



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

COLORACIÓN EN MACHOS DE *Sceloporus aeneus*
(SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE):
AGRESIVIDAD Y ELECCIÓN FEMENINA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
PRESENTA:

M. EN CARN. JUAN MANUEL CARMEN CRISTÓBAL



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO**



FACULTAD DE CIENCIAS

**COLORACIÓN EN MACHOS DE *Sceloporus aeneus*
(SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDADE):
AGRESIVIDAD Y ELECCIÓN FEMENINA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
PRESENTA:

M. EN CARN. JUAN MANUEL CARMEN CRISTÓBAL

COMITÉ TUTORAL:

DRA. MARÍA DE LOURDES RUIZ GÓMEZ (TUTOR ACADÉMICO)

DRA. LILIANA D'ALBA ALTAMIRANO (TUTOR ADJUNTO)

DRA. CARLA GARCÍA MORALES (TUTOR ADJUNTO)

ÍNDICE

DEDICATORIA	7
AGRADECIMIENTOS	8
RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN GENERAL	11
JUSTIFICACIÓN	15
HIPÓTESIS	15
OBJETIVOS	16
METODOLOGÍA GENERAL DEL ESTUDIO	16
CAPÍTULO 1	20
COLORACIÓN EN MACHOS DE <i>SCELOPORUS AENEUS</i>	20
INTRODUCCIÓN	20
OBJETIVOS	27
HIPÓTESIS	27
MATERIAL Y MÉTODO	27
RESULTADOS	30
DISCUSIÓN	35
CONCLUSIONES	38
CAPÍTULO 2	39
AGRESIVIDAD ENTRE MORFOTIPOS DE COLORACIÓN DE MACHOS DE <i>SCELOPORUS AENEUS</i>	39

INTRODUCCIÓN	39
OBJETIVOS	46
HIPÓTESIS	47
MATERIAL Y MÉTODO	48
RESULTADOS	51
DISCUSIONES	58
CONCLUSIONES	62
CAPÍTULO 3	64
ELECCIÓN FEMENINA DE LA LAGARTIJA <i>SCELOPORUS AENEUS</i>	64
INTRODUCCIÓN	64
OBJETIVOS	67
HIPÓTESIS	68
MATERIAL Y MÉTODO	68
RESULTADOS	72
DISCUSIONES	76
CONCLUSIONES	79
CAPÍTULO 4	80
ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE LA LAGARTIJA POLIMÓRFICA <i>SCELOPORUS AENEUS</i>	80
INTRODUCCIÓN	80
OBJETIVOS	83
HIPÓTESIS	83

METODOLOGÍA	83
RESULTADOS	85
DISCUSIONES	93
CONCLUSIONES	97
CAPÍTULO 5	98
DISCUSIONES GENERALES	98
CONCLUSIONES GENERALES	100
LITERATURA CITADA	101

RESUMEN

La convivencia entre individuos de una misma especie y el hecho de compartir espacio, alimento u otros recursos conlleva a conflictos de interés entre los miembros de un grupo y los enfrentamientos son la forma más común de resolver las preferencias en la explotación de los recursos. En distintos vertebrados como aves y lagartijas, las manchas coloridas y visibles se han desarrollado para indicar la capacidad de lucha de los individuos; y de forma similar, la coloración polimórfica en lagartijas puede ser importante en señalizaciones intrasexuales e intersexuales como en la elección de pareja. En este estudio se evaluó la relación de la coloración con algunos aspectos conductuales en la lagartija *Sceloporus aeneus*. Se midió la coloración RGB y porcentaje de reflectancia espectral en machos; además, se realizaron observaciones de la conducta agresiva en tres morfotipos de coloración. Aunado a ello, se evaluó la preferencia de las hembras por los morfotipos de coloración. Alternativamente, se realizaron muestreos mensuales de captura-marcaje-recaptura, para conocer aspectos demográficos y biológicos de la especie. Se encontraron diferencias significativas en la coloración lateral entre los machos de *S. aeneus*, en donde los machos de color amarillo tienen el tono y brillo más alto; sin embargo, para la coloración ventral no difiere entre morfotipos. Se visualiza una variación en la coloración ventral durante la temporada de reproducción. Para las interacciones agonistas entre machos, los despliegues agresivos observados con mayor frecuencia fueron *push-ups*, comprensiones laterales y el abultamiento de garganta; se encontraron diferencias significativas para los despliegues visuales entre los morfotipos ($H_{2,24} = 6.21$ $p=0.04$), donde los machos anaranjados presentan las frecuencias más bajas que los amarillos ($U=1806.5$ $p=0.041$). Asimismo, se encontró variación mensual de las conductas agresivas durante la temporada de reproducción ($p<0.05$). No se observa asociación entre las conductas agresivas y la coloración lateral de los machos; sin embargo, existe una asociación débil con el tamaño y la saturación del abdomen. Por otra parte, no existe alguna evidencia de que las hembras de *Sceloporus aeneus* tengan alguna preferencia por algún morfotipo de color de los machos; sin embargo, si hay variación de la conducta durante la temporada de reproducción, en donde al inicio de la temporada se muestran mayor número de conductas ($p<0.05$). Finalmente, los machos grises son los más abundantes

durante la temporada de reproducción (46.8%), mientras que los machos anaranjados y amarillos tuvieron similar abundancia (28.3% y 24.8% respectivamente). No se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables morfométricas examinadas por morfotipo ($p>0.05$).

El polimorfismo podría estar asociado con la variación en los niveles de agresividad como en otros miembros de la familia Phrynosomatidae. Sin embargo, en este caso, los machos anaranjados presentan menos despliegues, mientras que los machos grises y amarillos se comportan de manera similar. Aunado a ello, se observó una variación mensual en la agresividad donde abril y mayo son los meses con mayores niveles de agresividad los cuales coinciden con la máxima actividad testicular reportada para la especie por lo que los individuos deben asegurar el acceso a los recursos. En *S. aeneus*, las diferencias en la proporción de morfotipos de coloración podría ser evidencia de selección dependiente de frecuencias (selección apostática). Si bien, las frecuencias de los morfotipos anaranjados y amarillos son bajas en la población, las fluctuaciones en su frecuencia entre generaciones pueden estar asociadas directamente con la obtención de cópulas. Por otra parte, los resultados respaldan que en Phrynosomátidos no hay una asociación consistente entre la conducta y la morfología, sugiriendo que la evolución de estos rasgos no está estrechamente unida y que la coloración corporal es el resultado de un conjunto de procesos complejos que incluyen la morfogénesis del desarrollo, los mecanismos fisiológicos, las compensaciones (por ejemplo, la asignación de energía al sistema inmunitario o la deposición de pigmento), los perfiles hormonales e incluso factores externos como la temperatura y la cantidad y la calidad de los recursos alimentarios. Por lo tanto, la coloración debe examinarse de manera integradora, centrándose en múltiples correlaciones fenotípicos putativos en lugar de características únicas. Sin embargo, los resultados sugieren que el polimorfismo de coloración en esta especie suele funcionar como una señal de estatus o capacidad de lucha en los conflictos de las interacciones agonistas que podría estar relacionado con las estrategias de apareamiento; en el cual, la agresividad está determinada básicamente por exhibición de despliegues en los meses de reproducción.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las interacciones entre individuos de esta o distintas especies frecuentemente se determinan mediante la comunicación. En términos generales, esta se define como el fenómeno a través del cual un individuo entrega información o mensajes, por medio de señales o exhibiciones; está especialmente diseñada para modificar el comportamiento de los receptores de la información. Las señales de comunicación pueden ayudar a los animales a evitar la depredación, encontrar pareja, establecer dominancia, defender un territorio, coordinar el comportamiento del grupo y brindar cuidados a sus crías (López *et al.*, 2003; Labra, 2008; Goodlett y Stephenson, 2019).

Debido a la diversidad sensorial, diferentes animales se comunican con una amplia gama de estímulos, conocidos colectivamente como señales. Las señales más comunes son: señales químicas (feromonas), señales auditivas (sonidos), señales visuales (despliegues) y señales táctiles (contactos). En la naturaleza, los vertebrados han desarrollado atributos fenotípicos como cantos, ornamentos y coloraciones brillantes; características que pueden ser explicadas por la selección natural; sin embargo, comúnmente suelen ser explicadas por selección sexual ya que son características que desarrollan los individuos para atraer al sexo opuesto. Actualmente se ha reportado que, en reptiles la comunicación depende principalmente de señales visuales y químicas y en menor grado, de las señales acústicas (Martins, 1994; López y Martín, 2003). Sin embargo, los animales se basan en diferentes canales sensoriales para comunicarse (Labra, 2008). Estas diferencias se deben a que la utilidad de cada canal sensorial depende de las restricciones impuestas por el ambiente de la especie y de la habilidad de percepción de dicha señal. Dentro de los límites impuestos por el hábitat, el camino en el cual las señales evolucionan resulta de una selección para incrementar su efectividad para alterar el comportamiento de los receptores (Martins, 1994; Labra, 2008).

Los animales también utilizan una gran variedad de señales para comunicar aspectos de su condición social o reproductora (Andersson, 1994). Por ejemplo, los colores pueden ser muy vistosos cuando sirven como marcas de reconocimiento o señales de aviso, o pueden ser crípticos cuando se utilizan como camuflaje (Stuart-Fox

et al., 2003; Stuart-Fox y Johnston, 2005). En muchos vertebrados como aves y lagartijas, manchas coloridas y visibles se han desarrollado para indicar la capacidad de lucha de los individuos (Abalos *et al.*, 2016). En particular, la coloración conspicua es una señal visual importante que se ha estudiado en una amplia variedad de taxa y bajo varios contextos conductuales incluyendo la elección de pareja, competencia entre individuos del mismo sexo y también en la identificación de especies (Cooper y Greenberg, 1992; Stuart-Fox y Johnston, 2005).

En reptiles, la comunicación mediante señales cromáticas está altamente desarrollada especialmente en saurios; los colores llamativos de los machos se exhiben principalmente durante los despliegues sexuales y agresivos (Cooper y Greenberg 1992). Por otra parte, la coloración polimórfica en lagartijas puede ser importante en señalizaciones intrasexuales e intersexuales durante la elección de pareja (Hamilton y Sullivan, 2005; Pryke y Griffitch, 2006; Stephenson, 2010). Por ejemplo, en la lagartija *Uta stansburiana* se ha distinguido una estrategia evolutivamente estable; denominada ‘piedra, papel o tijera’, la cual explica cómo diferentes morfotipos de coloración se mantienen en los individuos. En esta especie la defensa de territorios depende de un polimorfismo en la coloración gular que se expresa cuando los individuos maduran sexualmente y que está relacionada con algunos patrones conductuales (Sinervo y Lively, 1996). Este proceso genera una dinámica de selección dependiente de las frecuencias fenotípicas, por lo que conocer la abundancia de cada morfotipo es importante, ya que la frecuencia relativa de los morfotipos puede fluctuar a corto plazo para mantener ciclos estables y dinámicos en una ventana temporal mayor (Sinervo y Lively, 1996).

El eje central de este estudio se basa principalmente en la coloración sexual de los machos de la lagartija ovípara *Sceloporus aeneus*; por lo que la tesis está dividida en 4 capítulos. En el capítulo 1: “Coloración en machos de *Sceloporus aeneus*”, se describe la coloración de los machos a través de la fotografía digital (RGB) y a través de la espectrofotometría (% de reflectancia), además, la variación mensual durante la temporada de reproducción. Para el capítulo 2: “Agresividad entre los morfotipos de coloración de machos de *Sceloporus aeneus*”, se comparan las conductas agresivas (despliegues visuales y contactos físicos) entre los morfotipos de coloración y su

variación mensual durante la temporada de reproducción; así como la relación entre las conductas agresivas y la coloración de los machos. Para el capítulo 3: “Elección femenina de la lagartija *Sceloporus aeneus*”, se muestra la preferencia de las hembras por los machos de cada morfotipo de color y la variación mensual de esta durante la temporada de reproducción. Finalmente, el capítulo 4: “Aspectos demográficos de la lagartija polimórfica *Sceloporus aeneus*”, aborda la estructura poblacional, densidad poblacional y proporción de morfotipos, así como la comparación morfológica entre sexos y entre morfotipos de color.

Generalidades de *Sceloporus aeneus*

Sceloporus aeneus es un lacertilio conocido comúnmente como lagartija espinosa llanera o llanerita que habita en zonas abiertas de pastizales alpinos, con presencia de pastos amacollados de los géneros *Festuca*, *Calamagrostis* y *Eryngium*, bosques de pino, matorrales, áreas rocosas y fisuras (Canseco-Márquez *et al.*, 2007). Es una especie endémica cuya distribución se restringe a la Faja Volcánica Transmexicana, encontrándose en los Estados de Michoacán, Tlaxcala, Morelos, Puebla Hidalgo, Querétaro, Estado de México y Ciudad de México; en altitudes que van desde los 1850 hasta los 3600 msnm (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2006; Canseco-Márquez *et al.*, 2007).

S. aeneus presenta su coloración dorsal con patrones punteados de color negro y dos líneas de color amarillo que recorren los costados del cuerpo, que se unifican en la base de la cola, o bien pueden carecer de ese patrón y sólo tener un color café oscuro con un par de líneas en la región lateral. Asimismo, es distintivo de esta especie una mancha negra con el centro azul en ambos lados del cuello. Son sexualmente dimórficas, la coloración es más vistosa en los machos los cuales muestran tonalidades azules en abdomen y con rayas muy delgadas de color negro en la zona gular (Figura 1) y también presentan distintos patrones de coloración lateral (amarillo, anaranjado y gris) al alcanzar la madurez sexual (Figura 2).

Es una especie ovípara, con actividad reproductora estacional (marzo-junio), donde las hembras y los machos maduran sexualmente cuando alcanzan los 45 mm de LHC (Manríquez-Morán *et al.*, 2013; Hernández-Gallegos *et al.*, 2014).

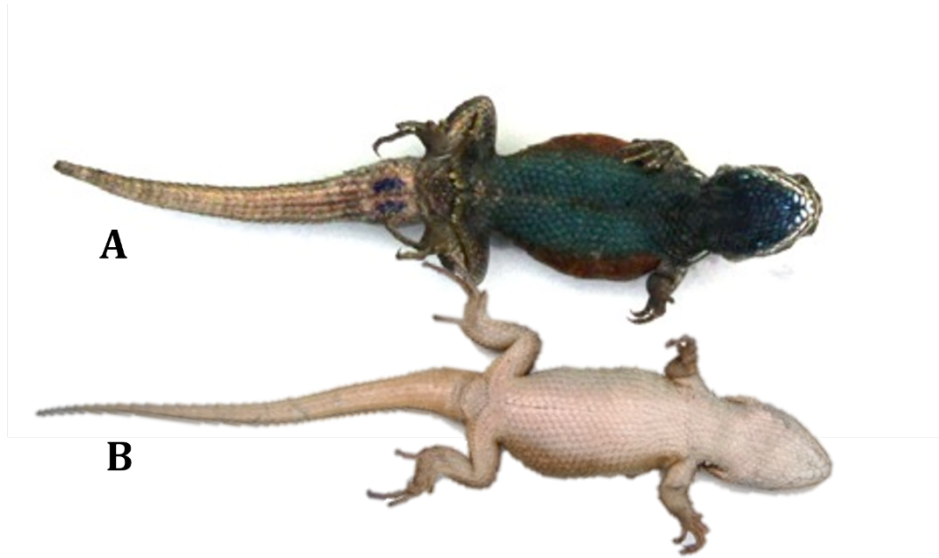


Figura 1. Dimorfismo sexual mostrado en *Sceloporus aeneus*. **A** representa a un macho adulto con coloración ventral azul. **B** representa a una hembra adulta con ausencia de color ventral.



Figura 2. Machos sexualmente maduros de *Sceloporus aeneus* mostrando los tres morfotipos de coloración: gris, anaranjado y amarillo. Los individuos fueron colectados en la localidad de Zaragoza en Calimaya Estado de México, el 28/04/2016.

JUSTIFICACIÓN

Estudios poblacionales en reptiles son de gran importancia para la conservación de estos vertebrados en el medio natural, donde distintos trabajos se han enfocado en el papel de la coloración en las interacciones con otros individuos. Sin embargo, son pocos los estudios que abordan el papel del polimorfismo en las interacciones inter e intraespecíficas. Es por ello que estudios como este, son de vital importancia ya que ayudarán a comprender cómo la respuesta conductual de los individuos está influenciada por la coloración de los machos y entender el papel de la coloración dentro de las interacciones sociales y en conjunto al conocimiento biológico actual de la especie, se sentarán las bases para establecer futuras propuestas de manejo y conservación y así potencialmente, emplear a esta especie como modelo para estudios de dominancia social y coloración en otros saurios.

Debido a los pocos estudios que existen sobre la coloración sexual entre los fenotipos de lagartijas mexicanas se planteó la siguiente pregunta general de Investigación:

¿Cuál es el papel de la coloración de los machos de *Sceloporus aeneus* dentro de las interacciones sociales y la dinámica poblacional en Calimaya, Estado de México?

HIPÓTESIS

Los machos de *Sceloporus aeneus* presentarán variaciones asociadas a la frecuencia de los fenotipos, dichas variaciones estarán asociadas a diferencias en coloración (RGB y UV), atributos morfológicos, historia de vida, agresividad y dominancia.

OBJETIVOS

General

- Determinar la coloración, las interacciones conductuales agonistas y la elección femenina en *Sceloporus aeneus*.

Particulares

- Determinar la coloración de los machos (por espectrometría y fotografía) por cada morfotipo.
- Analizar la conducta agonista entre machos.
- Evaluar la preferencia de las hembras por la coloración de los machos.
- Conocer la dinámica poblacional de los morfotipos de coloración.

METODOLOGÍA GENERAL DEL ESTUDIO

Área de estudio

La zona de estudio se encuentra en el Municipio de Calimaya, Estado de México. En la zona se determinaron dos sitios de colecta: “Villas del Campo” donde los ejemplares colectados se utilizaron para analizar la conducta y coloración de los individuos y “Zaragoza de Guadalupe”, localidad donde se evaluó la dinámica poblacional por morfotipo de coloración.

Villas del Campo se encuentra a una altitud de 2600 msnm entre las coordenadas 19° 08' 44.3" N y 99° 34' 56.6" O. Es una zona de pastizales del género *Festuca* y *Muhlenbergia* rodeada por campos de cultivo y cercana a conjuntos habitacionales. El clima predominante es templado lluvioso, con lluvias predominantes en verano. La sequía abarca de noviembre a abril mientras que los meses de lluvia son de mayo a agosto, con precipitaciones que van de los 800 a los 900 mm. La temperatura media anual varía entre los 12°C y 14°C (INAFED, 2010).

Por otro lado, Zaragoza de Guadalupe se encuentra a 2967 msnm entre las coordenadas 19° 14' 53.5" N y 99° 40' 20.3" O, es una zona de pastizales representadas principalmente por las gramíneas: *Calamagrostis tolucensis*, *Festuca tolucensis*, *Muhlenbergia quadridentata*, *M. montana*, *M. mocrura* y *Piptochaetium*, las cuales son útiles para el pastoreo de animales domésticos (Camacho-Sanabria *et al.*, 2015). Es un área rodeada de bosque de pino-encino y zonas de cultivo. Su clima es templado con lluvias en verano y presenta una temperatura media anual que fluctúa entre los 12° C y los 14° C (INAFED, 2010).

Colecta de individuos

Se realizaron recorridos oportunistas, donde al visualizar las lagartijas se colectaron manualmente, se colocaron en bolsas de manta, fueron etiquetados y posteriormente analizadas. 224 individuos machos adultos fueron transportados al laboratorio de Ecología y Conducta de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma del Estado de México donde se mantuvieron en cautiverio. Los individuos de la población de Zaragoza se analizaron inmediatamente *in situ*.

