406	Ctme410	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme427	Ctme410	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme221	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000

Ctme201	Ctme221	0.473	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme221	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme421	Ctme221	0.815	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme404	Ctme221	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme217	Ctme221	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme406	Ctme221	0.940	0.000	0.723	0.000	1.000	0.000
Ctme427	Ctme221	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme410	Ctme221	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme216	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme201	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme419	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme421	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme404	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme217	Ctme206	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme406	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme427	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme410	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000
Ctme221	Ctme206	0.940	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000

**Tabla S7.** Frecuencias totales, promedios, desviaciones estándar y pruebas *U* de Mann-Whitney de cada conducta registrada en machos y hembras de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel. *n*=número de muestras por sexo; *W*=rango de Wilcoxon.

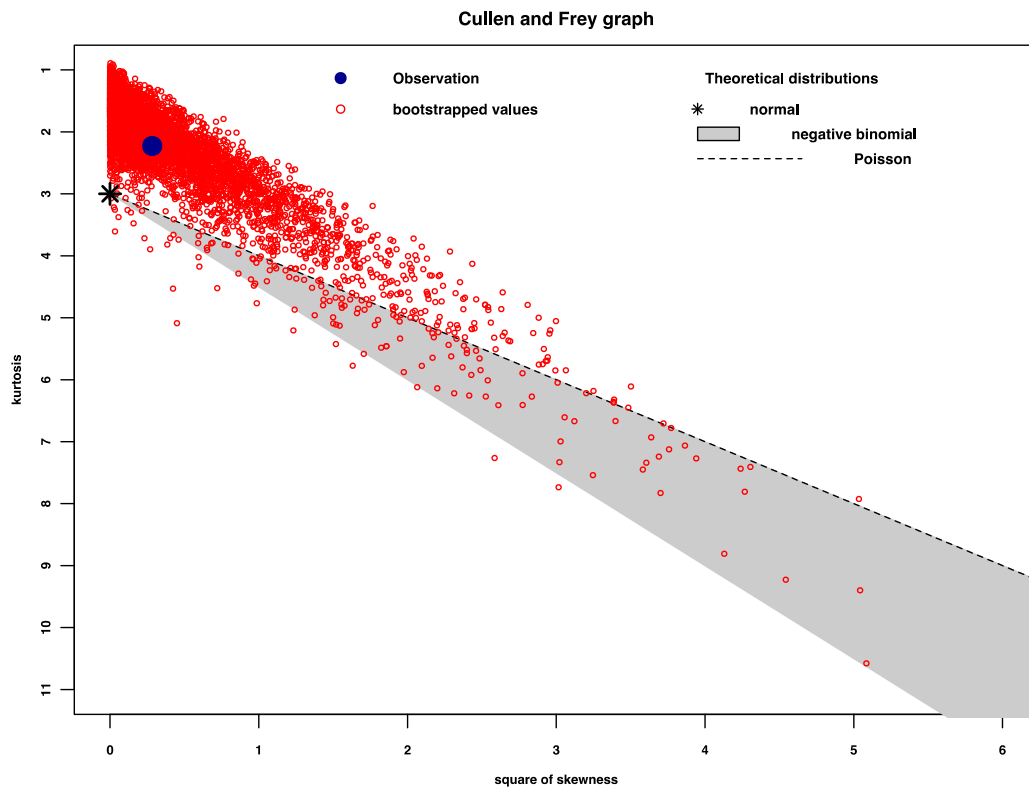
Variables conductuales	Frecuencias totales		Promedio ± Desviación estándar		Pruebas <i>U</i> de Mann-Whitney	
	Machos	Hembras	Machos ( <i>n</i> = 17)	Hembras ( <i>n</i> = 11)	<i>W</i>	<i>p</i>
<b>Sol</b>	71	72	4.177 ± 3.302	6.546 ± 5.854	111.5	0.407
<b>Sombra</b>	48	46	2.824 ± 2.555	4.182 ± 5.759	93.5	1.000
<b>Cabeceos</b>	98	24	5.765 ± 9.304	2.182 ± 2.714	81	0.561
<b>Desplazamientos</b>	106	69	6.235 ± 6.933	6.273 ± 7.824	90	0.887
<b>Forrajeos</b>	30	25	1.765 ± 1.954	2.273 ± 3.952	85.5	0.713
<b>Interacciones</b>	13	4	0.765 ± 1.522	0.364 ± 0.674	84	0.608