A cada individuo se le midió con un vernier, al milímetro más cercano, la longitud hocico cloaca; ancho, largo y alto de la cabeza; distancia interaxilar; longitud del fémur; y largo de la cola. Además, las lagartijas se pesaron (g) con ayuda de una balanza y se fotografiaron bajo condiciones estandarizadas (ver más adelante). Para los datos de demografía, además de morfología corporal se registró fecha de colecta, sexo, morfotipo, estadio y condición reproductora.

Una vez finalizada la toma de datos, cada individuo se marcó permanentemente por ectomización de falanges, lo cual no afecta la supervivencia o motricidad de los individuos (Lemos-Espinal *et al.*, 2005) pero permite su identificación evitando la pseudoreplicación a lo largo del estudio. Posteriormente, los individuos fueron regresados al sitio donde se capturaron (aproximadamente dos semanas después de su captura para los de análisis conductual e inmediatamente los utilizados para de demografía).

La coloración se cuantificó en 219 individuos machos (de los 224 colectados) con el software *Adobe PhotoShop* en términos RGB (Siglas de *Red*, *Green* y *Blue*), y posteriormente se convirtió al sistema HSB (Tono, Saturación y Brillo) para su análisis (Sacchi *et al*, 2013). Así mismo, la cuantificación del color se complementó con la medición de la reflectancia en un rango de longitud de onda de 380 – 700 nm para abarcar la totalidad de longitud de onda que las lagartijas diurnas pueden percibir (Pérez i de Lanuza *et al.*, 2014), de 15 machos adultos (5 individuos por morfotipo) que fueron sacrificados por decapitación, basándose en la NOM-033-SAG/ZOO-2014. Las muestras de piel se fijaron en una solución de glutaraldehído (tiene una alta capacidad para preservar la estructura celular puesto que es capaz de entrelazar el tejido más fuertemente que otros aldehídos, por lo que es el fijador de referencia para observación de ultraestructuras celulares) y posteriormente se prepararon para espectroscopía y microscopía en el Departamento de Biología, Unidad de Ecología Terrestre de la Universidad de Gante en Bélgica siguiendo el protocolo de Shawkey y colaboradores (2003).

Análisis estadísticos

Se usó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para examinar la normalidad de los datos de conducta y coloración, debido a los resultados obtenidos con distribución no normal se decidió usar pruebas no paramétricas ($p < 0.05$). Los análisis de conducta y coloración RGB se realizaron con el paquete estadístico SPSS Statistics v21, a un nivel de confianza del 95% y para la coloración UV, se utilizó el programa R con ayuda del paquete PAVO.

Coloración

Para determinar si las categorías de los morfotipos fueron asignadas correctamente (gris, amarillo, anaranjado), se utilizaron los valores HSB (tono, saturación y brillo) de la región lateral de las lagartijas, para el cual se realizó un Análisis de Componentes Principales. Para evaluar las diferencias de color obtenida por fotografía y por espectrometría entre los morfotipos y la época de reproducción, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para cada región del cuerpo y una prueba de U Mann Whitney para comparar entre pares.

Conducta

Además, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para comparar las puntuaciones de los contactos físicos y los despliegues visuales entre el morfotipo y la temporada de reproducción, así como la U de Mann Whitney para determinar si existen diferencias entre pares. Por otro lado, para comparar si los individuos difieren en agresividad entre morfotipos en los enfrentamientos, se utilizó una U de Mann Whitney. Para identificar una posible asociación entre la coloración (tono, saturación y brillo) y la LHC con agresividad (es decir, contactos físicos o despliegues visuales) se llevó a cabo la prueba de correlación de rango de Spearman. Para determinar la preferencia de las hembras se usaron modelos lineales mixtos generalizados, que incluyeron la identidad de la hembra como una variable aleatoria ya que se evaluó la respuesta de cada hembra ante tres tratamientos diferentes (macho amarillo, gris y anaranjado). Además, las variables respuesta (acercamientos, despliegues de aceptación y rechazos) tuvieron una distribución tipo Poisson y se utilizó la función de enlace log.

Demografía

Referente a los datos de demografía, estos fueron analizados con ayuda de Excel, para el cual se utilizó el modelo Jolly-Seber, calculando la probabilidad de captura, número de individuos marcados en riesgo de ser recapturados, población total, tasa de sobrevivencia y densidad. Para morfología, los datos se normalizaron aplicando el logaritmo natural (\ln) y para evaluar el dimorfismo sexual se aplicó una prueba de t-student; para comparar entre morfotipos se aplicó una ANOVA y posteriormente una prueba de Tukey entre pares.

CAPÍTULO 1

COLORACIÓN EN MACHOS DE *Sceloporus aeneus*

INTRODUCCIÓN

La coloración de los animales es uno de los atributos más conspicuos en la naturaleza y está fuertemente asociada a diferentes aspectos conductuales (Cooper y Greenberg, 1992; Andersson, 1994), ya que suele influir en el desempeño y en la adecuación de los individuos (Andersson, 1994; Caro y Koneeru, 2021). En las lagartijas, se ha demostrado que varias señales de color transmiten información sobre la dominancia y la capacidad de lucha de los machos en confrontaciones intrasexuales (Baird *et al.*, 2013; Olsson *et al.*, 2013). Por ejemplo, en la lagartija australiana *Chlamydosaurus kingii*, el color basado en carotenoides actúa como una señal confiable de la capacidad de lucha y los machos con colores más brillantes son dominantes en las competencias diádicas con igual tamaño (Hamilton *et al.*, 2013). De manera similar, la investigación sobre *Anolis* ha demostrado que pliegues gulares con colores brillantes juegan un rol comunicativo importante en varios contextos, incluidos la competencia entre machos (Simon, 2011).

Con el objetivo de determinar el rol de la coloración en machos de *Sceloporus aeneus* durante las interacciones con sus conspecíficos, es importante conocer en primera instancia los distintos componentes de la coloración que estos muestran. *Sceloporus aeneus* es una especie endémica a México en donde los machos presentan diferentes patrones de coloración lateral (amarillo, anaranjado y gris) (Figura 1) por lo que la hacen ideal para analizar la coloración del tegumento de sus morfotipos de color. En consecuencia, en el presente capítulo se muestran los resultados de la cuantificación del color RGB y UV de los machos de la lagartija *Sceloporus aeneus*, así como la comparación y análisis entre los diferentes morfotipos de color.

Coloración en reptiles

La coloración del cuerpo de los reptiles es parte del nexo de múltiples mecanismos causales y necesidades adaptativas, que abarcan niveles de organización desde fisiológicos hasta poblacionales. Esta coloración es especialmente adecuada para proporcionar ideas que aclaren cuestiones fundamentales en la causalidad del comportamiento. Los estudios que relacionan los patrones de color y el comportamiento se han centrado en gran medida en el comportamiento social de las lagartijas porque muchas especies muestran cambios de color dramáticos y exhiben colores brillantes durante los encuentros sociales (Cooper y Greenberg, 1992). Los patrones de color pueden también influir en la adecuación interactuando con otras características como combinaciones de conducta, morfología y características fisiológicas, dando mejores resultados que si operara por sí misma la coloración (Forsman y Aberg, 2008)

En lagartijas, el color corporal juega un papel importante en la comunicación de diversas señales intraespecíficas, así como en la protección mediante coloraciones y patrones de coloración que hacen a un animal menos conspicuo para depredadores que detectan a sus presas mediante la vista (Cooper y Greenberg 1992). Por ejemplo, los animales con coloración aposemática advierten a sus depredadores que representan un peligro (Olsson *et al.*, 2013). Por otra parte, los machos de muchas especies muestran cierta coloración durante la temporada de apareamiento y reproducción que puede funcionar como indicador social. Además, la coloración también suele ser importante en el dimorfismo sexual y, por ende, para la selección sexual (Cooper y Greenberg 1992, Andersson 1994; Sinervo *et al.*, 2000).

Propiedades y percepción del color

Dentro de las principales propiedades de la percepción del color se encuentra: luminosidad o brillo, que depende de la energía de la fuente y de la eficiencia luminosa relativa de las longitudes de onda componentes (Pérez-Rodríguez 2013). El tono, coloquialmente conocido como “color” (rojo, verde, azul) es una percepción debida a la distribución espectral de la luz, que corresponde con la longitud de onda dominante

de la luz que entra en el ojo. Saturación, que representa el grado hasta el cual el color es fuerte o pálido, y es inversamente proporcional a la cantidad de luz blanca mezclada con color puro. Por lo tanto, el color es un término que incluye: tono, saturación y brillo (Pérez-Rodríguez 2013; Sacchi 2013).

Visión en reptiles

Estudios anatómicos y fisiológicos revelan que los vertebrados tienen una retina dual o dúplex, porque tienen dos tipos de fotorreceptores (conos y bastones, células especializadas en la fotorrecepción), los cuales contienen fotopigmentos que producen energía química ante la exposición a la luz (Bjerkas, 2004); los bastones usados para visión en bajas condiciones de luz, y los conos usados para condiciones de luz blanca. Por lo tanto, la visión fotópica en vertebrados es mediada por más de una clase espectral de cono con dicromacia, tricromacia y tetracromacia (Bowmaker, 2008).

Las lagartijas diurnas presentan visión tetracromática con luz sensible a UV; tienen conos de longitud de onda larga, media y corta, similar a los humanos; pero adicionalmente poseen un tipo de cono que les permite detectar un rango de luz ultravioleta (UV); por ejemplo, en lacértidos se extiende entre los 300 y los 700 nm (Pérez i de Lanuza et al., 2014). Actualmente, no existen reportes para *S. aeneus*, sin embargo, se puede deducir que se encuentra dentro del mismo rango de longitud que otros lacértidos.

Producción del color (mecanismos y cambios)

En cuanto a los mecanismos que confieren diferentes tonalidades de coloración, la coloración ventral azul en saurios requiere tanto el reflejo de longitudes de onda de la luz corta (azul) por sus iridióforos superficiales, como la absorción de otras longitudes de onda por la melanina dispersa en la que subyacen los melanóforos; mientras que la coloración ventral oscura requiere sólo el último mecanismo para su expresión (Cooper y Greengberg 1992; Hamilton *et al.*, 2013).

La coloración en reptiles se basa principalmente por la dispersión de la luz y la combinación del cromatóforo dérmico, de los cuales hay tres tipos principales. La capa

superior de los cromatóforos consiste en xantóforos, que contienen pigmentos amarillo-rojo. Debajo de los xantóforos se encuentran los iridióforos que contienen cristales incoloros de guanina, que reflejan y dispersan la luz, y el color resultante depende del tamaño y el espacio entre las células. La capa más profunda comprende melanóforos, que contienen eumelanina y feomelanina, que absorben todas las longitudes de onda restantes de la luz (Figura 3). El color es una función de la interacción entre estas capas de cromatóforos y la estructura del integumento, como las fibras de colágeno y la capa de tejido conectivo blanco que separa la piel y el músculo. Por ejemplo, para producir una coloración verde, las longitudes de onda cortas (UV-azul) se dispersan por los cristales de guanina contenidas en los iridióforos, las longitudes de onda más largas (amarillo) se reflejan por los xantóforos, y todas las longitudes de onda restantes son absorbidas principalmente por los melanóforos (con la luz no absorbida por los melanóforos reflejados por la fascia subyacente), dejando que las longitudes de onda verdes medias se dispersen y reflejen; por lo que los colores se producen por las interacciones complejas entre componentes estructurales y pigmentarios, para ser más exactos la coloración se produce por la reflexión y dispersión de la luz (coloración estructural) y también por absorción de la luz por pigmentos (coloración pigmentaria), ambas funcionando coordinadamente para que se produzcan todos los colores y patrones que observamos en la piel de los reptiles (Bowmaker 2008; Olsson *et al.*, 2013; Hamilton *et al.*, 2013; Mejía-Palma *et al.*, 2018).

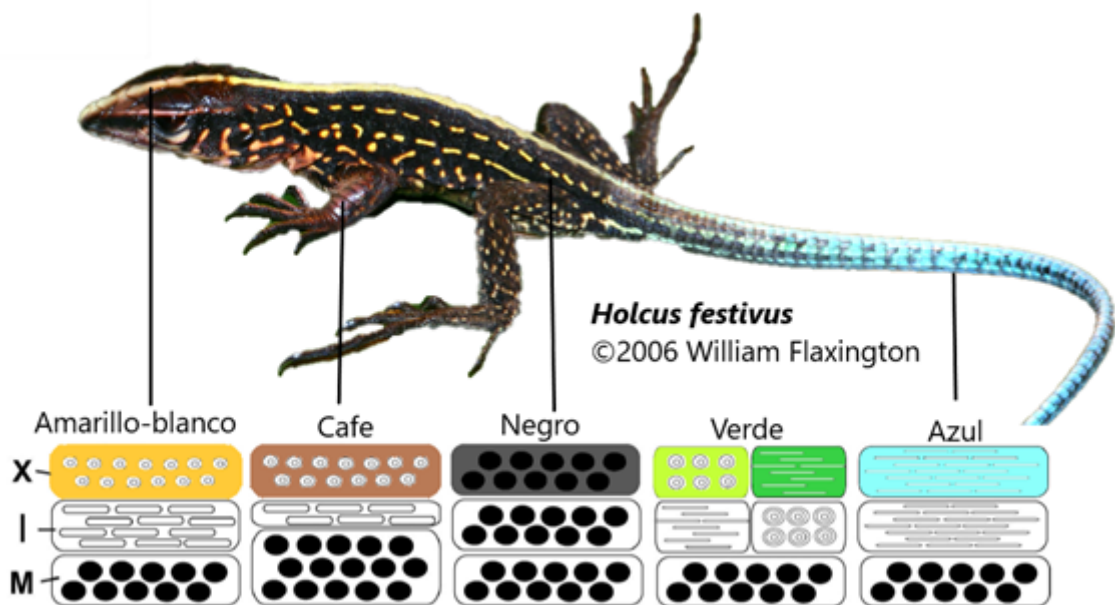


Figura 3. Esquema que muestra el número, forma y tamaño de los cromatóforos y cómo sus combinaciones producen cinco coloraciones diferentes en la piel de algunas lagartijas = Iridióforos, X = Xantóforos y M = Melanóforos. Adaptado de Kuriyama et al. (2006).

La coloración amarillo-roja se genera principalmente por pigmentos carotenoides y/o pteridina dentro de los xantóforos. Los carotenoides no pueden sintetizarse y deben adquirirse mediante la dieta, mientras que los pigmentos de pteridina se sintetizan endógenamente a partir de purinas. La coloración roja en la mayoría de los reptiles examinados se genera principalmente por el pigmento de pteridina drosóptera (Morrison et al., 1995; Olsson *et al.*, 2013). En algunas especies como en la lagartija oriental (*Sceloporus undulatus erythrocheilus*) los carotenoides están ausentes, no obstante, cuando están presentes desempeñan un pequeño papel en la generación de la variación observada entre los individuos en la coloración naranja-roja como es el caso de las especies *Norops sagrei* y *Sceloporus virgatus*. En otras especies, los carotenoides parecen ser importantes para generar variaciones en la coloración amarilla (*Ctenophorus pictus*) o la coloración amarillo-naranja (*Lacerta vivipara*; *Chlamdosaurus kingii*). Sin embargo, en contraste con las aves y los peces, los pocos estudios que manipulan la ingesta de carotenoides en lagartijas no han encontrado ningún efecto sobre la coloración. En serpientes, los carotenoides están ausentes (Olsson *et al.*, 2013).

En cuanto a los mecanismos que confieren diferentes tonalidades de coloración, la coloración ventral azul requiere tanto el reflejo de longitudes de onda de la luz corta (azul) por sus iridióforos superficiales y la absorción de otras longitudes de onda por la melanina dispersa en la que subyacen los melanóforos; mientras que la coloración ventral oscura requiere sólo el último mecanismo para su expresión (Cooper y Greenberg 1992). Coloraciones oscuras se deben a la deposición de pigmentos de melanina y en vertebrados el grado de oscuridad se asocia pleiotrópicamente con el comportamiento sexual, la agresividad, la resistencia a los factores estresantes y la masa corporal. Por ejemplo, muchas aves desarrollan manchas negras o pardas en las plumas que sirven como señales de la calidad del macho o la capacidad agresiva (Senar, 2006).

En la actualidad, el estudio del color es uno de los campos de investigación más

activos en ecología del comportamiento y biología evolutiva; técnicas para el estudio de la pigmentación y coloración han sido desarrolladas en las que se emplean diferentes métodos; los más comunes suelen ser las paletas de color, fotografía digital (RGB), colorímetros, y espectrofotómetros de reflectancia; métodos que dan resultados cuantitativos y que son utilizados de acuerdo con las necesidades de los estudios.

Coloración RGB

Las mediciones de los componentes del color en sistemas digitales RGB, habitualmente empleado por los sistemas audiovisuales para representar el color, funciona de manera parecida a los colores que percibe el ojo humano, además se ha demostrado que están positivamente correlacionadas con valores de espectrofotometría, en donde la fotografía digital sugiere ciertas ventajas como: precio, portabilidad y facilidad de uso, sobre todo porque es una herramienta efectiva en el análisis de coloración y es una alternativa a la espectrofotometría debido a la flexibilidad y a la aparente resolución y precisión de las imágenes digitales (Sacchi *et al.*, 2013).

El desarrollo de la fotografía digital pone a nuestro alcance formas más precisas de estimar el tamaño de áreas pigmentadas, con independencia de si estas son discretas, difusas o incluso moteadas. Sin embargo, para que las medidas obtenidas a partir de fotografías digitales sean fiables es necesario que estas se tomen de forma cuidadosa y estandarizada con respecto a las fuentes de iluminación (Pérez-Rodríguez, 2013).

Coloración UV

Varias especies de aves, reptiles, anfibios y peces muestran parches de color con un sorprendente componente estructural ultravioleta (UV) y la mayoría de estos animales poseen un sistema visual sensible a la luz UV que les permite percibir el componente de color UV (Martin *et al.*, 2015). Así, a partir de un espectro de reflectancia podemos calcular el brillo, tono y saturación del color (Pérez-Rodríguez 2013). La coloración UV forma parte del mundo sensorial de multitud de taxones, la

cual desempeña en muchos de ellos un papel comunicativo (elección de pareja y/o reconocimiento del sexo). En el caso de lagartijas, existen numerosos trabajos que muestran el rol de la coloración UV. Por ejemplo, en *Lacerta agilis* y *L. viridis* la reflectancia UV de la coloración nupcial en machos determina el éxito en el acceso a las hembras (Olsson *et al.*, 2011); la coloración UV-azul de los machos en *L. schreiberi* determina la dominancia social de los machos e indica su estado inmune (Martín y López 2009); la superficie ventral y de los flancos de *Podarcis lilfordi kuligae* es UV-azul, pero la forma de sus espectros es muy diferente debido a las diferencias en las presiones selectivas y a los mecanismos de producción de color en las diferentes partes del cuerpo (Pérez y Font 2010). Asimismo, en especies del género *Sceloporus*, los machos más grandes tienen parches abdominales y gargantas de color más oscuro que los más pequeños, muchos miembros de este género tienen señales en garganta y abdominales de colores llamativos; la coloración de *Sceloporus* se desarrolla al madurar y está influenciada por la testosterona y corticosterona (Rand, 1992; Ramírez-Bautista *et al.*, 2017). La coloración de la insignia se correlaciona con los niveles de corticosterona circulante tanto en machos como en hembras de *S. pyrocephalus* (Calisi y Hews, 2007). Además, se ha visto que en *S. undulatus* la reflectancia UV-azul de la piel abdominal ventral y dorsal funcionan como índices de tamaño y de edad, y por lo tanto como índices de calidad de señalización en esta especie (Goodlett y Stephenson 2019).

Por lo anterior, al ser el color un atributo importante en la señalización de los machos que puede indicar la calidad individual y, por lo tanto, determinar el resultado de las interacciones macho-macho en *Sceloporus aeneus* hace interesante su investigación para poder establecer específicamente el papel de la coloración en las interacciones conespecíficas de dicha lagartija. Por lo que la pregunta a resolver fue:

¿Existen diferencias en los mecanismos de expresión de color entre morfotipos de *S. aeneus*?

OBJETIVOS

Objetivo general

- Describir la coloración (RGB y UV) en machos de *Sceloporus aeneus*.

Objetivos particulares

- Examinar y comparar la coloración RGB de los morfotipos de coloración.
- Determinar la variación mensual de la coloración RGB en machos durante la temporada de reproducción.
- Cuantificar y comparar la coloración UV en machos de *Sceloporus aeneus*.

HIPÓTESIS

Los morfotipos de *Sceloporus aeneus* mostrarán diferencias en la coloración de RGB y UV, donde los machos más coloridos mostrarán los colores más brillantes durante la temporada de reproducción.

MATERIAL Y MÉTODO

La coloración se evaluó mediante dos metodologías diferentes: a través de fotografía digital con una cuantificación RGB. Asimismo, se midió a través de espectrofotometría en una cuantificación de la reflectancia en las ondas ultravioleta (UV), para lo cual se utilizó un espectrómetro de reflectancia que es un dispositivo de medición del color más preciso, el cual excede el rango visual humano y cubre completamente el de los reptiles.

Coloración RGB

La coloración fue evaluada en 219 machos adultos (85 grises, 76 amarillos y 58 anaranjados).

Para determinar cuantitativamente la coloración de cada individuo se tomaron fotografías con una cámara digital de alta resolución (Canon EOS REBEL T2i EF-S 18-

135 IS Kit) de manera estandarizada. Para esto se utilizó un set fotográfico (caja con fondo blanco y luz blanca) en el que se colocó a cada lagartija en vista lateral y ventral a una distancia de 25 cm de altura, además se colocó a un costado una placa guía de colores como referencia (Pantone®, uncoated 1.1 U.Third Edition 2005-2006). Las fotografías se almacenaron en formato JPEG en el nivel de calidad de compresión más alta disponible (24 bits).

Para determinar si la clasificación visual de los morfotipos de color (Gris, anaranjado y amarillo) era compatible con las categorías discretas, se utilizó los valores RGB de la región lateral que se obtuvieron siguiendo el método propuesto por Sacchi y colaboradores (2013).

La cuantificación del color se realizó con el software Adobe PhotoShop CS5.1 que permite obtener resultados cuantitativos de cualquier color en términos RGB (Sacchi *et al.*, 2013). Todos los valores de color fueron estandarizados y normalizados. Para ello, una vez cargada la fotografía en el software se ajustaron los niveles de entrada con el gotero blanco, con la herramienta cuentagotas se seleccionó cada parte a cuantificar y se usaron únicamente los valores rojo, verde y azul. Se usó el promedio de cinco repeticiones en cada sección a cuantificar. Para estandarizar con la guía Pantone®, se evaluó el color RGB del color amarillo, rojo y azul y se tomó el promedio de todas las fotografías analizadas para cada color y para cada componente (promedio de R, G y B de todas las fotografías por cada color de la guía Pantone®). Para normalizar los valores de la guía Pantone®, se realizó una división de cada valor entre el promedio de cada categoría y se calculó el promedio RGB de los tres colores Pantone® para cada individuo. Finalmente, se aplicó el factor de corrección que consistió en dividir cada valor del color deseado entre el promedio de cada individuo.

Para cuantificar la coloración de la región ventral, esta se dividió en dos secciones (gular y abdominal) y se tomaron 5 puntos aleatorios de color azul en cada sección. Asimismo, para la región lateral se cuantificaron 5 puntos aleatorios para cada individuo de los diferentes morfotipos. Se siguió la misma metodología de estandarización de color descrita previamente.

Todos los datos RGB fueron los valores RGB fueron transformados al sistema HSB (componentes básicos del color: tono, saturación y brillo) y reducidos usando un Análisis de Componentes Principales (ACP), los valores del ACP se usaron para verificar las categorías de morfotipos de color. Finalmente, los valores HSB fueron utilizados para todos los análisis posteriores.

Coloración UV

Para describir la coloración ultravioleta de las lagartijas y evaluar su variación entre fenotipos se examinó la coloración UV de 15 machos adultos de *S. aeneus* (5 individuos por morfotipo de color), en mayo de 2015 (máxima actividad reproductora). Los individuos fueron enfrentados a pruebas de agresividad y 3 días después fueron sacrificados por decapitación. A cada individuo se le extrajeron dos muestras de piel (5mm x 5mm) una de la parte ventral y otra de la parte lateral (zonas de coloración sexual).

Las muestras se fijaron en una solución de glutaraldehído (Fijador TRUMP'S; 10% formalina (37-40%), 1.0% glutaraldehído, 1.16% fosfato de sodio monobásico y 0.27 NaOH con agua des ionizada). Posteriormente, las muestras se prepararon para espectrofotometría y microscopía en el Departamento de Biología, Unidad de Ecología Terrestre de la Universidad de Gante en Bélgica.

Se midió la reflectancia espectral UV-visible (380 a 700 nm) de la piel de machos de *S. aeneus* con ayuda de un microespectrofotómetro (CRAIC). Para el cual, se analizaron las muestras de piel de los individuos sacrificados. Las mediciones se realizaron del parche lateral (gris, amarillo o anaranjado). El microespectrofotómetro calcula las curvas del porcentaje de reflectancia de muestras microscópicas desde la región UV hasta los rojos lejanos (380 a 700 nm). Cada muestra fue montada en un portaobjetos y colocada en el microespectrofotómetro, se tomaron 5 mediciones aleatorias para cada parche (lateral y ventral). De las curvas de reflectancia se calculó el porcentaje de reflectancia total, croma, tono y saturación. Los valores fueron analizados en el programa R con ayuda del paquete PAVO (Maia *et al.*, 2013). Cabe aclarar que no se analizó la relación entre las medidas obtenidas con el

microespectrofotómetro y las medidas obtenidas a través de fotografía de estos individuos.

RESULTADOS

Coloración RGB

El Análisis de Componentes Principales (PCA) se muestra en la Tabla 1, en donde se resalta en negritas el valor de los componentes utilizados que explican el mayor porcentaje de la varianza. La variación está representada por los primeros dos componentes que determinan la coloración de cada individuo. Al graficar los componentes (Figura 4), se puede observar la distribución de los datos, donde los individuos de morfotipo amarillo se distribuyen en el lado positivo del componente 1 y del componente 2 (cuadrante 1); los individuos con morfotipo gris se distribuyen en el lado negativo del componente 1 y a lo largo de todo el componente 2 (cuadrante 2 y 3); y finalmente los de morfotipo anaranjado se distribuyen en lado positivo del componente 1 y el lado negativo del componente 2 (cuadrante 4); por lo que con los valores obtenidos al realizar la nueva clasificación de los morfotipos, el 91.22% de los morfotipos coinciden con la clasificación realizada inicialmente de manera cualitativa.

Tabla 1. Componentes Principales de las propiedades del color HSB y porcentaje de variación explicada para cada componente de la región lateral del cuerpo en machos de *Sceloporus aeneus*.

Componente	Valores iniciales para la región lateral	
	% de la varianza	% Acumulado
1	57,754	57,754
2	33,467	91,220
3	8,780	100,000

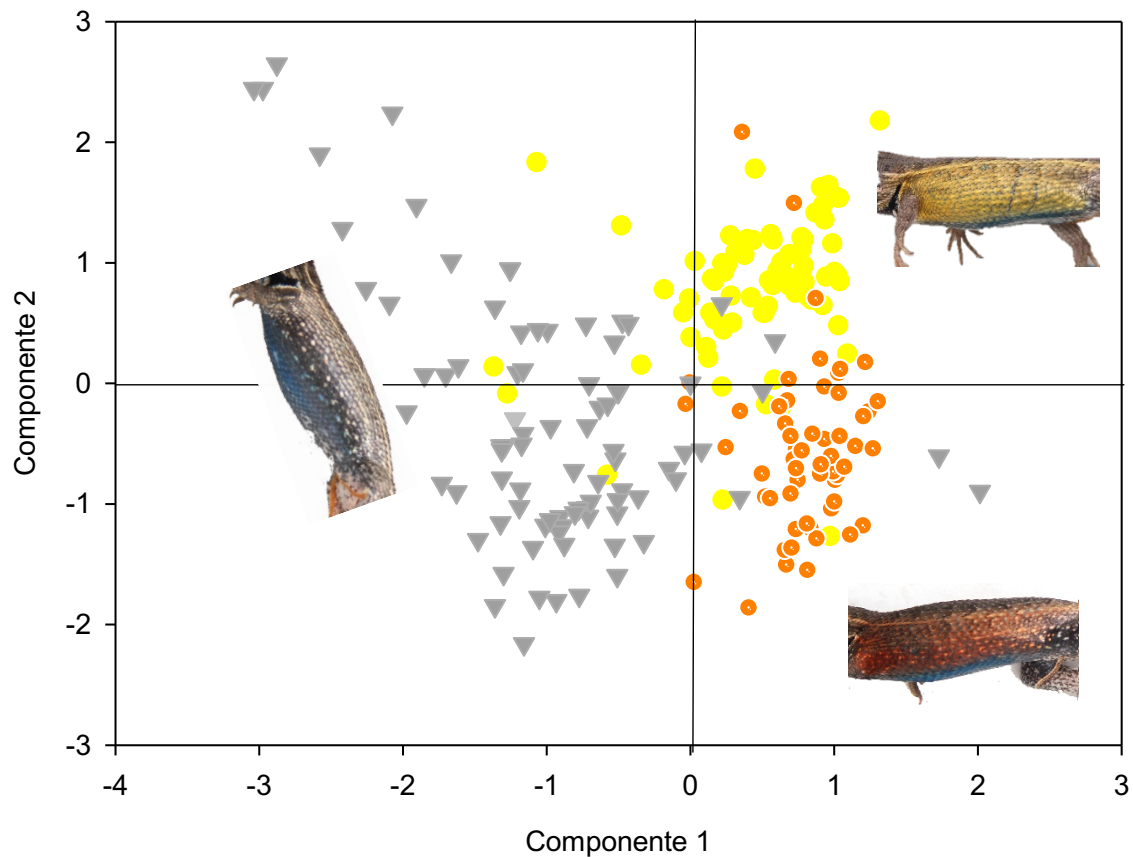


Figura 4. Distribución gráfica de los componentes obtenidos de la coloración HSB de los machos de *Sceloporus aeneus*. Se puede observar la separación de los morfotipos a lo largo de los ejes.

Variación del color HSB entre morfotipos

La prueba de Kruskal-Wallis indica que la coloración lateral es diferente entre morfotipos. Los machos amarillos tienen los tonos más altos ($H_{219} = 84.022$ $p < 0.01$, Figura 5) y los anaranjados los tonos más bajos. Sin embargo, para la saturación, los anaranjados tienen los valores más altos y los grises los valores más bajos ($H_{219} = 150.816$ $p < 0.01$, Figura 5). Por otra parte, los amarillos son los más brillantes y los grises los que menos brillo presentan ($H_{219} = 112.950$ $p < 0.01$, Figura 5).

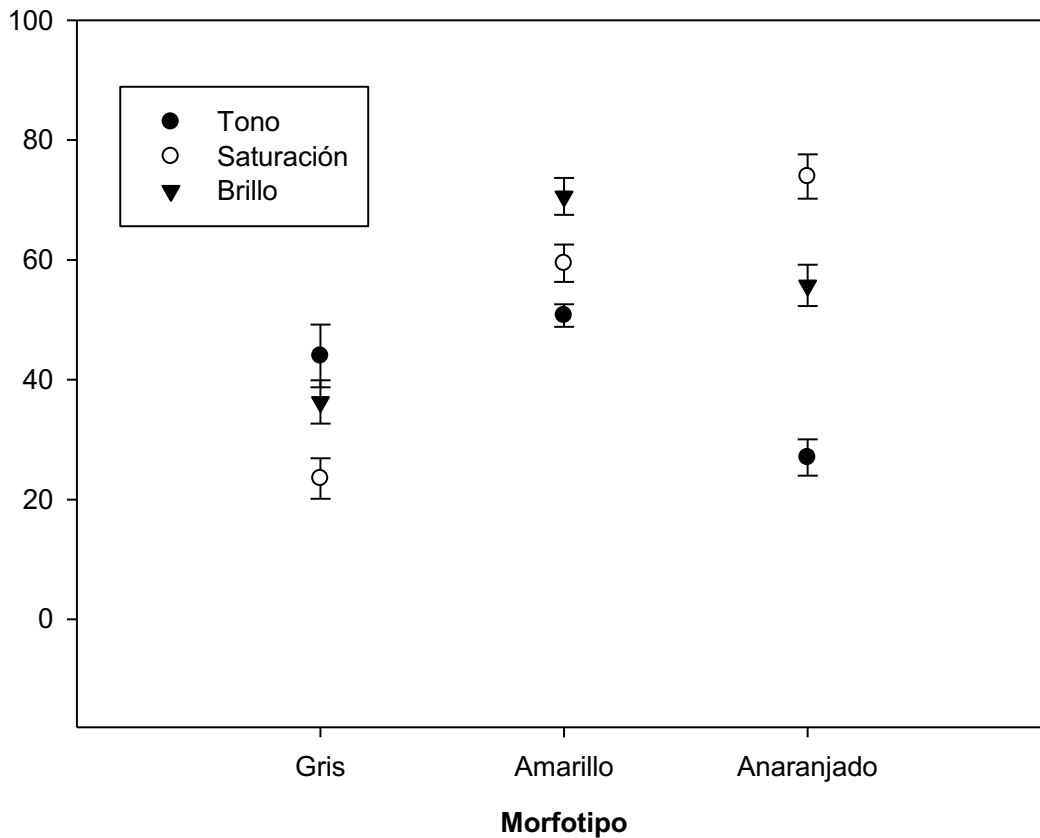


Figura 5. Intervalos de confianza al 95% entre morfotipos de color en tono, saturación y brillo de la región lateral de machos de la lagartija *Sceloporus aeneus*.

No se observaron diferencias significativas en la coloración ventral entre los morfotipos, ya que tanto grises, amarillos y anaranjados presentan tono $H_{221}= 2.857$ $p=0.240$; saturación $H_{221}= 4.384$ $p=0.112$; y brillo $H_{221}= 0.153$ $p=0.927$ similares.

Por otra parte, para la región gular se observaron diferencias significativas entre morfotipos, en el cual los machos grises presentan los tonos más altos y los amarillos los tonos más bajos ($H_{219}= 6.826$ $p=0.033$; Figura 4). Sin embargo, no se observaron diferencias para la saturación ($H_{219}= 0.296$ $p=0.863$), ni para el brillo ($H_{219}= 5.886$ $p=0.053$).

Variación del color HSB entre meses

No se observó variación en la coloración lateral de los morfotipos entre los meses de reproducción; es decir, el tono ($H_{219}= 3.889$ $p=0.274$), la saturación ($H_{219}= 2.703$

$p=0.440$) y el brillo ($H_{219}= 2.554$ $p=0.446$) fueron similares entre marzo y junio. Por otra parte, la variación en la coloración se puede apreciar en la región ventral; el tono es mayor al final de la temporada (junio) y con los valores más bajos al inicio de la temporada (marzo) ($H_{221}= 14.106$ $p=0.003$, Figura 6). Para la saturación se puede observar que los meses con los valores más altos son abril y mayo y los valores más bajos se presentan al inicio y al final de la temporada (marzo y junio) ($H_{221}= 7.966$ $p=0.047$, Figura 7). Asimismo, se puede observar que en marzo los individuos son más brillantes que durante los otros tres meses ($H_{221}= 60.249$ $p < 0.001$, Figura 5).

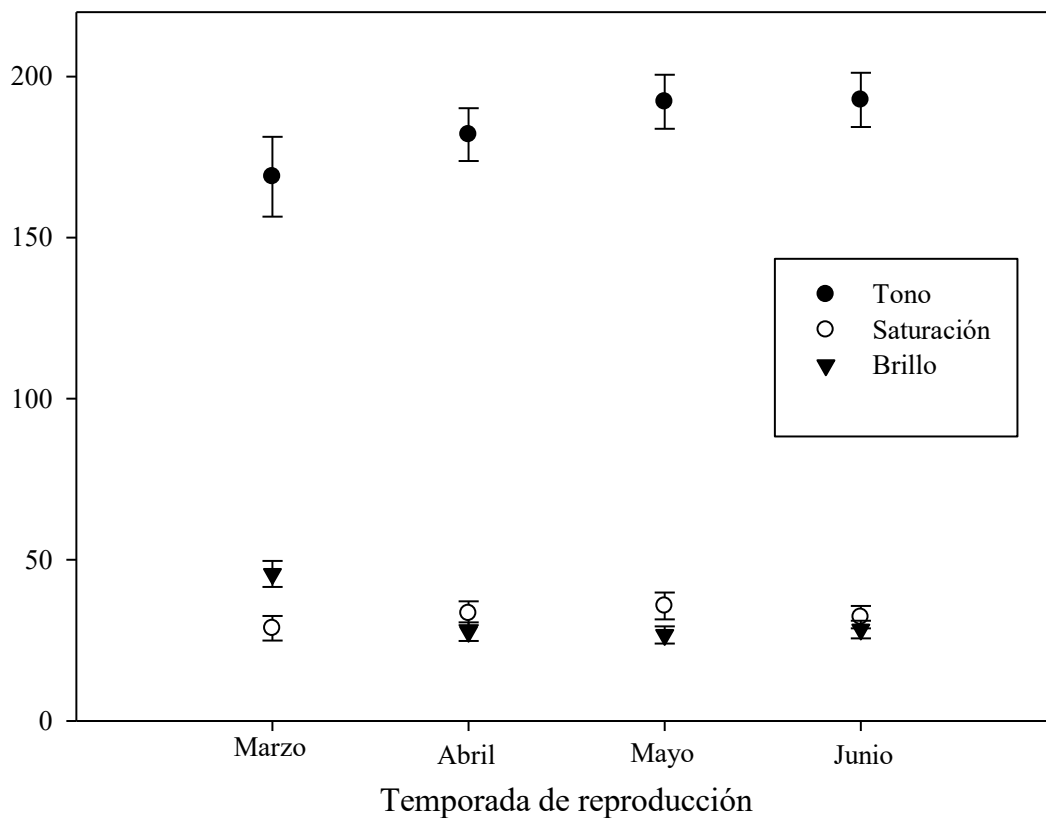


Figura 6. Intervalos de confianza al 95% en tono, saturación y brillo de la región ventral de machos de *Sceloporus aeneus* en los diferentes meses de la temporada de reproducción. Los tonos con valores altos hacen referencia a un color azul más oscuro.

Asimismo, no se apreciaron diferencias significativas en la coloración de la región gular entre los diferentes meses. El tono ($H_{219}= 1.672$ $p= 0.643$, Figura 7) y la saturación ($H_{219}= 4.289$ $p= 0.232$, Figura 7) son muy similares durante todos los meses de la

temporada de reproducción. Sin embargo, el brillo es mayor en marzo que en los otros meses ($H_{219} = 21.646$ $p < 0.001$, Figura 7).