**Tabla S8.** Tipo de distribución de las variables de respuesta, modelos lineales generalizados y criterios de elección del modelo (AIC AICc, AICw) de la relación entre la morfología y la conducta en machos de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel. AIC=Criterio de Información de Akaike, AICc=Criterio de Información de Akaike corregido, AICw=Ponderación del Criterio de Información de Akaike.

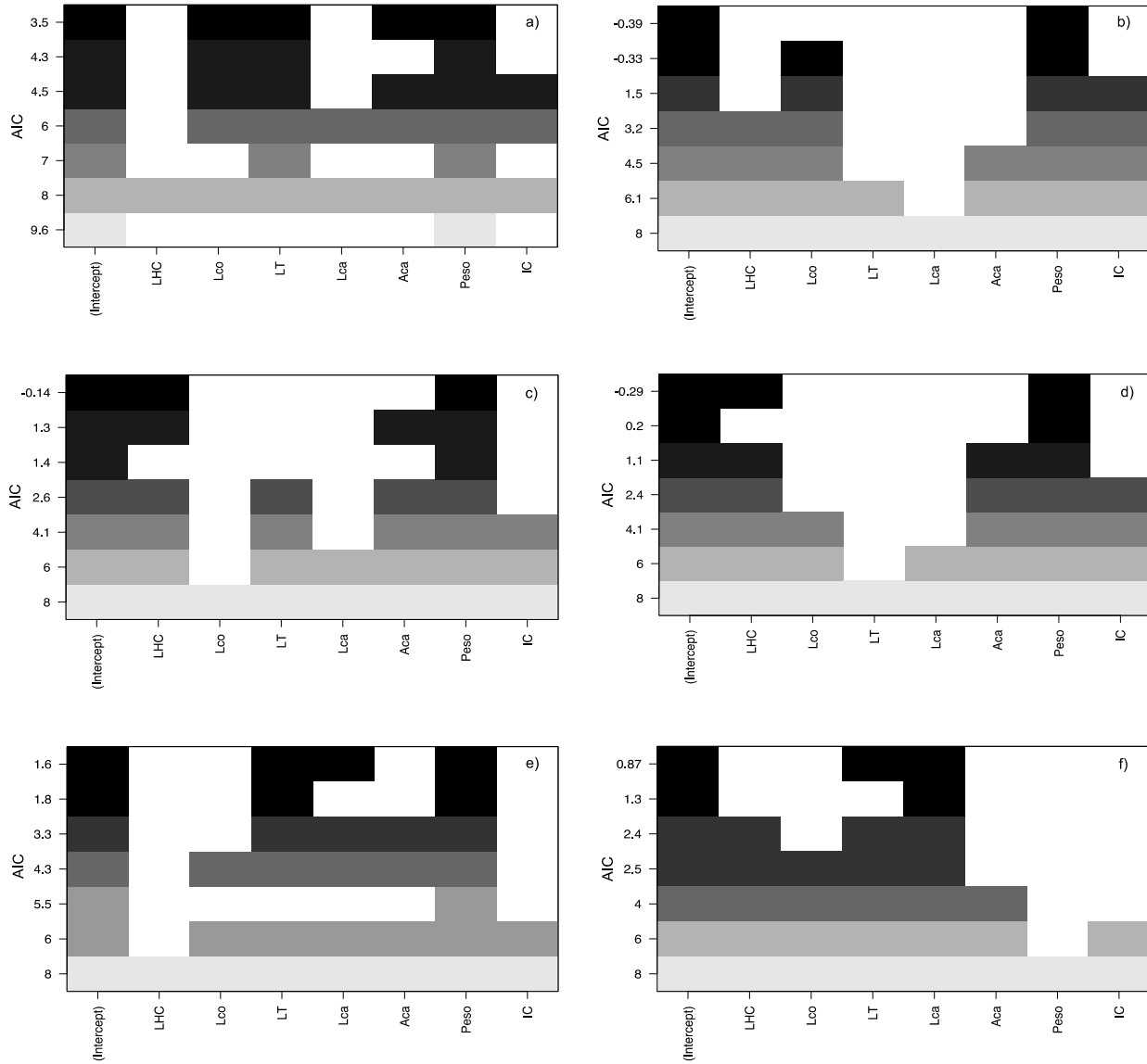
Tipo de distribución	Modelos		Elección de modelos			
	Variables de respuesta	Variables explicativas	AIC	AICc	AICw	
Poisson	Sol	Longitud cola	54.745	56.174	0.313	
		Logitud total				
		Ancho cabeza				
		Peso				
		Intercepto				
	Sol	Longitud cola	<b>54.522</b>	<b>55.452</b>	<b>0.449</b>	
		Longitud total				
		Peso				
		Intercepto				
	Sol	Longitud cola	54.676	56.724	0.238	
		Longitud total				
		Ancho cabeza				
		Peso				
		Condición corporal				
		Intercepto				
Poisson	Sombra	Peso	61.069	61.336	0.178	
		Intercepto				
	Sombra	Peso	<b>57.734</b>	<b>58.279</b>	<b>0.822</b>	
		Longitud cola				
Poisson	Cabeceos	Longitud hocico-cloaca	<b>90.937</b>	<b>91.482</b>	<b>0.685</b>	
		Peso				
		Intercepto				
	Cabeceos	Longitud hocico-cloaca	92.109	93.039	0.315	
		Peso				
		Ancho cabeza				
		Intercepto				
	Cabeceos	Peso	176.580	176.847	0.000	
		Intercepto				
	Poisson	Desplazamientos	Longitud hocico-cloaca	84.281	84.827	0.300
			Peso			
			Intercepto			
Normal	Desplazamientos	Longitud hocico-cloaca	87.479	88.409	0.050	
		Peso				