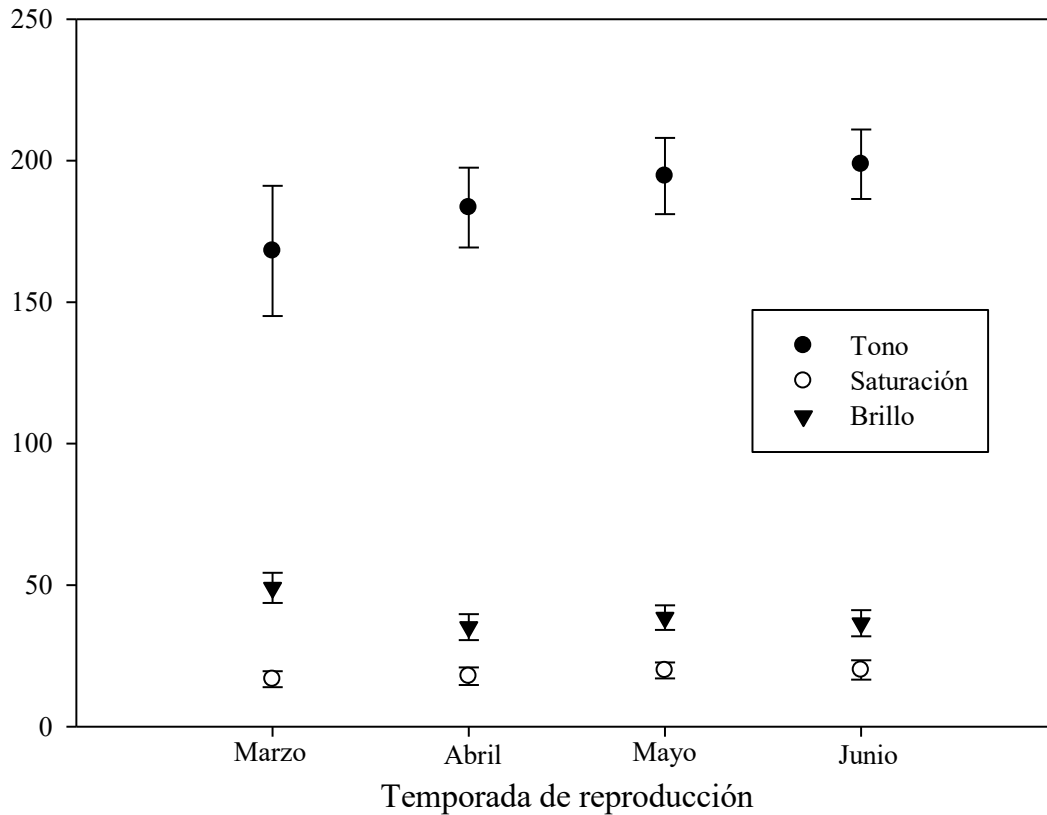


Figura 7. Intervalos de confianza al 95% en Tono, Saturación y Brillo de la región gular de machos de *Sceloporus aeneus* en la temporada de reproducción.

Coloración UV

El brillo fue calculado sumando el porcentaje de reflectancia en todo el espectro (300-700). El tono y el croma se midieron de manera diferente para cada superficie del cuerpo. Para UV-azul OVS (en inglés: OVS; escamas ventrales externas), el matiz (H) se midió como la longitud de onda de máxima reflectancia. La coloración UV obtenida por microespectrofotometría en la región lateral de los machos no muestra diferencias significativas entre los morfotipos, ya que para el porcentaje de reflectancia espectral no se observaron diferencias entre los morfotipos de color: máxima reflectancia ($F=1.20$ $p=0.33$), brillo ($F=0.89$ $p=0.43$), croma ($F=0.34$ $p=0.71$) y tono ($F=0.321$ $p=0.73$); en ninguno de los análisis se encontraron diferencias significativas.

DISCUSIÓN

En este estudio, se evaluó la coloración lateral y ventral de la lagartija *S. aeneus* para determinar cómo cambia el color entre morfotipos durante la temporada de reproducción mediante fotografía digital. Es importante tener presente que, aunque el sistema visual de reptiles y humanos es muy similar, existen algunas particularidades que los distinguen y que tiene importantes implicaciones durante la interpretación de los resultados. Sin embargo, no se descarta que la estandarización de la fotografía ha minimizado los errores y por lo tanto los resultados presentados son válidos.

A pesar de la variabilidad entre individuos, se encontró que la lagartija en estudio expresa básicamente tres colores en la región lateral; gris, amarillo y anaranjado para ambos sexos; polimorfismo que coincide con el reportado en otras poblaciones (Jiménez-Arcos, 2013) y en otras especies del género como; *Sceloporus undulatus erythroceilus*, *S. virgatus*, *S. consorbinus*, *S. formosus*, *S. horridus horridus* (Rand 1990; Rand 1992; Sheldahl y Martins 2000; Bustos-Zagal *et al.*, 2014) y de la familia Phrynosomatidae, *Holbrookia maculata* (Hager, 2001), *Urosaurus ornatus* (Hamilton y Sullivan, 2005) y *Uta stansburiana* (Sinervo y Lively, 1996). Este atributo también se extiende en otras familias como Lacertidae, coincidiendo en coloraciones amarillas, naranjas o rojas en *Podarcis melisellensis*, *Iberolacerta monticola* e *I. cyreni* (Huyghe *et al.*, 2007; Cabido *et al.*, 2009).

En el presente estudio se reporta que la coloración RGB lateral en machos de *Sceloporus aeneus* varía entre morfotipos. Esta variabilidad se concentra en tres colores uniformes: amarillo, anaranjado y gris siendo el tono, saturación y brillo en la región lateral de los machos diferente entre los tres morfotipos, donde los machos amarillos presentan los colores más brillantes y los anaranjados los valores más altos en saturación; es decir, los colores más visibles disminuyen en el siguiente orden: amarillo - anaranjado - gris. Lo anterior sugiere que los morfotipos amarillo y anaranjado son más conspicuos cromáticamente para los depredadores y conspecíficos, por lo que la eficacia de las señales cromáticas y sus costos deben diferir entre estos. Esto concuerda con otros estudios en donde los morfotipos más conspicuos (amarillo y anaranjado) son los más detectables para los depredadores y competidores incurriendo en costos

más altos (Stuart-Fox *et al.*, 2003).

Para la depredación se han sugerido modelos en donde la selección natural actúa como mecanismos de presión que conlleva a la evolución de caracteres morfológicos, fisiológicos y conductuales, asociados a la interacción depredador-presa (Sinervo, 2000), en donde puede actuar como camuflaje o cripsis para evitar a sus depredadores potenciales. Durante tres años de muestreo, en el presente estudio se encontró que en la población los machos grises de *S. aeneus* fueron los más abundantes (46.8%); se observaron cambios de las frecuencias durante los tres años de muestreo; por lo que se infiere que el polimorfismo en machos de *Sceloporus aeneus* se explica por la Selección Dependiente de las Frecuencias (piedra-papel-tijeras), dinámica descrita por Sinervo y colaboradores (1996) en *Uta stansburiana*, en donde un morfotipo es mejor a otro, pero vulnerable a un tercero. Otra alternativa a la baja proporción de individuos con colores brillantes (amarillo y anaranjado) es resultado de la alta depredación, ya que la selección antiapostática puede actuar en la depredación sobre los morfotipos amarillo y anaranjado. Este tipo de selección sugiere que durante el reforzamiento de aprendizaje de la interacción depredador-presa, los morfotipos poco comunes en la población presentan los niveles de depredación mayores (Sinervo y Calsbeek, 2006). Aunado a ello, Jiménez Arcos (2013) encontró en otra población de *S. aeneus*, que la depredación tiene mayor impacto en los morfotipos con colores más brillantes ya que presentan mayor número de agresiones por depredación. Sin embargo, el color funciona como un signo confiable de la habilidad para obtener alimento de buena calidad y componentes específicos para desarrollar el color como carotenoides (Cooper y Greenberg, 1992). Esta característica podría utilizarse para desafiar a depredadores potenciales, enviar señales a machos rivales y atraer a las hembras. Por lo anterior, se sugiere llevar a cabo investigaciones en el uso del hábitat y tamaño de territorio, puesto que estos sitios potencialmente confieren una ventaja para reducir la depredación por aves, la competencia por mejores territorios implicaría otro componente que pudiera diferenciar a las formas alternativas.

Por otra parte, se encontró que la coloración del abdomen es similar entre los morfotipos. Rand (1990) menciona que la coloración azul del abdomen en el género *Sceloporus* es una característica que se limita a los machos y está relacionada a los

niveles de testosterona, ya que los colores son más brillantes durante los ciclos reproductivos y desaparecen después de este periodo. Sin embargo, la variación entre individuos sugiere que la coloración en estas áreas funciona como un atributo u adorno para atraer al sexo opuesto y actúa como una señal de advertencia del estado reproductivo de los individuos. Además, al utilizar sólo individuos adultos estos muestran una coloración similar, reflejo de la temporada de reproducción e indicativo de sus ciclos reproductivos (Cox *et al.*, 2005).

Asimismo, para la coloración UV, no se encontraron diferencias significativas al evaluar el porcentaje de reflectancia, el cual podría deberse a la combinación de colores estructurales y pigmentos que presenta la especie (Sacchi *et al.*, 2013). Otra explicación para la ausencia de resultados significativos es que los colores estructurales son los que más frecuentemente se relacionan con la reflectancia en el UV. Mientras que los colores basados en pigmentos tienden a no tener variación ya que los mecanismos que confieren diferentes tonalidades de coloración, por ejemplo, la coloración ventral azul requiere tanto el reflejo de longitudes de onda de la luz corta (azul) por sus iridóforos superficiales y la absorción de otras longitudes de onda por la melanina dispersa en la que subyacen los melanóforos; mientras que la coloración ventral oscura requiere sólo el último mecanismo para su expresión (Cooper y Greenberg, 1992; Quinn y Hews, 2003). Por otra parte, Sinervo y Calsbeek (2003) han encontrado un vínculo entre la acción de las hormonas sobre la proteína fijadora de carotenoides del plasma que controla el depósito de carotenoides dentro de las escamas dérmicas. Por lo que, las hormonas sexuales podrían tener efectos pleiotrópicos en la expresión del color (particularmente en el amarillo) afectando significativamente tanto la cantidad de pigmentos almacenados dentro de la piel como las regiones del cuerpo donde los pigmentos deben depositarse. Por lo que las hormonas sexuales probablemente estén relacionadas con el dimorfismo sexual en la expresión del color (Sacchi *et al.*, 2013) y, por lo tanto, también pueden estar involucradas en el diferente comportamiento y fisiología de los morfotipos (Sinervo y Zamudio, 2001).

Aunado a ello, es importante mencionar que la variabilidad de datos podría deberse a que las mediciones fueron aleatorias y se tomaron de los diferentes tipos celulares que producen color. Por lo que se sugiere identificar y cuantificar los tipos

celulares de la piel de *Sceloporus aeneus* para entender la naturaleza de esta variación e identificar los posibles mecanismos que lo producen ya que se han observado 4 tipos celulares básicos en las escamas de las lagartijas: xantoforos, eritoforos, iridioforos y melanóforos (Cooper y Greenberg, 1992; Olsson *et al.*, 2013).

Estudios fisiológicos y genéticos podrían enfocarse a investigar los posibles mecanismos que dan origen a los colores tanto dorsales como ventrales en machos y hembras de *Sceloporus aeneus*, lo cual nos darían más información que permita entender el desarrollo ontogénico y su relación con el comportamiento social de las lagartijas.

CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Sceloporus aeneus* muestran un polimorfismo en la región lateral de los machos representada por tres colores uniformes: amarillo, anaranjado y gris. Dentro de este polimorfismo, los machos amarillos presentan los colores más brillantes y los anaranjados los valores más altos en saturación, es decir, los colores más visibles disminuyen en el siguiente orden: amarillo, anaranjado y gris.

No se observó variabilidad en la coloración ventral, pues los morfotipos presentan coloración azul durante la temporada de reproducción; sin embargo, la región gular mostró que los machos grises incrementan el tono en comparación con los otros morfotipos.

No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de reflectancia con el uso del microespectrofotómetro para la región lateral y ventral entre los morfotipos de la lagartija llanera.

CAPÍTULO 2

AGRESIVIDAD ENTRE MORFOTIPOS DE COLORACIÓN DE MACHOS DE *Sceloporus aeneus*

INTRODUCCIÓN

En un ambiente donde los recursos son limitados, las disputas por obtener dichos recursos son acontecimientos de rutina (Senar, 2006). Los individuos deben competir por el acceso a los mejores sitios de alimentación, defender los límites de sus territorios u obtener parejas para reproducirse (Andersson, 1994). Estos conflictos se solucionan interaccionando, proceso en el cual existe un intercambio de información sobre el estado motivacional de los individuos. De entre todos los tipos de interacción, la más importante y común es la agonística, ya que este tipo de comunicación regula la vida en grupo, intentando reducir al máximo las agresiones físicas y consiguiendo que las relaciones entre los distintos elementos del grupo sean más fluidas (Carranza *et al.*, 2010). Por lo tanto, el objetivo del presente capítulo es evaluar la agresividad (conducta agonística) de los machos de *S. aeneus* y determinar si existe relación de este aspecto conductual con su coloración.

Señales honestas

Hay casos en que la selección parece haber actuado de forma concertada en emisores y receptores favoreciendo una comunicación eficiente, de forma que el emisor se beneficia de inducir una respuesta a un receptor que es también beneficiosa para éste. Un ejemplo serían las exhibiciones de cortejo que permiten el reconocimiento de la especie y que son beneficiosas tanto para el emisor (el macho) como para el receptor (la hembra). Sin embargo, en otros casos, puede existir un conflicto de intereses entre emisor y receptor. Por ejemplo, en las interacciones agresivas, cada contrincante se podría beneficiar de una evaluación precisa de la habilidad de lucha de su oponente. No obstante, un individuo que fuera capaz de

“confundir” a su oponente respecto a su capacidad, podría tener ventajas. Se podrían, por tanto, implantar en la población individuos “engañadores”. Sin embargo, hay restricciones fisiológicas y comportamentales que impiden que esto ocurra y que permiten que se mantengan los emisores de “*señales honestas*” (López y Martín 2003).

Las señales honestas tienen un costo muy elevado para el emisor; también se le conoce como el principio del handicap, término propuesto por Amotz Zahavi en 1975 para explicar la evolución de rasgos costosos asociados con la selección sexual. De acuerdo con el principio del handicap ciertas señales pueden ser honestas, no porque existan impedimentos físicos que limiten su exageración, sino porque su producción y/o mantenimiento supone un costo tan elevado que sólo los individuos de buena calidad se lo pueden permitir. La existencia de un costo elevado garantiza la honestidad de la señal (López y Martín, 2003; López-Rull y Beamonte-Barrientos, 2014).

Agresividad y dominancia

Los conflictos por la adquisición de recursos se resuelven a través de los encuentros agonísticos en donde términos como ganador, perdedor, sumiso, subordinado y agresión son parte del léxico que rodea el concepto de dominancia. La dominancia, por tanto, se define como un atributo de los patrones de interacciones agonísticas repetidas entre dos individuos, que se caracterizan por el resultado consistente a favor del mismo miembro al dar una respuesta a su oponente y que tiene como resultado a un ganador (dominante) y a un perdedor (subordinado) (Sheldahl y Martins, 2000). Los individuos dominantes se identifican por su capacidad para ganar peleas y defender agresivamente territorios deseables para acceder a los recursos (Andersson, 1994).

Existen dos tipos de individuos: los que quitan recursos a los otros, responden con mucha agresividad si algún otro individuo les agrede, pero por contra, son capaces de tolerar la presencia de otros individuos en sus proximidades sin atacarlos; y otros individuos que principalmente huyen ante el ataque o simplemente la aproximación de otros, y que, si agreden, tienden a hacerlo con amenazas de poca intensidad (Senar, 2006; Carranza *et al.*, 2010). La asimetría en el número de enfrentamientos ganados ha

estado desde siempre relacionada con la dominancia y a los individuos del grupo se les ha dividido, por tanto, en dominantes y subordinados. Asimismo, el grado de dominancia de un individuo con respecto a los otros miembros del grupo se le denomina rango social, siendo la jerarquía social la ordenación de todos los individuos según su rango (Carranza *et al.*, 2010).

Las conductas dominantes observadas en lagartijas incluyen el número total o el tiempo de la ejecución de estas, las más observadas en machos son: flexiones, movimientos de cabeza (verticales y/o laterales), extensión del pliegue gular, compresión lateral, cuerpo arqueado, persecuciones, desplazamientos y mordidas e intentos de mordidas. Por otra parte, las conductas sumisas son menos observadas ya que sólo se observan huidas y aplanamiento dorsal; conductas que fueron basadas en diferentes estudios (Carpenter, 1995; Smith y John-Alder, 1999; Sheldahl y Martins, 2000; Bastiaan *et al.*, 2013).

Agresividad y coloración

Estudios donde relacionan la agresividad y la conducta reproductora, pueden ayudar a comprender el significado adaptativo de la agresión o la territorialidad en función de algunos factores, por ejemplo, la coloración (Martín y Forsman, 1999). La hipótesis de señalización del estatus predice que la coloración actúa como una señal que refleja la capacidad de lucha del macho, haciendo que su estatus sea fácilmente identificable. Así, los machos jóvenes subordinados normalmente retrasan el desarrollo de la coloración nupcial hasta una estación reproductora posterior y adoptan estrategias reproductoras alternativas. Si los machos pueden señalar su habilidad para la lucha a través de la coloración, éste sería un mecanismo ventajoso para reducir la frecuencia de los encuentros agresivos (Martín y Forsman, 1999).

En reptiles, la comunicación mediante señales cromáticas está altamente desarrollada especialmente en saurios, ya que la mayoría son diurnos y terrestres. Los colores llamativos de los machos se exhiben principalmente durante los despliegues sexuales y agresivos en varias familias (Cooper y Greenberg, 1992). Numerosos estudios en lagartijas sugieren que la coloración puede ser importante en el comportamiento agresivo en los géneros *Anolis*, *Crotaphytus*, *Lacerta*, *Pseudemoia*,

Sauromalus, *Sceloporus*, *Urosaurus* y *Uta*, donde los machos con coloraciones más brillantes son dominantes sobre los machos con coloraciones opacas (Martín y López, 2009; Baird *et al.*, 2013). Sin embargo, también hay varios estudios en diferentes tipos de vertebrados que han encontrado una relación muy estrecha entre la coloración melánica, la agresión y estrés de los machos, coloraciones oscuras se deben a la deposición de pigmentos de melanina y en vertebrados el grado de oscuridad se asocia pleiotrópicamente con el comportamiento sexual, la agresividad, la resistencia a los factores estresantes y la masa corporal. Por ejemplo, muchas aves desarrollan manchas negras o pardas en las plumas que sirven como señales de la calidad del macho o la capacidad agresiva por lo que los machos más agresivos tienden a ser más oscuros (con más melanina) (Hill, 2006; Senar, 2006).

Polimorfismo en la coloración

El polimorfismo se da cuando en una población de la misma especie hay dos o más fenotipos distinguibles que coexisten en una población temporal y espacialmente con entrecruzamiento. De esta forma el polimorfismo genético, cromosómico o secuencia del ADN es el responsable de la gran variabilidad existente entre los individuos de una misma especie (Gray y McKinnon, 2006).

El estudio del color polimórfico ha contribuido en gran medida para entender los procesos evolutivos que generan y mantienen variación (Cox *et al.*, 2005; Forsman *et al.*, 2008). Diferentes estudios en los patrones de coloración y melanismo han sido foco de estudios evolutivos en una amplia variedad de grupos taxonómicos, incluidas las lagartijas, y generalmente se les encuentra asociados a ciertos aspectos ecológicos como: termorregulación, coloración críptica, estrategias reproductoras, desempeño y depredación (Sinervo y Lively, 1996; Jiménez-Arcos, 2013).

Los morfotipos están genéticamente controlados y pueden evolucionar tanto por selección natural como selección sexual y el proceso que los genera y los mantiene puede afectar las tasas de especiación y/o las tasas de extinción, ya sea positiva o negativamente (Stuart-Fox, 2012). Cuando los atributos o interacciones están asociadas a la obtención de parejas como la coloración sexual, la selección dependiente de las frecuencias adquiere formas especiales asociadas al apareamiento no aleatorio,

como el sistema de apareamiento piedra-papel-tijera. También pueden darse interacciones de la selección dependiente de las frecuencias en interacciones de depredación: apostática, muchos depredadores consumen un determinado tipo de presa en mayor proporción que la frecuencia relativa que ocurre dicha presa en la población; y antiapostática, ocurre cuando al menos un tipo de presa se encuentra en altas densidades (Sinervo y Calsbeek, 2006 y Gray y McKinnon, 2006). Este modelo permite el mantenimiento de polimorfismos en las poblaciones, bajo esta perspectiva la unidad de selección individual no es el fenotipo sino la interacción de las diferentes formas y sus efectos en los fenotipos (Sinervo y Calsbeek, 2006).

La existencia de múltiples morfotipos dentro de una misma población es una característica que presentan varias especies dentro del género *Sceloporus* (Bustos-Zagal *et al.*, 2014; Bastiaans *et al.*, 2013; Jiménez-Arcos, 2013; Rand, 1990), por lo que esta variación permite que sean un gran modelo de estudio para analizar sus conductas entre los diferentes morfotipos.

Selección dependiente de las frecuencias (SDF)

En biología evolutiva se habla de selección dependiente de la frecuencia (SDF) cuando la eficacia biológica (adecuación Darwiniana) de una determinada estrategia (e.g., rasgos genéticos, morfológicos, conductuales, u otros, y/o combinaciones de ellos) varía con la frecuencia relativa de otras estrategias en la población. A menudo, para calcular la estrategia óptima de un individuo se necesita saber la estrategia utilizada por los demás individuos con los que interactúa. Esto ocurre si el resultado de una acción depende de lo que otros individuos estén haciendo (Alonzo y Sinervo, 2001; Abalos *et al.*, 2016).

La presencia de polimorfismos en una población puede mantenerse por diferentes factores; sin embargo, la selección dependiente de frecuencias ya sea negativa o positiva, ha sido la más aplicada en estudios con lagartijas (Abalos *et al.*, 2016).

Uno de los ejemplos más conocidos de estas asociaciones se encuentra en la lagartija *Uta stansburiana*, en donde el polimorfismo se explica por la SDF negativa, en

donde existen tres morfotipos alternativos en machos, el cual argumenta un sistema piedra-papel-tijeras, en donde una estrategia es mejor a otra, pero vulnerable a una tercera. Las tres estrategias en cuestión están asociadas a machos cuyos cuerpos presentan gargantas de color anaranjado, azul o amarillo. Los anaranjados tienen niveles más altos de testosterona y son los más agresivos, son ultradominantes, defienden territorios grandes e invaden territorios de machos azules (piedra). A su vez, los azules son menos agresivos y defienden territorios más pequeños, son menos poligámicos que los anaranjados y defienden particularmente a ciertas hembras (tijeras). Por su parte, los machos con líneas amarillas en la garganta son furtivos pues se confunden con las hembras cuya garganta también presenta líneas amarillas; incluso se comportan como ellas, y logran así pasar desapercibidos por los machos territoriales y pueden copular con las hembras (papel) (Figura 8). Cada lagartija utiliza una estrategia reproductiva diferente, y tanto su color como su posición social y comportamiento territorial están sobre todo determinados por su genética (Sinervo y Lively, 1996). Estos machos no pueden decidir o cambiar de estrategia, no aprenden el comportamiento, sino que lo heredan. Per se; es una estrategia evolutivamente estable (EEE).

La coexistencia de varias estrategias reproductivas ha sido descrita para otras especies de lagartijas como *Urosaurus ornatus* (Hamilton y Sullivan, 2005), *Podarcis melisellensis* (Huyghe *et al.*, 2012), *Lacerta schreiberi* (Martín y López, 2009) entre otras, aunque no en todos los casos las variantes morfológicas actúan de la misma manera. En algunas ocasiones, rasgos como son las variaciones en color se han perdido sin tener un efecto en su comportamiento, sugiriendo así que los rasgos morfológicos pueden ser evolutivamente independientes del comportamiento (Wiens, 2000).

Por otra parte, es importante recordar que la dinámica piedra-papel-tijeras puede ser restringida por parámetros y escenarios evolutivos específicos y por las condiciones ecológicas (Sinervo *et al.*, 2007). La dinámica piedra-papel-tijeras hace posible que se mantengan los polimorfismos genéticos ya que, conforme pase el tiempo, el morfotipo dominante acaba cambiando debido a la selección sexual y el cambio de ciclo hace que los tres morfotipos sigan dejando su carga genética (Alonzo y Sinervo, 2001).

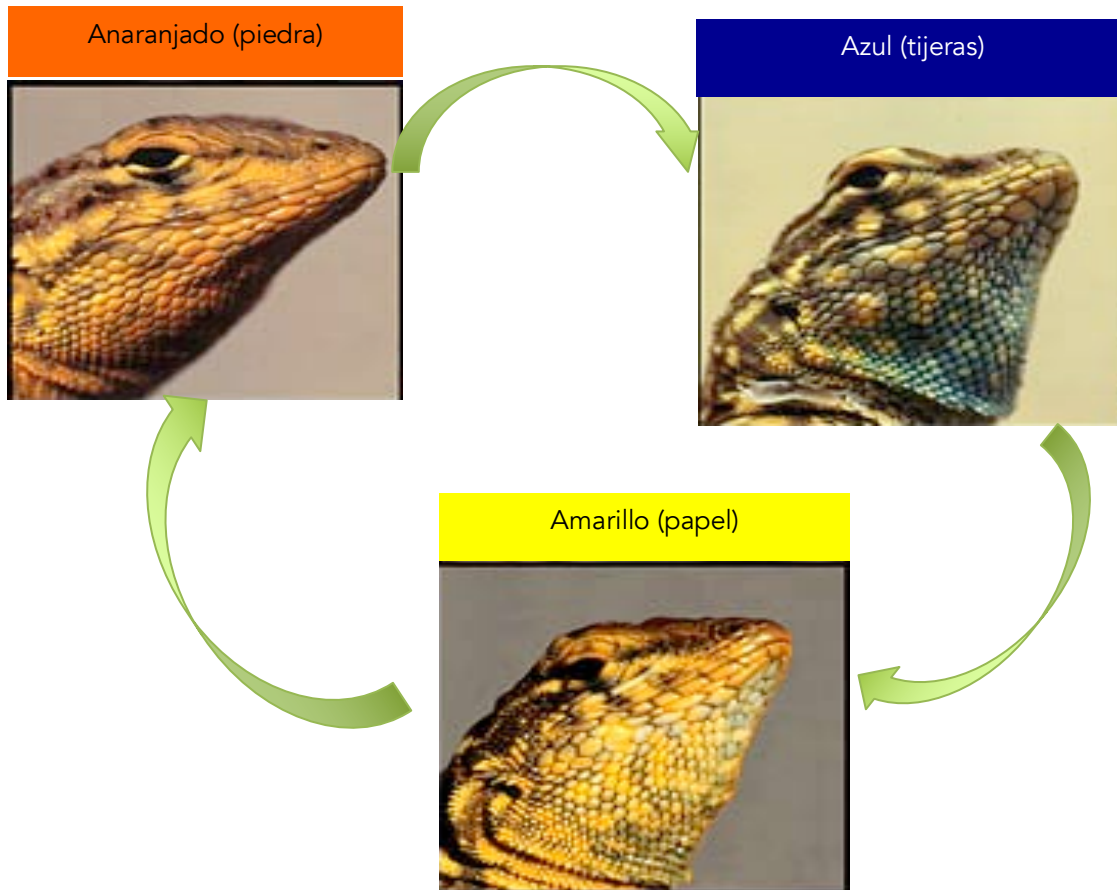


Figura 8. Patrón de coloración de la garganta en *Uta stansburiana* que representa el modelo piedra-papel-tijeras. Los anaranjados son los más agresivos, ultradominantes, defienden territorios grandes e invaden territorios de machos azules (piedra). A su vez, los azules son menos agresivos y defienden territorios más pequeños, son menos poligámicos que los anaranjados y defienden particularmente a ciertas hembras (tijeras). Por su parte, los machos con líneas amarillas en la garganta son furtivos pues se confunden con las hembras e incluso se comportan como ellas, y logran así pasar inadvertido por los machos territoriales y copular con las hembras (papel) (Sinervo y Lively, 1996).

Se trata de dos mecanismos, la competencia transgeneracional entre machos y la selección sexual de las hembras, que se suman y así forman la dinámica piedra-papel-tijeras. Si no se produjeran ambos ciclos no variarían tan rápidamente ni seguirían coexistiendo los tres morfotipos (Alonzo y Sinervo, 2001). Sin embargo, es necesario tomar en cuenta las interacciones de depredación: apostática y antiapostática (Sinervo y Calsbeek, 2006; Gray y McKinnon, 2006). Por ejemplo, bajo SDF los niveles de depredación varían conforme las variaciones del polimorfismo en la población, lo que

conlleva a un tipo de SDF, selección apostática, cuando el morfotipo raro tiene ventajas en comparación con el morfotipo común, y antiapostática en el caso contrario en la interacción depredador-presa (Sinervo y Calsbeek, 2006).

En *Sceloporus* la comparación entre polimorfismos es escasa (Rand, 1990, Rand, 1992; Calisi, 2006). El empleo de la coloración para diferenciar atributos fenotípicos resulta útil y relativamente sencillo, dado que se puede integrar en variables categóricas que son distinguibles a la vista. La presencia de polimorfismos impacta en la tasa de calentamiento y en la captación de energía necesaria para la alimentación, crecimiento, reproducción, escape de depredadores, defensa de territorio y búsqueda de pareja (Forsman, 1999).

Por lo anterior, el eje central de este estudio se basa en las conductas agresivas de la lagartija polimórfica *Sceloporus aeneus*. Las preguntas para responder fueron:

¿Cuál es el papel de la coloración lateral de los machos en las interacciones sociales? ¿La agresividad de los machos es igual durante toda la temporada de reproducción?

OBJETIVOS

General

Comparar las conductas agresivas entre los tres morfotipos de coloración de machos de *Sceloporus aeneus* durante la temporada de reproducción.

Específicos

- Describir las conductas agonistas entre morfotipos de coloración de machos de *Sceloporus aeneus*.
- Comparar las conductas agresivas entre los morfotipos de *Sceloporus aeneus*.
- Comparar la variación mensual de la agresividad por morfotipo de color, durante la temporada de reproducción.

- Conocer la relación entre las conductas agresivas y la coloración de los machos de *Sceloporus aeneus*.

HIPÓTESIS

Las conductas agonistas de los machos de *Sceloporus aeneus* es diferente entre los morfotipos. Se espera que los machos con colores más brillantes presenten los niveles de agresividad más altos que los machos con colores opacos, emulando la estrategia “piedra-papel-tijeras” propuesta en *Uta stansburiana* (Figura 9).

La agresividad será diferente durante la temporada de reproducción, en el cual los individuos tendrán los niveles de agresividad más baja al inicio y al final de la temporada, teniendo el pico de máxima agresividad en los meses de abril y mayo.

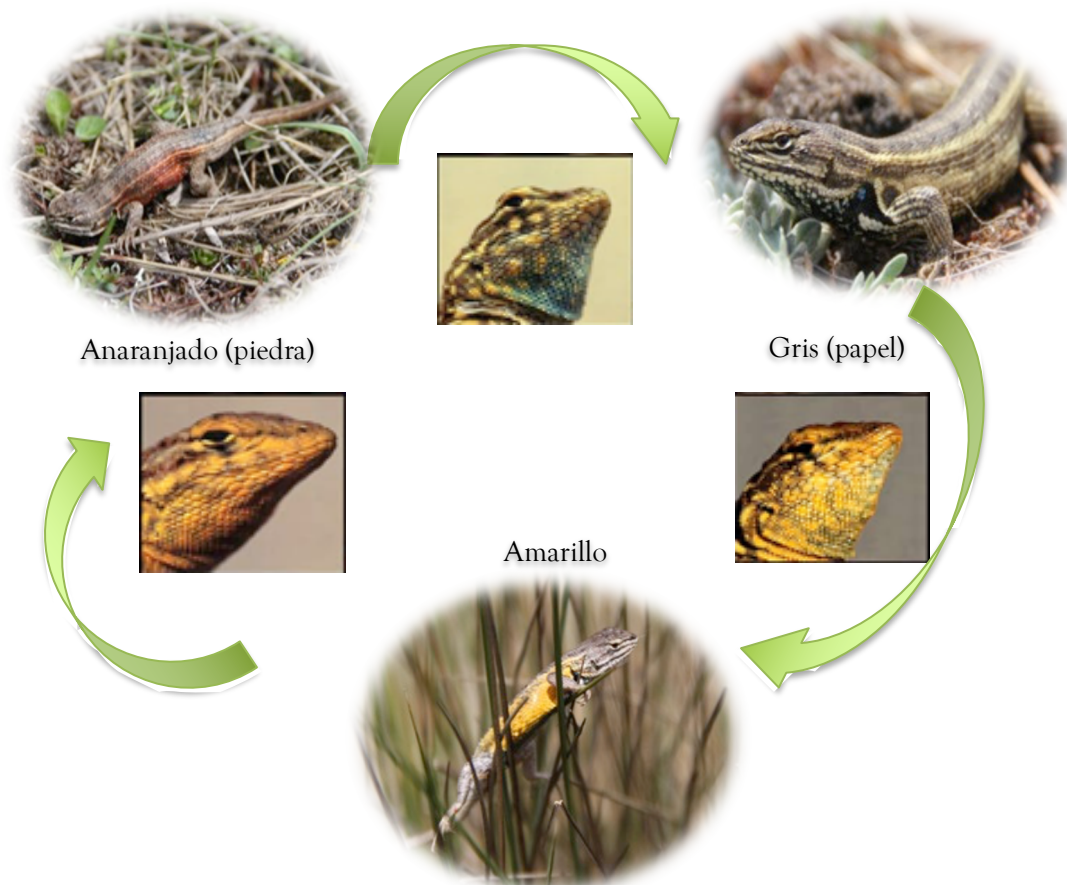


Figura 9. Patrón de coloración de *Sceloporus aeneus* que emula la estrategia piedra-papel-tijeras de *Uta stansburiana*. Para *S. aeneus* se espera que los machos anaranjados sean los machos más agresivos y ultradominantes (piedra); los machos amarillos sean menos agresivos y con territorios pequeños para

que defiendan a ciertas hembras (tijeras). Finalmente, los machos grises, con más parecido a las hembras sean furtivos.

MATERIAL Y MÉTODO

Colecta de individuos y determinación de fenotipos de coloración

Se capturaron 224 individuos adultos machos; 77 amarillos, 59 anaranjados y 88 grises en la localidad Villas del Campo. Los individuos se colectaron manualmente durante los meses de reproducción (marzo-junio) de 2015 y 2016. Las lagartijas fueron colocadas individualmente en bolsas de manta, etiquetadas y transportadas al laboratorio de Ecología y Conducta de la Facultad de Ciencias de la UAEMéx donde se mantuvieron en cautiverio al menos una semana previa a las pruebas conductuales, periodo en el que se monitoreó su estado general y alimentación. En cautiverio, las lagartijas se mantuvieron individualmente en terrarios de plástico (60 X 40 X 32 cm) provistos de *peat moss* como sustrato, una lámpara como fuente de calor, una lámpara de luz natural *Vitalite* y un macollo como refugio, el cual fue traído del sitio de colecta (Figura 10). Las lagartijas se mantuvieron con un fotoperiodo de 11 horas luz:13 horas oscuridad, lo que asemejó las condiciones naturales en el área de estudio. Cada lagartija se alimentó diariamente con 5 larvas de tenebrio (*Tenebrio* sp) y se les suministró agua por rociado.

A su llegada, a cada individuo se le midió la morfometría corporal (longitud-hocico-cloaca, ancho y largo de la cabeza, longitud del fémur y distancia interaxilar) con un vernier (0.01mm), se pesó con una balanza (0.01gr) y fotografió (ver sección anterior). Los fenotipos se diferenciaron al momento del procesamiento ya que la coloración no se modifica por el estrés de la manipulación. De los individuos se distinguieron tres morfotipos de coloración lateral (gris, amarillo y anaranjado).

Los ejemplares se mantuvieron en cautiverio por al menos una semana previa a las pruebas conductuales, periodo en el que se monitoreó su estado general y alimentación.

Al finalizar los análisis conductuales, cada individuo se marcó permanentemente por ectomización de falanges, lo cual no afecta la supervivencia o motricidad de los individuos (Lemos-Espinal *et al.*, 2005) y fueron regresados al sitio donde fueron capturados.

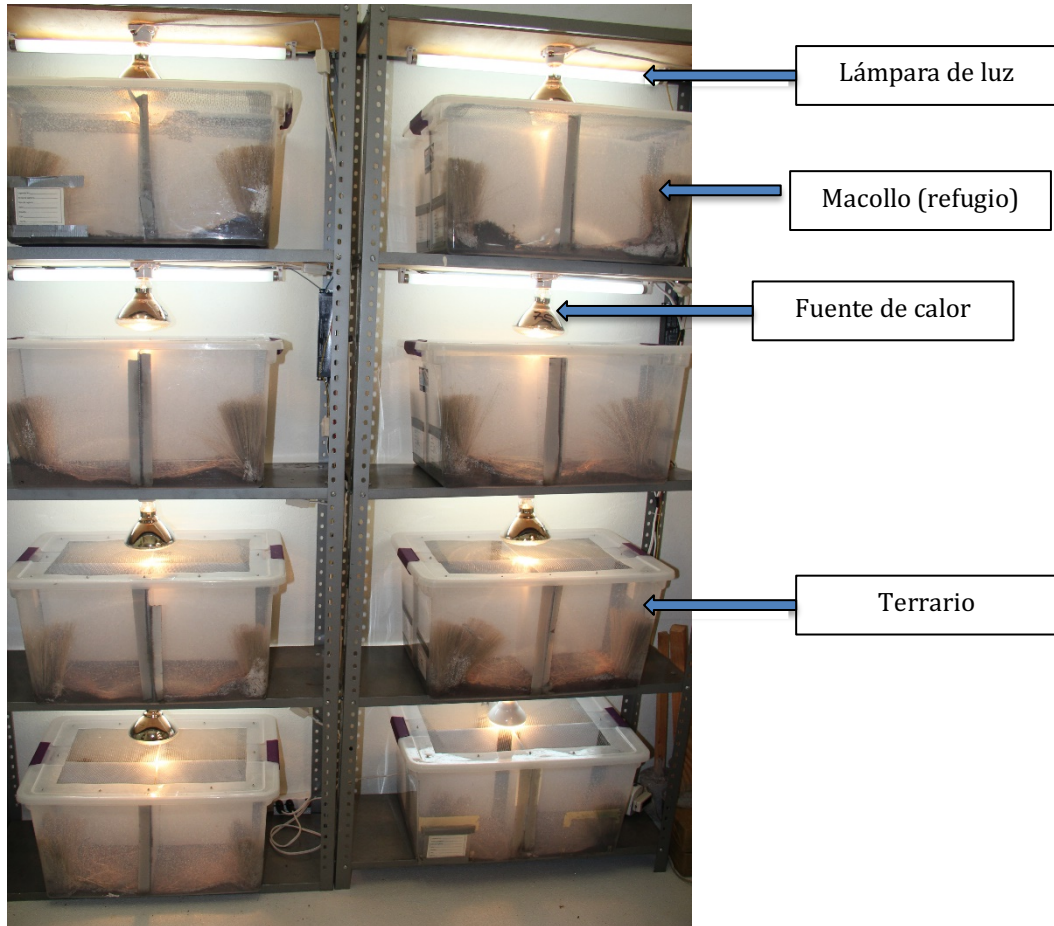


Figura 10. Terrarios en donde se mantuvieron en cautiverio las lagartijas adultas de *Sceloporus aeneus* bajo condiciones controladas en el Laboratorio de Ecología y Conducta de la Facultad de Ciencias, UAEMéx.