		Intercepto			
Poisson	Desplazamientos	Peso	109.736	110.003	0.000
		Intercepto			
Normal	Desplazamientos	Peso	89.583	90.129	0.021
		Intercepto			
Poisson	Desplazamientos	Longitud hocico-cloaca	<b>82.500</b>	<b>83.430</b>	<b>0.603</b>
		Peso			
		Ancho cabeza			
		Intercepto			
Normal	Desplazamientos	Longitud hocico-cloaca	88.285	89.713	0.026
		Peso			
		Ancho cabeza			
		Intercepto			
Poisson	Forrajeos	Longitud total	<b>31.011</b>	<b>31.941</b>	<b>0.525</b>
		Longitud cabeza			
		Peso			
		Intercepto			
	Forrajeos	Longitud total	31.596	32.141	0.475
		Peso			
Intercepto					
Poisson	Interacciones	Longitud total	15.514	16.060	0.434
		Longitud cabeza			
		Intercepto			
Normal	Interacciones	Longitud total	22.535	23.466	0.011
		Longitud cabeza			
		Intercepto			
Poisson	Interacciones	Longitud cabeza	<b>15.326</b>	<b>15.593</b>	<b>0.549</b>
		Intercepto			
Normal	Interacciones	Longitud cabeza	24.013	24.558	0.006
		Intercepto			

## Figuras



**Figura S1.** Ejemplo de la grafica de las distribuciones más probables para la conducta sol en *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel. El punto azul indica la posición de los datos, los puntos rojos son los valores de los datos obtenidos por bootstrap (5000). En el lado superior derecho se indican las distribuciones más probables. Los resultado de las distribuciones fue similar en las diferentes variables donde se empleó este análisis.