Agresividad y dominancia

La agresividad y la dominancia se evaluaron en un terrario de plástico corrugado blanco (*Coroplast*) (40L X 30^a X 30H cm) con aglomerado de corcho expandido como sustrato. El terrario fue equipado con un foco incandescente (150 watts) y con una división opaca deslizable en el centro, de tal manera que el terrario quedó dividido en dos secciones iguales (Figura 11).

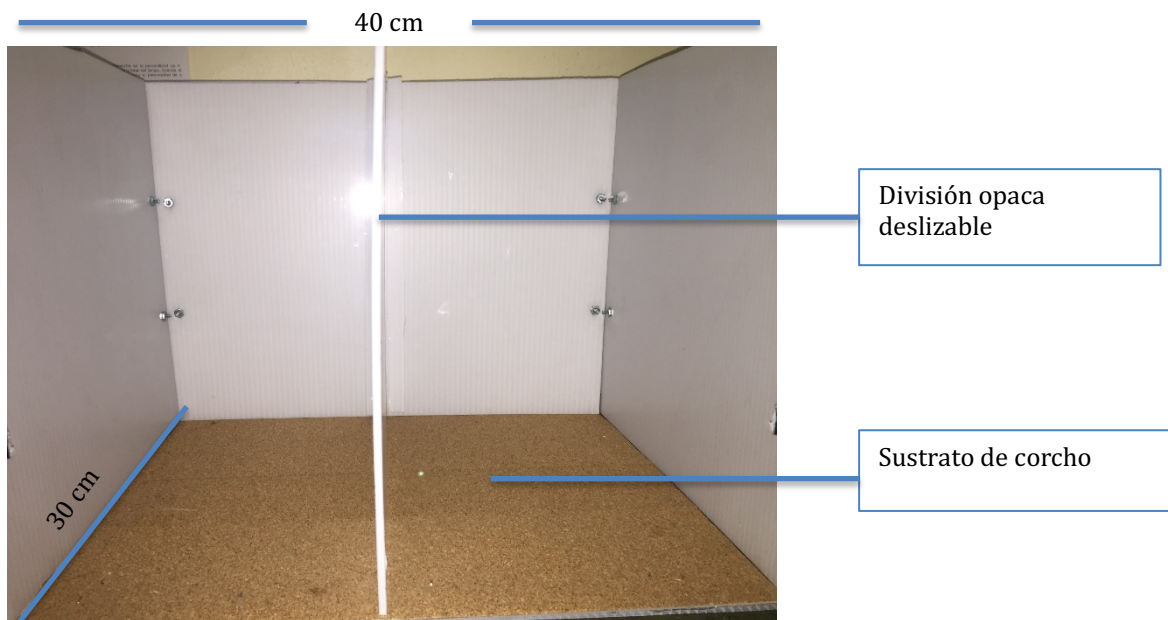


Figura 11. Terrario de plástico corrugado para evaluar las interacciones agonistas de *Sceloporus aeneus*, con sustrato de conglomerado de corcho expandido, se observa la división opaca deslizable y al frente una pared de acrílico transparente para poder realizar las grabaciones de las conductas.

Las interacciones se evaluaron en pares con individuos de LHC similar (± 1.25 mm; $p > 0.05$). Se organizaron interacciones entre los diferentes fenotipos: gris-amarillo, gris-anaranjado y amarillo-anaranjado y dentro del mismo fenotipo: gris-gris, amarillo-amarillo y anaranjado-anaranjado.

Durante la prueba, cada lagartija fue colocada en una sección del terrario por 10 minutos para permitir su aclimatación y que adquiriera su temperatura óptima (32°C) (Andrews *et al.*, 1999). La temperatura de cada lagartija se midió a 50 cm de distancia en el dorso con un termómetro digital infrarrojo (Fluke 62 ®). Después de los primeros 10 minutos, la división opaca se retiró para permitir que ambas lagartijas interactuaran libremente dentro del terrario, la conducta se monitoreó durante 20 minutos (tiempo suficiente para que un individuo establezca su jerarquía) con una cámara de video de alta definición. Los videos se analizaron posteriormente para determinar la respuesta conductual de los individuos.

RESULTADOS

De los videos se extrajeron las variables de agresividad (Tabla 2), para cada individuo se registró el número total de contactos físicos (mordidas, intentos de mordida, embestidas, acercamientos, contactos y coletazos) así como el número total de despliegues visuales (*push-ups*, compresiones laterales, movimientos de cabeza, movimientos y vibraciones de cola, tocar al oponente con la lengua, cuerpo arqueado y abultamiento de la garganta). Para establecer la jerarquía en las interacciones se clasificaron en tres: dominante, subordinado y neutro. El individuo dominante se definió como aquel que realizó el mayor número de contactos físicos y mayor número de despliegues visuales y que no permitió la aproximación del individuo subordinado (Baird *et al.*, 2013; Bastiaans *et al.*, 2013). La posición del individuo subordinado fue la de permanecer inmóvil además de huir y demostrar menor número de actos y despliegues agresivos (Baird *et al.*, 2013). Las interacciones neutras fueron aquellas en donde no se logró diferenciar el estatus de cada individuo ya que sus despliegues fueron similares en intensidad y no se pudo apreciar el papel que cada uno asumió.

De las conductas observadas (Tabla 3): *Push-ups*, comprensión lateral y abultamiento de garganta, intento de mordida y movimientos de cola, fueron las conductas agresivas con promedios más altos durante las interacciones. Asimismo, se observa a las huidas con promedios altos. Debido a que algunas conductas ocurrieron con una frecuencia muy baja, se analizaron en dos grupos: las conductas relacionadas con contactos físicos y los despliegues visuales.

Tabla 2. Descripción de las conductas agonísticas observadas durante los encuentros diádicos de machos de *Sceloporus aeneus*. Algunas conductas fueron extraídas de la literatura; sin embargo, algunas fueron visualizadas en este estudio.

Conductas	Descripción	Autor
Conductas físicas		
Mordida	Una lagartija agarra a su adversario con el hocico	Garland <i>et al.</i> , 1990; Smith and John-Alder, 1999; Bastiaans <i>et al.</i> , 2013
Intento de mordida	Cuando una lagartija se lanza con el hocico abierto hacia su adversario; sin embargo, no logra agarrarlo	Este estudio
Embestida	Una lagartija lanza enérgicamente su cuerpo contra un adversario	Bastiaans <i>et al.</i> , 2013
Acercamientos	Una lagartija se acerca rápidamente a un oponente que de inmediato se retira	Cooper y Burns 1987; Smith y John-Alder, 1999; Bastiaans, 2013; Martin <i>et al.</i> , 2015
Huida	La lagartija se retira cuando su oponente se acerca a él.	Cooper y Burns, 1987; Smith y John-Alder, 1999; Bastiaans, 2013; Martin <i>et al.</i> , 2015
Lengüeteo	La lagartija focal toca al oponente con su lengua, pero no hay mordida	Bastiaans <i>et al.</i> , 2013
Coletazo	La lagartija usa su cola para golpear a su oponente	Este estudio
Conductas visuales		
<i>Push-ups</i>	Flexiones del cuerpo hacia arriba y hacia abajo al flexionar y estirar sus extremidades ("lagartijas")	Smith y John-Alder, 1999; Sheldahl y Martins, 2000.
Comprensión lateral	Cuando la lagartija comprime su cuerpo verticalmente para mostrar su coloración lateral	Cooper y Burns, 1987; Smith y John-Alder, 1999; Sheldahl y Martins, 2000; Brandt 2003; Bastiaans <i>et al.</i> , 2013
Movimientos de cabeza	Movimientos verticales de la cabeza hacia arriba y hacia abajo	Moore y Marler, 1987
Contactos	La lagartija focal entra en contacto con su oponente sin que exista mordida o lengüeteo	Bastiaans <i>et al.</i> , 2013
Movimientos de cola	La cola se mueve hacia arriba y hacia abajo (puede volverse rígida)	Sheldahl y Martins, 2000; Bastiaans <i>et al.</i> , 2013; Martin <i>et al.</i> , 2015
Vibraciones de cola	Movimientos laterales rápidos de la cola	Bastiaans <i>et al.</i> , 2013
Cuerpo arqueado	La columna vertebral del lagarto está doblada en un arco cóncavo	McEvoy <i>et al.</i> , 2013
Abultamiento de garganta	Extensión de la garganta. Se realiza individualmente o en combinación con flexiones y compresiones laterales.	Este estudio
Tocar el sustrato con el hocico	La lagartija toca el sustrato con el hocico	Bastiaans <i>et al.</i> , 2013

Tabla 3. Media y desviación estándar (SD) de las conductas agresivas mostradas por cada morfotipo de color en machos de *Sceloporus aeneus* durante los enfrentamientos diádicos.

Conducta	Morfotipo	Media	SD
Mordida	Gris	0.17	1.00
	Amarillo	0.22	0.98
	Anaranjado	0.46	3.00
Intento de mordida	Gris	3.40	0.36
	Amarillo	3.25	0.37
	Anaranjado	3.60	0.46
Embestidas	Gris	1.95	0.20
	Amarillo	1.52	0.17
	Anaranjado	1.40	0.18
Acercamientos	Gris	0.90	1.95
	Amarillo	0.78	1.52
	Anaranjado	0.81	1.40
Huidas	Gris	5.17	5.38
	Amarillo	5.61	6.82
	Anaranjado	6.08	8.18
Lengüeteo	Gris	0.36	1.17
	Amarillo	0.31	0.93
	Anaranjado	0.44	0.95
Coletazo	Gris	0.41	1.04
	Amarillo	0.23	0.74
	Anaranjado	0.14	0.60
<i>Push-ups</i>	Gris	14.44	21.79
	Amarillo	11.86	24.15
	Anaranjado	8.00	17.07
Comprensión lateral	Gris	5.39	8.42
	Amarillo	5.74	9.63
	Anaranjado	4.61	10.06
Movimientos de cabeza	Gris	2.78	3.84
	Amarillo	4.32	7.70
	Anaranjado	2.97	6.10
Contactos	Gris	0.81	1.54
	Amarillo	0.62	1.11
	Anaranjado	1.31	2.32
Movimientos de cola	Gris	4.73	8.20
	Amarillo	3.43	4.78
	Anaranjado	3.14	5.39
Vibraciones de cola	Gris	0.56	1.70
	Amarillo	1.01	3.95
	Anaranjado	0.19	0.88
Cuerpo arqueado	Gris	2.80	3.81
	Amarillo	3.21	4.38
	Anaranjado	2.68	5.86
Abultamiento de garganta	Gris	3.83	5.71
	Amarillo	4.61	7.71
	Anaranjado	3.51	7.92

De manera general, no se encontraron diferencias en los contactos físicos entre los morfotipos de coloración (Tabla 4; $H_{2, 224} = 1.73$ $p = 0.42$); sin embargo, si se encontraron para los despliegues visuales (Tabla 4; $H_{2, 224} = 6.21$ $p=0.04$), donde los

machos anaranjados tuvieron frecuencias más bajas que los amarillos ($U_{136} = 1806.5 p = 0.041$) y grises ($U_{147} = 2011.5 p = 0.021$); mientras que amarillos y grises presentaron frecuencias similares ($U = 3243.5 p = 0.63$).

Tabla 4. Media, desviación estándar (SD) y valor de significancia de la prueba Kruskal-Wallis de las conductas agresivas mostradas por los machos de *Sceloporus aeneus* durante las interacciones macho-macho. En negritas se observa el valor significativo.

Conducta	Morfotipo	Media	SD	H	P
Contactos físicos	Gris	4.77	6.31	1.73	0.42
	Amarillo	3.69	5.42		
	Anaranjado	5.12	7.73		
Despliegues visuales	Gris	34.89	43.85	6.21	0.04
	Amarillo	34.49	52.49		
	Anaranjado	25.53	45.01		

Por otra parte, se encontró variación mensual durante la temporada de reproducción en los contactos físicos (Figura 12 A; $H_{3, 224} = 17.26 p = 0.001$). Durante marzo (6.14 ± 1.74) los individuos mostraron el mayor número de contactos, mientras que en junio las frecuencias de contactos físicos fueron más bajas (1.92 ± 0.90). Asimismo, los despliegues visuales mostraron diferencias significativas entre los meses de reproducción de la especie ($H_{3, 224} = 8.87 p = 0.03$; Figura 12 B), en marzo (21.20 ± 9.48) y junio (30.04 ± 10.88) las lagartijas muestran menor número de despliegues visuales, mientras que en abril (42.37 ± 15.96) y mayo (37.83 ± 13.95) se observó el mayor número de despliegues visuales (Figura 12 A). Durante las interacciones entre los individuos de este morfotipo de color, no se encontraron diferencias significativas en los contactos físicos ($U_{224} = 5.63 p = 0.31$), ni en los despliegues visuales ($U_{224} = 5.77 p = 0.48$). De forma similar, no se observaron diferencias en las interacciones entre morfotipos: gris-amarillo, contactos físicos ($U_{52} = 347 p = 0.86$) y despliegues visuales ($U_{52} = 345.50 p = 0.89$); gris-anaranjado, contactos físicos ($U_{32} = 146 p = 0.515$) y despliegues visuales ($U_{32} = 98.50 p = 0.270$); amarillo-anaranjado, contactos físicos ($U_{38} = 241 p = 0.080$) y despliegues visuales ($U_{38} = 151 p = 0.40$).

Finalmente, se encontró una ligera asociación entre las conductas agresivas y la coloración de los machos (Tabla 5). Se observa una asociación positiva en el número de despliegues y el tamaño de la lagartija ($\rho=0.314$ $p < 0.001$); es decir, los individuos más grandes presentarán mayor número de despliegues. Similarmente, se observa asociación débil entre los contactos físicos y la saturación del abdomen ($\rho=0.154$ $p=0.022$), y entre el tono gular ($\rho=0.165$ $p=0.015$). Para los despliegues visuales se observa asociación negativa débil con el brillo del abdomen ($\rho=-0.144$ $p=0.035$) y con la saturación lateral ($\rho=-0.164$ $p=0.015$).

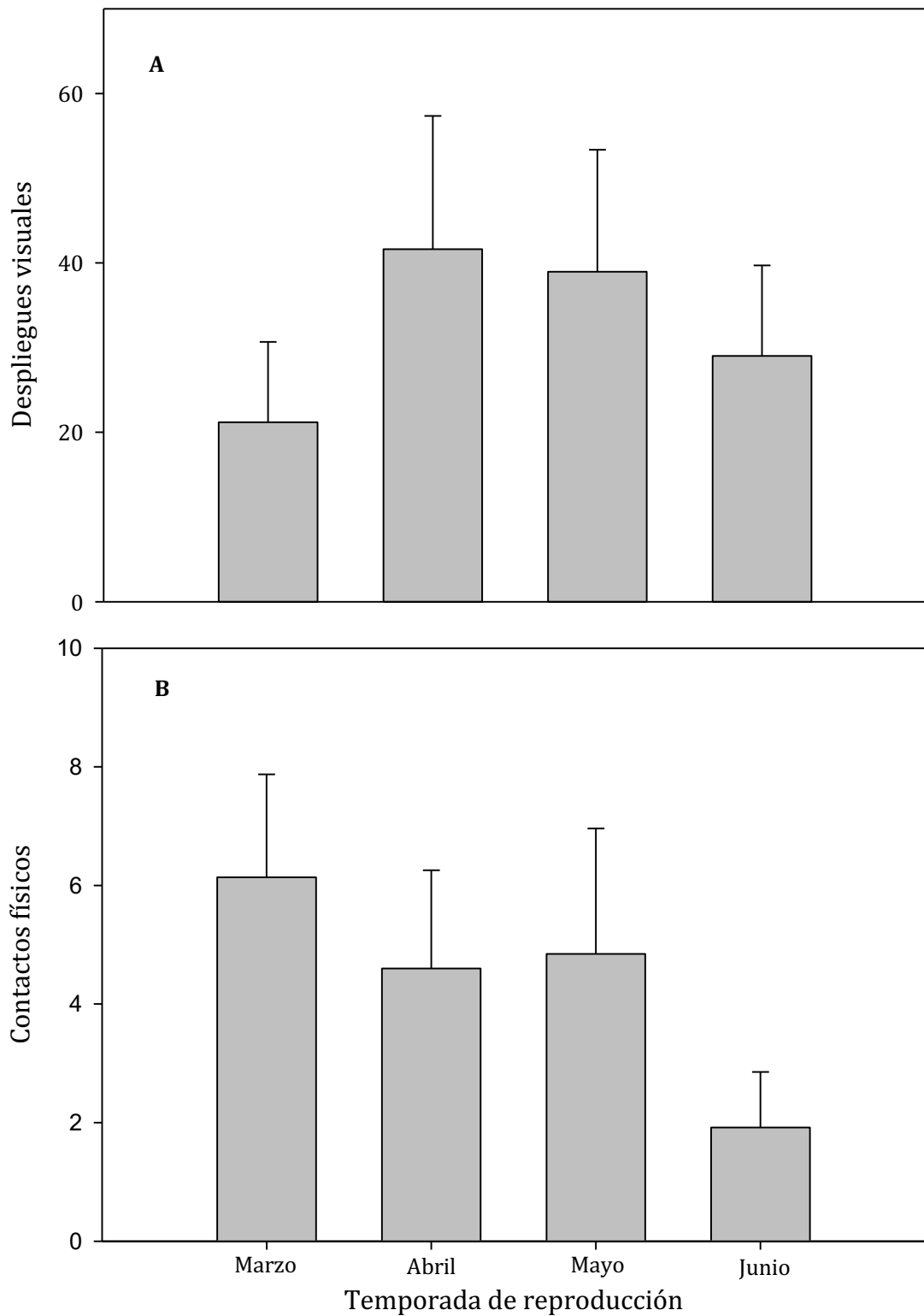


Figura 12. Variación mensual de la agresividad (media y error estándar) en machos de *Sceloporus aeneus* de Calimaya, México. A) despliegues visuales y B) contactos físicos.

Tabla 5. Coeficientes de correlación de Spearman entre agresividad, tamaño (LHC) y componentes de coloración en *Sceloporus aeneus*.