**Figura S2.** Variables morfológicas y condición corporal de mayor influencia sobre las conductas estudiadas en machos de *Ctenosaura similis* en Isla Cozumel. Los recuadros más oscuros indican mayor importancia sobre la variable de respuesta y los más claros una menor importancia. En el eje “x” se representan las variables explicativas y el en eje “y” los valores de AIC para cada combinación. Sol (a), sombra (b), cabeceos (c), desplazamientos (d), forrajeos (e) e interacciones (f).

## Conclusiones

- Se identificaron tres grupos genéticos con valores bajos de diferenciación, resultado que puede estar relacionado con la conducta de este iguánido, ya que los adultos mantienen cierta fidelidad a un microhábitat si en éste tienen cubiertos sus requerimientos de sobrevivencia y reproducción. Ello reduce el movimiento de individuos entre sitios y el flujo génico a lo largo de la isla.
- La diversidad genética de *C. similis* en la isla mostró valores intermedios y baja relación de parentesco entre individuos dentro de los grupos. Se sugiere que tanto la capacidad que tienen los individuos de reconocer conspecíficos familiares, así como el propio sistema de apareamiento —donde en cada época reproductiva hay un recambio de individuos dominantes debido a encuentros agonísticos—, permite mantener dichos niveles de diversidad y nula endogamia en *C. similis* en Isla Cozumel.
- Se confirmó la existencia de dimorfismo sexual en *C. similis*, encontrando que los principales caracteres que lo determinan en Isla Cozumel son la longitud cabeza y la longitud de la cola, donde en promedio el porcentaje de diferenciación en esta especie es de 31%. Así, sugerimos que el dimorfismo sexual corporal podría ser direccionado por selección sexual resultado de la competencia entre machos por las hembras, lo cual es más evidente en especies territoriales y agresivas.
- Se encontró que los individuos con una longitud total o LHC mayores fueron los que presentaron mayor actividad dentro de su hábitat, tendencia que fue contraria cuanto mayor peso tuvieran los individuos. La tendencia positiva puede asociarse con la jerarquía de los individuos, pues aquellos de mayor longitud son los que dominaron los mejores territorios en su microhábitat. Por otro lado, la tendencia negativa puede estar asociada con los sitios urbanos donde habitan, ya que al tener mayor disponibilidad de alimento, los individuos se muevan menos y tienen mayor peso corporal.
- Los machos presentaron una relación positiva con el índice de tamaño corporal y el número de hembras, pero una relación negativa con la condición corporal. Esta última puede asociarse con la longevidad, ya que estas iguanas continúan creciendo mucho tiempo después de haber alcanzado la madurez sexual. Así, los individuos con las proporciones morfológicas más grandes pueden, en un momento dado, ser los más viejos pero no los más exitosos. Finalmente, las longitudes corporales mayores pueden ser una señal honesta de la capacidad para mantener buenos territorios principalmente en los individuos que son jóvenes vigorosos.

- La urbanización y la interacción iguana-humano pueden tener un efecto negativo sobre *C. similis* en Isla Cozumel, con diversas consecuencias como incremento de la estructuración genética, menor flujo génico y potencial reducción de la diversidad genética, resultado de la fragmentación del hábitat y disminución de la densidad poblacional. Asimismo, el tener una mayor disponibilidad de alimento, como sucede en los grupos localizados en la escuela y el hotel, resulta en una menor movilidad y mayor peso corporal en este iguánido.