		Contac	Desplie	LHC	Tono Abdomen	Satura Abdomen	Brillo Abdomen	Tono Lateral	Satura Lateral	Brillo Lateral	Tono Gular	Satura Gular	Brillo Gular
Contactos	Rho	1.000	.472**	.080	.084	.154*	.009	-.132	-.032	-.112	.165*	.019	-.119
	Sig.	.	<.001	.234	.212	.022	.889	.051	.637	.099	.015	.785	.078
Despliegues	Rho	.472**	1.000	.314**	.029	.067	-.144*	.099	-.164*	-.069	.001	.016	-.098
	Sig.	<.001	.	<.001	.664	.321	.033	.144	.015	.310	.993	.815	.150
LHC	Rho	.080	.314**	1.000	.117	.265**	-.161*	.082	-.070	-.069	.095	.085	-.155*
	Sig.	.234	<.001	.	.081	<.001	.016	.225	.301	.308	.160	.209	.021
Tono Abdomen	Rho	.084	.029	.117	1.000	.477**	-.214**	.064	-.045	-.112	.488**	.255**	-.230**
	Sig.	.212	.664	.081	.	<.001	.001	.344	.505	.098	<.001	<.001	<.001
Saturación Abdomen	Rho	.154*	.067	.265**	.477**	1.000	-.124	.010	.147*	-.108	.303**	.477**	-.298**
	Sig.	.022	.321	<.001	<.001	.	.066	.885	.030	.112	<.001	<.001	<.001
Brillo Abdomen	Rho	.009	-.144*	-.161*	-.214**	-.124	1.000	.047	-.035	.182**	-.078	-.096	.611**
	Sig.	.889	.033	.016	.001	.066	.	.486	.601	.007	.249	.155	<.001
Tono Lateral	Rho	-.132	.099	.082	.064	.010	.047	1.000	-.357**	.191**	-.066	.181**	.050
	Sig.	.051	.144	.225	.344	.885	.486	.	<.001	.005	.329	.007	.461
Saturación Lateral	Rho	-.032	-.164*	-.070	-.045	.147*	-.035	-.357**	1.000	.559**	-.077	-.060	-.162*
	Sig.	.637	.015	.301	.505	.030	.601	<.001	.	<.001	.254	.374	.017
Brillo Lateral	Rho	-.112	-.069	-.069	-.112	-.108	.182**	.191**	.559**	1.000	-.176**	-.058	.106
	Sig.	.099	.310	.308	.098	.112	.007	.005	<.001	.	.009	.390	.119
Tono Gular	Rho	.165*	.001	.095	.488**	.303**	-.078	-.066	-.077	-.176**	1.000	.244**	-.229**
	Sig.	.015	.993	.160	<.001	<.001	.249	.329	.254	.009	.	<.001	<.001
Saturación Gular	Rho	.019	.016	.085	.255**	.477**	-.096	.181**	-.060	-.058	.244**	1.000	.007
	Sig.	.785	.815	.209	<.001	<.001	.155	.007	.374	.390	<.001	.	.920
Brillo Gular	Rho	-.119	-.098	-.155*	-.230**	-.298**	.611**	.050	-.162*	.106	-.229**	.007	1.000
	Sig.	.078	.150	.021	<.001	<.001	<.001	.461	.017	.119	<.001	.920	.

DISCUSIONES

Las lagartijas son organismos usados para estudios del color polimórfico porque muestran colores brillantes correlacionados con la conducta, que son fuertemente expresados (Cooper y Greenberg, 1992; Baird *et al.*, 2013).

Los machos de *S. aeneus* a menudo son agresivos con sus congéneres y esto se demostró en el experimento de laboratorio de los tres morfotipos, donde casi todos los individuos realizaron al menos una agresión hacia su oponente. El presente estudio reveló que la agresividad de los machos de *S. aeneus* está determinada básicamente por despliegues visuales, en donde los individuos dominantes muestran una serie de conductas estereotipadas durante las interacciones con otros machos. Conductas representadas principalmente por “*push-ups*”, compresiones laterales, abultamiento de garganta, cuerpo arqueado y movimientos de cola, cuya función posiblemente sea mostrar sus atributos (color, tamaño, condición, etc.). Además, estas conductas suelen acompañarse con embestidas y contactos físicos (mordidas, intentos de mordidas, coletazos y lengüeteo), conductas similares a las encontradas en otros saurios pertenecientes al género *Sceloporus* (Smith y John-Alder 1999; Langkilde y Boronow, 2010; McEvoy *et al.*, 2013; Bastiaans *et al.*, 2013).

De manera particular, el despliegue “*push-up*” es una señal convencional agresiva, ya que está representada por una secuencia de patrones que implica levantar todo el cuerpo lejos del sustrato como lo planteó Peters y Ord en 2003, que observó a *Amphibolurus muricatus*. Sin embargo, es probable que los movimientos de este tipo sean extenuantes, particularmente cuando se repiten rápidamente en combates. Por lo tanto, deben estar limitados por factores fisiológicos como la fuerza o la capacidad anaeróbica, como se ha demostrado para la compresión lateral en *Uta stansburiana* (Brandt 2003) y *A. muricatus* (Van Dyk y Evans, 2008) que revelan que las contingencias sociales también son importantes, que múltiples mecanismos operan al mismo tiempo y sobre todo que la expresión de la señal estabilizada por un mecanismo (por ejemplo, restricciones físicas), no necesita excluir el empleo de señales que operan bajo un mecanismo diferente.

El polimorfismo del color en esta especie no parece mantenerse mediante estrategias alternativas territoriales o de apareamiento como ocurre en otros vertebrados (Sinervo y Lively, 1996; Pryke y Griffith, 2006). El color anaranjado en otras lagartijas se ha asociado con la variación en los niveles de agresividad. En la familia Phrynosomatidae, por ejemplo, los machos anaranjados en *U. stansburiana* (Sinervo y Lively 1996) y *S. consorbinus* (Rand, 1990) son altamente agresivos, pero uno de los menos agresivos en *U. ornatus* (Carpenter, 1995) y *S. grammicus* (Bastiaans *et al.*, 2013). En este estudio se encontró que los machos anaranjados suelen tener más contactos físicos y menos despliegues que los otros morfotipos (Tabla 4); por lo que se piensa que su estrategia es atacar físicamente a su oponente porque confían en su condición. No obstante, los machos amarillos y grises son los que presentan mayor número de despliegues visuales, es decir que ellos expresan señales a través de conductas para expresar su estado y de esta manera reducir los costos que genera un enfrentamiento con otro macho, como lo mencionan Aragón y López (2006). Bajo este contexto, el patrón de coloración de *Sceloporus aeneus* respaldaría la estrategia piedra-papel-tijeras de *Uta stansburiana*. En el que los machos anaranjados son los más agresivos y dominantes (piedra) ya que presentan mayor número de contactos físicos; los machos amarillos presentan mayor número de despliegues visuales por lo que serían los machos con territorios pequeños para que defiendan a ciertas hembras (tijeras). Finalmente, los machos grises, con más parecido a las hembras serían furtivos.

Se desconocen los costos de producir las señales de color y cómo la señal es honesta en los machos; como tal, las señales honestas pueden ser el resultado de los costos de mantener los ornamentos. Por ejemplo, si la expresión del color reproductivo aumenta la susceptibilidad de los machos a la depredación o pone en peligro la supervivencia, sólo los individuos de alta calidad pueden arriesgarse a la expresión de manchas de color grandes y brillantes (Cooper y Greenberg, 1992; Wiens, 2000). Muchos componentes conductuales de los despliegues de *Sceloporus aeneus* se han observado en otras lagartijas de la familia Phrynosomatimade, incluyendo principalmente la comprensión lateral del cuerpo, movimientos de cabeza/*push-ups* y la extensión del saco gular, ya que estos comportamientos pueden impulsar la evolución visible de los despliegues (Wiens, 2000). Por lo tanto, *Sceloporus aeneus* debe

considerarse como una lagartija agresiva con mayor exhibición de despliegues visuales que contactos físicos.

Por otro lado, la relación encontrada entre la agresividad y la saturación del vientre, si bien no difiere entre morfotipos, si sugiere que la agresión puede estar señalizada por los parches azules que tiene su base en morfología celular y posiblemente producción de plaquetas de iridióforos y melanina. Por ejemplo, Zúñiga-Vega y colaboradores (2021) describen que en *Sceloporus*, el área y el brillo de los parches abdominales indican el tamaño y la condición corporal de los machos, ya que estos muestran sus parches levantando y aplanando el cuerpo lateralmente durante los encuentros agonísticos, así como hacia posibles depredadores (Aragón y López, 2016).

Asimismo, la diferencia encontrada en el largo de la cabeza entre morfotipos (Capítulo 4, $F_{425} = 5.041$, $p=0.007$), hace suponer que los machos anaranjados tendrían ciertas ventajas sobre los otros morfotipos. Por ejemplo, al tener una cabeza más larga beneficiaría su desempeño locomotor y mejoraría sus territorios, obtención de cópulas y recursos (Sinervo y Calsbeek, 2006). Para el caso particular de *S. aeneus*, la competencia entre machos ya sea por defensa de territorio o por adquisición de cópulas, no conlleva diferencias conductuales entre morfotipos, lo que sugiere que las estrategias de apareamiento asociadas a un desempeño diferencial entre machos no existen o al menos estas pueden enfocarse en aspectos fisiológicos y no a la morfología.

Probablemente, los resultados indican que estos atributos son candidatos para la selección sexual ya que las conductas agonistas son comunes entre las lagartijas (Baird *et al.*, 2013) y se sugiere que los machos que presentan más *push-ups* aprovechan un mayor acceso a las parejas como se observa en *Sceloporus grammicus* (Bastiaans *et al.*, 2014). Además, una de las primeras contribuciones de la teoría de juegos en biología evolutiva fue explicar la frecuencia con la que situaciones de conflicto se resuelven mediante combates ritualizados. La explicación clásica de este fenómeno era que las especies se beneficiaban al evitar combates reales, en los que los combatientes corrían el riesgo de resultar gravemente heridos. Si los miembros de una especie mueren en sus luchas internas (por ejemplo, en combates territoriales), la productividad de la

especie baja y la especie puede ser suplantada por otra que resuelva sus conflictos domésticos de forma ritualizada. Si los animales utilizan gruñidos y posturas en lugar de zarpazos y mordiscos para resolver sus disputas, debemos suponer que lo hacen para evitar un costo mayor a nivel individual, y no por el bien de la especie. La teoría de juegos resultó la herramienta ideal para analizar dichos conflictos (Aragón y López, 2006). Por lo tanto, en *Sceloporus aeneus*, los morfotipos de color funcionan con despliegues visuales, por lo cual se evitan enfrentamientos directos los cuales representan mayor gasto de energía y riesgos para los individuos que en algunos casos imposibilita su posterior reproducción.

Aunado a ello, se observó una variación mensual en la agresividad. Los meses de abril y mayo son los meses con mayores niveles de agresividad y esto coincide con los patrones estacionales de la espermatogénesis, en donde abril y mayo son el periodo con la máxima actividad testicular reportada para la especie (Hernández- Gallegos *et al.*, 2014). Por lo que se espera que en estos meses sea cuando se realizan la mayoría de las cópulas y por lo tanto los individuos deben asegurar el acceso a los recursos. Por otra parte, el aumento de los niveles de agresividad en el mes de abril, principalmente para los machos amarillos y anaranjados, podría ser el resultado del incremento en la abundancia que presentan estos morfotipos (Ver capítulo 4).

En una población de campo territorial, las relaciones que determinan el estatus social pueden establecerse mediante interacciones durante meses o incluso años (Bastiaans *et al.*, 2014), y la intensidad y los resultados de estas interacciones también pueden variar según las estaciones o los años.

Para que exista el piedra, papel y tijeras, debe tener una relación tal que no puede haber una que siempre gane, pues de lo contrario toda la población estaría compuesta de lagartijas con una sola estrategia y las otras desaparecerían. Asimismo, nuestros resultados demuestran que hay dos maneras en que podrían coexistir varias estrategias: una es que todas sean igualmente ventajosas respecto de la cantidad de crías que aseguran, mientras que la otra es que la ventaja aumente cuando las estrategias son raras; es decir, cuando sean poco abundantes (Sinervo y Lively, 1996; Bastiaans *et al.*, 2014).

En *S. aeneus*, las diferencias en la proporción de morfotipos de coloración podría ser evidencia de selección dependiente de frecuencias. Si bien, las frecuencias de los morfotipos anaranjados y amarillos son bajas en la población, las fluctuaciones en su frecuencia entre generaciones pueden estar asociadas directamente con la obtención de cópulas.

Por otra parte, nuestros resultados respaldan que en Phrynosomátidos no hay una asociación consistente entre la conducta y la morfología, sugiriendo que la evolución de estos rasgos no está estrechamente unida y que la coloración corporal es el resultado de un conjunto de procesos complejos que incluyen la morfogénesis del desarrollo, los mecanismos fisiológicos, las compensaciones (por ejemplo, la asignación de energía al sistema inmunitario o la deposición de pigmento), los perfiles hormonales e incluso factores externos como la temperatura y la cantidad y la calidad de los recursos alimentarios (Hews y Quinn, 2003; Assis et al., 2020). Por lo tanto, la coloración debe examinarse de manera integradora, centrándose en múltiples correlaciones fenotípicas putativos en lugar de características únicas. Sin embargo, los resultados sugieren que el polimorfismo de coloración en esta especie suele funcionar como una señal de estatus o capacidad de lucha en los conflictos de las interacciones agonistas que podría estar relacionado con las estrategias de apareamiento; en el cual, la agresividad está determinada básicamente por exhibición de despliegues en los meses de reproducción para evitar gastos innecesarios.

CONCLUSIONES

El estudio probó que la agresividad en la interacción macho-macho en la lagartija llanera *Sceloporus aeneus* está representada por contactos físicos al inicio de la temporada de reproducción y despliegues visuales a media temporada.

Se observó que no existen diferencias significativas en los contactos físicos; sin embargo, los morfotipos de color funcionan con despliegues visuales, por lo cual se evitan enfrentamientos directos los cuales representan mayor gasto de energía y riesgos para los individuos que en algunos casos imposibilita su posterior reproducción.

Se reporta que existe una variación mensual durante la temporada de reproducción en los contactos físicos, en la que se observa un mayor número de contactos físicos en el mes de marzo que indica el inicio de la temporada, mientras que en junio fue el mes con las frecuencias más bajas. Asimismo, para los despliegues visuales se observó que el pico con mayor número de despliegues fue durante abril y mayo.

Se comprobó que la coloración ventral y el tamaño juegan un papel en el desarrollo de la agresividad en esta especie. Sin embargo, los machos han desarrollado una estrategia: usar contactos físicos o mostrar despliegues para así ahorrar costos de energía que puedan utilizarse en la reproducción.

CAPÍTULO 3

ELECCIÓN FEMENINA DE LA LAGARTIJA *Sceloporus aeneus*

INTRODUCCIÓN

Diferentes estudios han demostrado que la elección de pareja por parte de las hembras no se expresa como una preferencia fija, sino más bien, parece ser una característica plástica que puede depender de varios factores como el ambiente social, la experiencia individual, o bien, de las condiciones ecológicas y ambientales (Alonzo y Sinervo, 2001)

La selección sexual y la selección natural pueden interactuar de formas complejas para influir en la forma y expresión de los rasgos sexuales secundarios. Por ejemplo, se cree que la selección sexual favorece la coloración o la ornamentación llamativa, mientras que la selección natural a menudo favorece la coloración críptica y la ornamentación reducida (Andersson, 1994). Las diferencias de coloración y/o ornamentos entre sexos, en el que los machos suelen poseer los ornamentos más elaborados son el resultado de la selección sexual (Andersson, 1994; Gore *et al.*, 2018).

En este estudio, se investigó si la variación en el color de los machos de *S. aeneus* está estrechamente relacionada con la elección femenina.

Selección sexual

La teoría de la selección sexual apareció para aportar una explicación a la evolución al dimorfismo sexual. La distinción entre caracteres sexuales primarios y secundarios se debe a Hunter, y fue posteriormente adoptada y modificada por Darwin. Para Darwin, los caracteres sexuales primarios eran aquellos conectados en sí mismos con la reproducción, mientras que los secundarios eran utilizados para conseguir

pareja. Aunque se siguen utilizando estos términos, la distinción entre ambos carece ya hoy del valor que originariamente se le dio (Carranza *et al.*, 2010). La selección sexual es por tanto un conjunto de fuerzas selectivas que actúan de modo diferente en machos y hembras y provocan las diferencias entre los sexos dentro de una misma especie. Si consideramos la selección natural como el conjunto de fuerzas responsables del predominio de unos genes frente a otros a lo largo del tiempo, la selección sexual sería un subconjunto de esas fuerzas, identificable por ir asociado a las estrategias propias de los sexos (Andersson, 1994; Carranza *et al.*, 2010).

La selección sexual sólo puede funcionar si los rasgos seleccionados y las preferencias por los mismos son heredables y se producen durante el desarrollo ontogenético. Mayormente los machos han evolucionado para indicar su calidad a las hembras y ser elegidos progenitores de la siguiente generación. Para ello recurren a explosiones de color, sinfonías de sonidos, olores estimulantes o exhibiciones magistrales (Moreno, 2013).

Muchos caracteres sexuales secundarios son consecuencia de la intensidad de competencia entre los machos para conseguir hembras, ya sea porque confieren ventajas para la lucha o porque hacen a sus poseedores más atractivos para las hembras. Estos dos tipos de fuerzas son considerados aún hoy día, y se reconocen como (Andersson, 1994; Alonzo y Sinervo, 2001; Carranza *et al.*, 2010):

- Competencia intersexual
- Elección femenina

Competencia intersexual

Es aquella selección en la cual favorecen determinados atributos de los machos para atraer a las hembras (Andersson, 1994). Los colores pueden ser muy vistosos cuando sirven como marcas de reconocimiento o señales de aviso, o pueden ser crípticos cuando se utilizan como camuflaje (Stuart-Fox *et al.*, 2003). En particular, la coloración conspicua es una señal visual importante que se ha estudiado en una amplia variedad de taxa y bajo varios contextos conductuales incluyendo la elección de pareja,

la competencia entre individuos del mismo sexo y también en la identificación de especies (Cooper y Greenberg, 1992).

Estudios donde relacionan la agresividad y la conducta reproductora pueden ayudar a comprender el significado adaptativo de la agresión o la territorialidad en función de algunos factores, por ejemplo, la coloración (Martín y Forsman, 1999). La hipótesis de señalización del estatus predice que la coloración actúa como una señal que refleja la capacidad de lucha del macho, haciendo que su estatus sea fácilmente identificable. Así, los machos jóvenes subordinados normalmente retrasan el desarrollo de la coloración nupcial hasta una estación reproductora posterior y adoptan estrategias reproductoras alternativas (Martín y Forsman, 1999). Si los machos pueden señalar su habilidad para la lucha a través de la coloración, éste sería un mecanismo ventajoso para reducir la frecuencia de los encuentros agresivos.

Los colores llamativos de los machos se exhiben principalmente durante los despliegues sexuales y agresivos en varias familias (Cooper y Greenberg 1992). Numerosos estudios en lagartijas sugieren que la coloración puede ser importante en el comportamiento agresivo en los géneros: *Anolis*, *Crotaphytus*, *Lacerta*, *Pseudemoia*, *Sauromalus*, *Sceloporus*, *Urosaurus* y *Uta*, donde los machos con coloraciones más brillantes son dominantes sobre los machos con coloraciones opacas (Cooper y Burns, 1987; Martín y López, 2009; Baird *et al.*, 2013).

Elección femenina

Una consecuencia básica de la selección sexual es el origen de las características profundamente enraizadas en la naturaleza de ambos sexos ya que la hembra aporta gran cantidad de gasto parental en cada intento reproductivo, cada apareamiento supone una proporción mayor de su presupuesto (Anisogamia). Esto significa que un apareamiento tiene más importancia para una hembra que para un macho. La hembra por tanto pondrá mucho empeño en que el resultado del apareamiento sea idóneo, es decir, será muy selectiva con las condiciones para realizarlo incluyendo la elección del macho más apropiado. Las hembras serán recelosas, y no se aparearán con ligereza, sino hasta estar seguras de que su importante fracción del presupuesto va a ser óptimamente invertida (Carranza *et al.*, 2010).

Por ejemplo, en *U. stansburiana*, la preferencia de las hembras parece responder a la frecuencia de morfotipos de coloración en la población. Alonzo y Sinervo (2001) encontraron variación temporal en la preferencia de las hembras, en años donde hay una explosión demográfica de algún morfotipo, las hembras muestran preferencias por el morfotipo menos frecuente. Sin embargo, en otros años las hembras pueden favorecer a los morfotipos más abundantes. Esta variación anual en la preferencia de las hembras podría ayudar a mantener la varianza genética que promueve el polimorfismo en la población (Alonzo y Sinervo, 2001).