### Referencias generales

- Arriaga A. 2003. *Aspectos generales de la ecología de la Iguana negra Ctenosaura similis (Iguanidae) de Isla Contoy, Quintana Roo* (Bachelor Thesis). Estado de México: UNAM.
- Buckley LJ, de Queiroz K, Grant TD, Hollingsworth BD, Iverson JB, Pasachnik SA, Stephen CL. 2016. A checklist of the iguanas of the world (Iguanidae; Iguaninae). *Herpetological Conservation and Biology* 11: 4-46.
- Burger J, Gochfeld M. 1991. Burrow site selection by black iguana (*Ctenosaura similis*) Palo Verde, Costa Rica. *Journal of Herpetology* 25: 430-435.
- Etheridge R. 1964. The skeletal morphology and systematic relationships of sceloporine lizards. *Copeia* 1964: 610-631.
- Fitch HS, Henderson RW. 1978. Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*. *University of Kansas Science Bulletin* 51: 483-500.
- Gier PJ. 1997. *Iguanid mating systems: ecological causes and sexual selection consequences* (Doctoral Thesis). Oklahoma: University of Oklahoma.
- Gutsche A, Köhler F. 2008. Phylogeography and hybridization in *Ctenosaura* species (Sauria, Iguanidae) from Caribbean Honduras: insights from mitochondrial and nuclear DNA. *Zoosystematics and Evolution* 84: 245-253.
- Hanley KA, Elliott ML, Stamps JA. 1999. Chemical recognition of familiar vs. unfamiliar conspecifics by juvenile iguanid lizards, *Ctenosaura similis*. *Ethology* 105: 641-650.
- Hasbún CR, Gómez A, Köhler G, Lunt DH. 2005. Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status and conservation. *Molecular Ecology* 14: 3095-3107.
- Henderson RW. 1973. Ethoecological observations of *Ctenosaura similis* (Sauria: Iguanidae) in British Honduras. *Journal of Herpetology* 7: 27-33.
- Hoffmann M, Hilton-Taylor C, Angulo A, Böhm M, Brooks TM, Butchart SHM, Carpenter KE, Chanson J, Collen B, Cox NA, et al. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330: 1503-1509.
- Hollingsworth BD. 2004. The evolution of iguanas: an overview of relationships and a checklist of species. In: Alberts AC, Carter RL, Hayes WK, Martins EP, eds. *Iguanas: Biology and conservation*. Berkeley: University of California Press, 19-44.
- Köhler G. 1996. Notes on the systematic status of the taxa *acanthura*, *pectinata*, and *similis* of the genus *Ctenosaura* (Reptilia: Sauria: Iguanidae). *Senckenbergiana Biologica* 30: 33-43.
- Malone CL, Reynoso VH, Buckley LJ. 2017. Never judge an iguana by its spines: systematics of the Yucatan spiny tailed iguana, *Ctenosaura defensor* (Cope, 1866). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 115: 27-39.
- Morrison SF, Biciloa P, Harlow PS, Keogh S. 2013. Spatial ecology of the critically endangered Fijian crested iguana, *Brachylophus vitiensis*, in an extremely dense population: implications for conservation. *PLoS ONE* 8: e73127.



- Naccarato AM, Dejarnette JB, Allman P. 2015. Successful establishment of a non-native species after an apparent single introduction event: investigating ND4 variability in introduced black spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura similis*) in southwestern Florida. *Journal of Herpetology* 49: 230-236.
- Ozturk H. 2015. *Phylogeographic study of Ctenosaura similis* (Master's Thesis). Rochester Institute of Technology, Rochester, United States.
- Pasachnik SA, Fitzpatrick BM, Near TJ, Echternacht AC. 2009. Gene flow between an endangered endemic iguana, and its wide spread relative, on the island of Utila, Honduras: when is hybridization a threat? *Conservation Genetics* 10: 1247-1254.
- Pasachnik SA, Echternacht AC, Fitzpatrick BM. 2010. Gene trees, species and species trees in the *Ctenosaura palearis* clade. *Conservation Genetics* 11: 1767-1781.
- Ramírez-Bautista A, Arizmendi MC. 2004. *Ctenosaura similis*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Proyecto W013. México. D.F.
- Sites JW, Davis SK, Guerra T, Iverson JB, Snell HL. 1996. Character congruence and phylogenetic signal in molecular and morphological data sets: A case study in the living iguanas (Squamata, Iguanidae). *Molecular Biology and Evolution* 13: 1087-1105.
- Torres-Carvajal O. 2007. Heterogeneous growth of marginal teeth in the black iguana *Ctenosaura similis* (Squamata: Iguania). *Journal of Herpetology* 41: 528-531.
- Wiens JJ, Hollingsworth BD. 2000. War of the iguanas: conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards. *Systematic Biology* 49: 143-159.