La coloración polimórfica en lagartijas puede ser importante en señalizaciones intra e intersexuales como en la elección de pareja (Hamilton y Sullivan, 2005; Pryke y Griffith, 2006; Stephenson, 2010), ya que a menudo se asocian con conductas alternativas reproductivas dentro de las poblaciones, y el número, frecuencia o tipo de morfotipos a menudo varían entre las poblaciones. Cuando estas diferencias conducen a un apareamiento selectivo por la población, el estudio de taxa polimórficos puede incluso arrojar ideas sobre mecanismos de especiación (Bastiaans *et al.*, 2014).

Sceloporus aeneus muestra una reproducción estacional (marzo-junio), donde las hembras y los machos maduran sexualmente cuando alcanzan 45 mm de LHC (Manríquez-Morán *et al.*, 2013; Hernández-Gallegos *et al.*, 2014). Los machos presentan distintos patrones de coloración lateral (amarillo, anaranjado y gris) al alcanzar la madurez sexual. Por lo anterior, el presente estudio pretende elucidar posibles explicaciones del papel de la coloración dentro de las interacciones en *Sceloporus aeneus*; particularmente, se busca evaluar la preferencia de las hembras hacia los morfotipos de color.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar la preferencia de las hembras por los machos de cada morfotipo de color.

Objetivos específicos

- Contabilizar los despliegues de cortejo y de rechazo de las hembras y machos de *S. aeneus*.
- Evaluar la preferencia de las hembras hacia la coloración de los machos.
- Evaluar la variación mensual en la preferencia de las hembras hacia la coloración de los machos.

HIPÓTESIS

La preferencia de las hembras por algún morfotipo de coloración depende del número de conductas de cortejo y de rechazo que los individuos realicen durante las interacciones; por lo que se espera que las hembras prefieran a los machos que mayor número de conductas de cortejo realicen; asimismo, se espera que los machos con colores más brillantes sean los elegidos por las hembras. Además, se espera que esa elección cambie durante los meses que dura la temporada de reproducción.

MATERIAL Y MÉTODO

Se colectaron lagartijas reproductivamente activas: 85 machos y 31 hembras durante la temporada de reproducción (marzo a junio) durante 2015 y 2016 para evaluar la preferencia de las hembras hacia los morfotipos de los machos. Las hembras tenían una LHC de 45-59 mm y se encontraban sexualmente receptivas, su estadio reproductor fue determinado mediante la palpación abdominal y marcas de cópula descritos por Olsson y colaboradores (2002). Los machos colectados eran mayores a los 45 mm de LHC y tenían la presencia de poros femorales muy evidentes y la coloración metálica en el vientre (Morán-Manríquez *et al.*, 2013; Hernández-Gallegos *et al.*, 2014). Todos los individuos fueron colocados individualmente en una bolsa, etiquetados y transportados al laboratorio. A su llegada cada lagartija se pesó con una balanza electrónica (0.01 g) y midió la LHC, ancho, alto y largo de la cabeza, la distancia interaxilar y la longitud del fémur con un vernier (± 0.01 mm). Además, fueron fotografiadas (ver método en secciones anteriores) y se determinó el morfotipo de coloración de cada ejemplar. Los individuos fueron mantenidos individualmente bajo condiciones de cautiverio alrededor de 5 días (ver metodología general).

Las pruebas de elección de pareja se realizaron entre las 9:00 am y las 4:00 pm, dentro del horario de actividad de las lagartijas en campo. En todos los ensayos de elección de pareja, las hembras tuvieron tres posibilidades de elección: macho amarillo, macho anaranjado o macho gris.

Se formaron triadas de machos con morfotipo de color diferente, bajo la restricción de que los machos no podían diferir en más de 2 mm de LHC. Se emparejaron machos de LHC similar para evitar posibles efectos de confusión del tamaño corporal del macho sobre la preferencia de la hembra (López *et al.*, 2003). Estas restricciones en la formación de la triada limitaron el número de posibles triadas de machos, por lo que se tuvieron que utilizar 8 machos dos veces en los experimentos y de ahí, el número pequeño de pruebas.

Para las pruebas, se colocó una hembra frente a tres machos de talla similar y con diferente morfotipo de coloración (un amarillo, un anaranjado y un gris). Los experimentos se realizaron en un terrario construido con coroplast®, material de plástico color blanco que ayuda a evitar perturbaciones externas y láminas de corcho como sustrato. Adicionalmente, el terrario fue acondicionado con fuentes de luz y calor para que las lagartijas alcanzaran su temperatura óptima. Las dimensiones fueron de 60 cm de largo, 40 cm de ancho y 30 cm de alto. El terrario estaba dividido en cuatro compartimentos, tres (20 X 20 cm) separados por paredes de coroplast® blanco, para evitar contacto visual y olfativo entre los machos y enfrente un compartimento para la hembra separado por una pared transparente, de tal manera que la hembra podía tener contacto visual con cualquiera de los machos mientras que los machos no se veían entre sí, pero sí podían ver a la hembra (Figura 13).

Este diseño minimizó la probabilidad de que los machos pudieran obligar a las hembras a copular y aumentó la probabilidad de que los comportamientos femeninos dirigidos hacia los machos fueran una expresión de la preferencia femenina o el rechazo de esos machos (Bastiaans *et al.*, 2014).

Para cada prueba los individuos fueron colocados en su respectiva sección durante 10 minutos sin que ninguno tuviera contacto visual, este tiempo permitió que los individuos se aclimataran al nuevo ambiente y alcanzaran su temperatura óptima,

la cual se midió a una distancia de 50 cm en el dorso de cada lagartija con una termómetro de infrarrojo (Fluke 62 ®) una vez transcurrido el tiempo de aclimatación. Posteriormente, la división opaca que separaba a la hembra se retiró para iniciar la prueba de libre elección, la cual fue videograbada con una cámara de alta definición (SONY HD) durante 20 minutos. El orden que ocuparon los machos en el terrario de elección, por morfotipo de coloración, fue asignado aleatoriamente. Después de cada prueba, los terrarios fueron cambiados para evitar que las señales de olor influyeran las pruebas futuras (López *et al.*, 2003). Al finalizar las pruebas de elección de pareja, los individuos fueron marcados por ectomización de falanges y liberados en el lugar de recolecta.

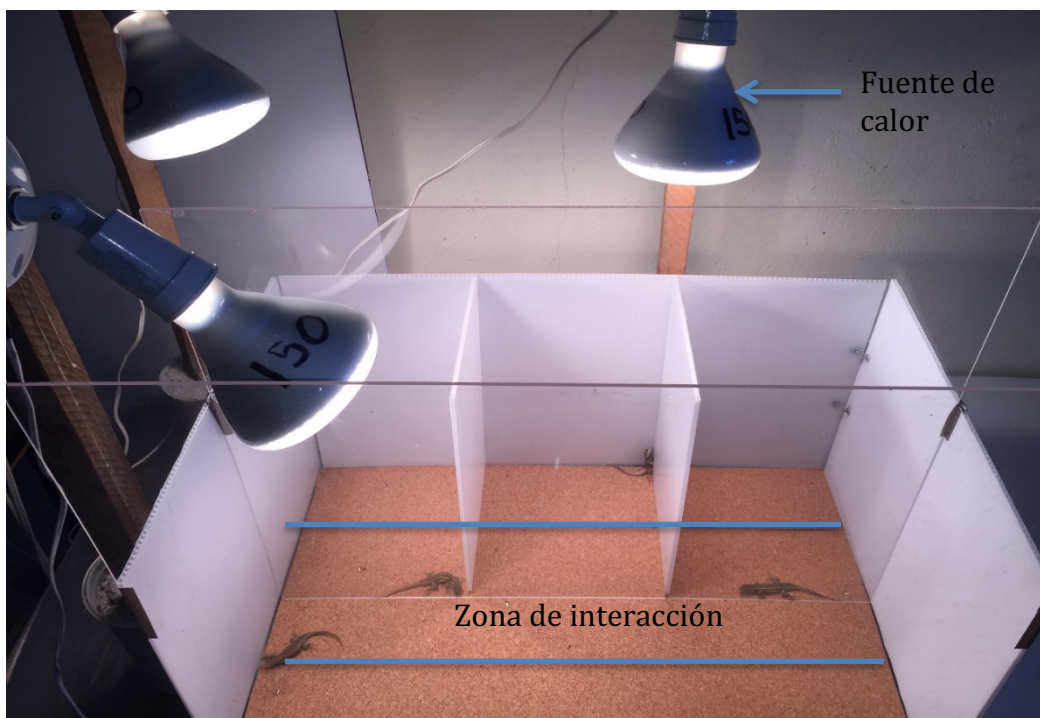


Figura 13. Terrario para evaluar la elección de la hembra hacia los machos de tres morfotipos de coloración de *Sceloporus aeneus*. Se determinaron zonas de interacción macho-hembra representada en la fotografía por el espacio interior entre las dos líneas azules localizadas enfrente de la división transparente que divide a los machos de la hembra.

Para el registro de las conductas y del tiempo se trazaron líneas paralelas de cada lado a 10 cm de distancia del acrílico que separaba el área de la hembra de los machos

y sólo se contabilizó cuando las lagartijas se encontraron en estas zonas (Argaez, 2015; zonas de acercamiento).

Todos los videos fueron analizados por el mismo observador, quien registró todas las conductas observadas en los individuos dentro de las zonas de interacción definidas en el terrario. Se contabilizaron las conductas femeninas según lo reportado por Bastiaans y colaboradores (2014). Para las hembras se registró el número de despliegues: comprensión lateral, *push-ups*, movimientos de cabeza, movimientos de cola, vibraciones, lengüeteo y cuerpo arqueado. Los *push-ups* pueden estar acompañados de vibraciones de la cabeza (*shudder*); vibraciones horizontales y verticales de la cola, y lengüetazos; estos despliegues son difíciles de distinguir y generalmente se presentan en conjunto (Bastiaans *et al.*, 2014); suelen ser considerados como conductas de cortejo en el género *Sceloporus* (Bleay y Sinervo 2007) por lo que se consideran como uno mismo, por tanto, se consideró el total de despliegues en cada interacción para cada lagartija. Las conductas clasificadas como despliegues de aceptación fueron: *push-ups*, movimientos de cola, vibraciones, movimientos de cabeza (en forma de “sí”) y lengüetazos (Bleay y Sinervo 2007). En la lagartija *S. graciosus*, Martins (1993) encontró que las conductas antes mencionadas, eran desplegadas con mayor frecuencia en la época de apareamiento. Sin embargo, acompañadas de comprensión lateral y arqueado de espalda son consideradas como conductas de rechazo (Martins 1994; Bleay y Sinervo 2007). Además, en los encuentros agonistas en machos del presente estudio fueron las conductas registradas como agresivas. Asimismo, se registró el tiempo en segundos que la hembra pasó con cada macho y el tiempo en que los machos pasaron junto a la hembra, registrados como acercamientos.

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa estadístico SPSS Statistics 21. Para determinar la preferencia de la hembra se basó en preferencia femenina en las conductas observadas con mayor frecuencia. Para evaluar si las hembras prefieren (estimada como las conductas de acercamiento y el total de despliegues de aceptación de las hembras) o rechazan a los machos, se usaron modelos lineales mixtos generalizados, que incluyeron la identidad de la hembra como una variable aleatoria ya que se evaluó la respuesta de cada hembra ante tres tratamientos

diferentes (macho amarillo, gris y anaranjado). Además, las variables respuesta (acercamientos, despliegues de aceptación y rechazos) tuvieron una distribución tipo Poisson y se utilizó la función de enlace log. Debido a que algunas conductas ocurrían con una frecuencia muy baja, no se pudieron analizar por separado, por esta razón se decidió sumar todas las conductas relacionadas con despliegues de aceptación (Bleay y Sinervo 2007).

RESULTADOS

Se llevaron a cabo 31 pruebas individuales de elección de pareja y se registraron 7 conductas en cada interacción, 5 consideradas de cortejo y dos conductas de rechazo (Tabla 6).

Tabla 6. Comportamientos femeninos registrados durante las pruebas de elección de pareja en la lagartija *Sceloporus aeneus* (tomado de Bastiaans *et al.*, 2014).

Conductas	Descripción
Comprensión lateral	La hembra comprime los costados y la región gular lateralmente, puede realizarse sola o en combinación de flexiones, se contabilizó los <i>push-ups</i> por separado.
<i>Push-ups</i>	Flexiones del cuerpo hacia arriba y hacia abajo al flexionar y estirar sus extremidades
Movimientos de cabeza	Movimientos verticales hacia arriba y debajo de la cabeza
Lengüeteo	La lagartija focal toca al oponente con su lengua, pero no hay mordida
Movimientos de cola	La cola se mueve hacia arriba y hacia abajo (puede volverse rígida)
Vibraciones de cola	Movimientos laterales rápidos de la cola
Cuerpo arqueado	La columna vertebral de la hembra está doblada en un arco cóncavo

En las pruebas de elección las hembras realizaron con poca frecuencia movimientos de cabeza y de cola y vibraciones de cola, conductas consideradas de cortejo (Tabla 7). Además, realizaron comprensiones laterales y flexiones las cuales son consideradas como conductas de rechazo. Los machos presentaron ambas

conductas. Por otra parte, se pudo observar en varias pruebas que la hembra permaneció inmóvil con el cuerpo lateralmente acomodado y con la cola cerca del sustrato. En machos, se pudieron apreciar ondeos de cola con elevación de esta por encima de la cabeza; seguido de esto, el macho excretó materia fecal la cual fue arrastrada con ayuda de la zona pélvica del macho.

Tabla 7. Promedio de conductas realizadas por las hembras hacia los tres morfotipos de color. Acerc (s) (acercamientos); M cola (movimientos de cola); Vib cola (vibraciones de cola); Mov de cab (movimientos de cabeza); Leng (lengüeteo); Compr (compresión lateral); y C arq (cuerpo arqueado). En negritas se muestran los valores más altos de cada conducta.

Morfotipo	Acerc(s)	Pushup	M cola	Vib cola	Mov de cabeza	Leng	Compr	C arq
Gris	371.39	1.03	2.61	0.03	4.71	1.52	0.16	0.77
Amarillo	367.90	0.65	1.45	0.00	5.77	1.55	0.32	0.84
Anaranjado	272.65	0.71	1.71	0.00	3.94	1.29	0.03	0.87
Total	337.31	0.80	1.92	0.01	4.81	1.45	0.17	0.83

Por otra parte, para la elección de los machos se tomó en cuenta la coloración lateral (gris, amarillo y anaranjado) y se emplearon individuos con características similares (LHC; $H=0.019$. $p > 0.99$). El tiempo que las hembras estuvieron interactuando con cada uno de los machos fue similar ($F= 0.686$. $p= 0.507$) al permanecer el 31% del tiempo con los machos grises y amarillos, y un 23% con machos anaranjados (Figura 14). Asimismo, la frecuencia de conductas de cortejo que las hembras realizaron hacia los machos no difirió estadísticamente en función de los morfotipos ($F= 0.194$. $p= 0.824$).

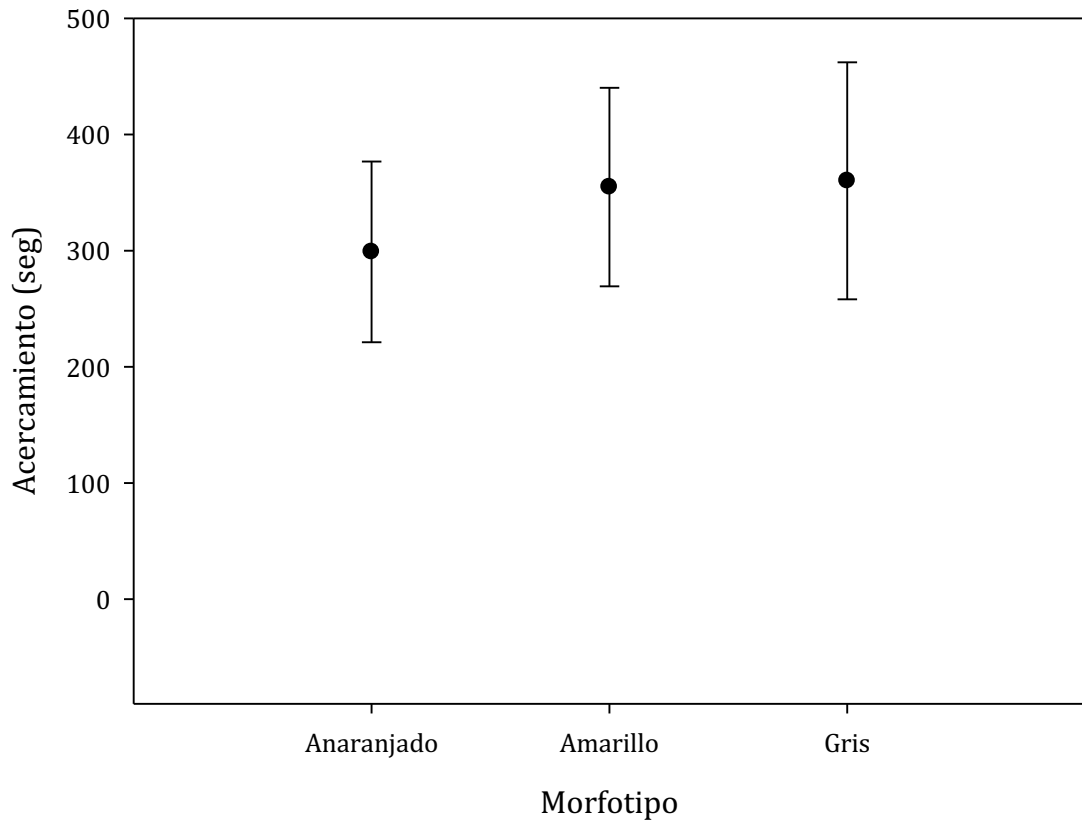


Figura 14. Acercamiento de las hembras a los machos de *Sceloporus aeneus*. Se muestra el tiempo promedio (+/- error estándar) que pasaron las hembras junto a los machos grises, amarillos y anaranjados.

Los valores obtenidos en cada uno de los modelos utilizados indican que no existen diferencias significativas para el cortejo de las hembras y para el acercamiento de las hembras hacia los machos (Tabla 8). Sin embargo, se puede observar en los modelos que la única diferencia significativa es en función a la temporada de reproducción (Figura 11, capítulo 2), en donde se observó un incremento en la frecuencia de conductas de cortejo de las hembras. Este patrón se observa en marzo siendo el mes con las conductas más bajas, mayo el mes con el mayor número de conductas y posteriormente una disminución de estas en junio (Figura 15).

Tabla 8. Acercamiento y cortejo de las hembras a los machos en función del morfotipo de color y el mes en *Sceloporus aeneus*. El modelo inicial incluyó el morfotipo del macho (gris, amarillo o anaranjado) y el mes (marzo, abril, mayo o junio). Como covariables se incluyó la frecuencia de las conductas de los machos y la LHC del macho.

Modelo	Variable dependiente	F	Sig.
Morfotipo	Acercamiento	0.686	0.507
	Cortejo H	0.194	0.824
LHC	Acercamiento	0.559	0.457
	Cortejo H	1.514	0.222
Cortejo M	Acercamiento	0.024	0.878
	Cortejo H	3.168	0.079
Morfotipo * LHC	Acercamiento	0.711	0.494
	Cortejo H	0.229	0.796
LHC * Cortejo M	Acercamiento	0.024	0.877
	Cortejo H	0.003	0.958
Morfotipo * Cortejo M	Acercamiento	0.384	0.683
	Cortejo H	0.509	0.603
Morfotipo * LHC *Cortejo M	Acercamiento	0.444	0.643
	Cortejo H	0.647	0.527
Mes	Acercamiento	0.150	0.929
	Cortejo H	3.458	0.020

R cuadrado = 0.385 (R cuadrado corregida = 0.265)

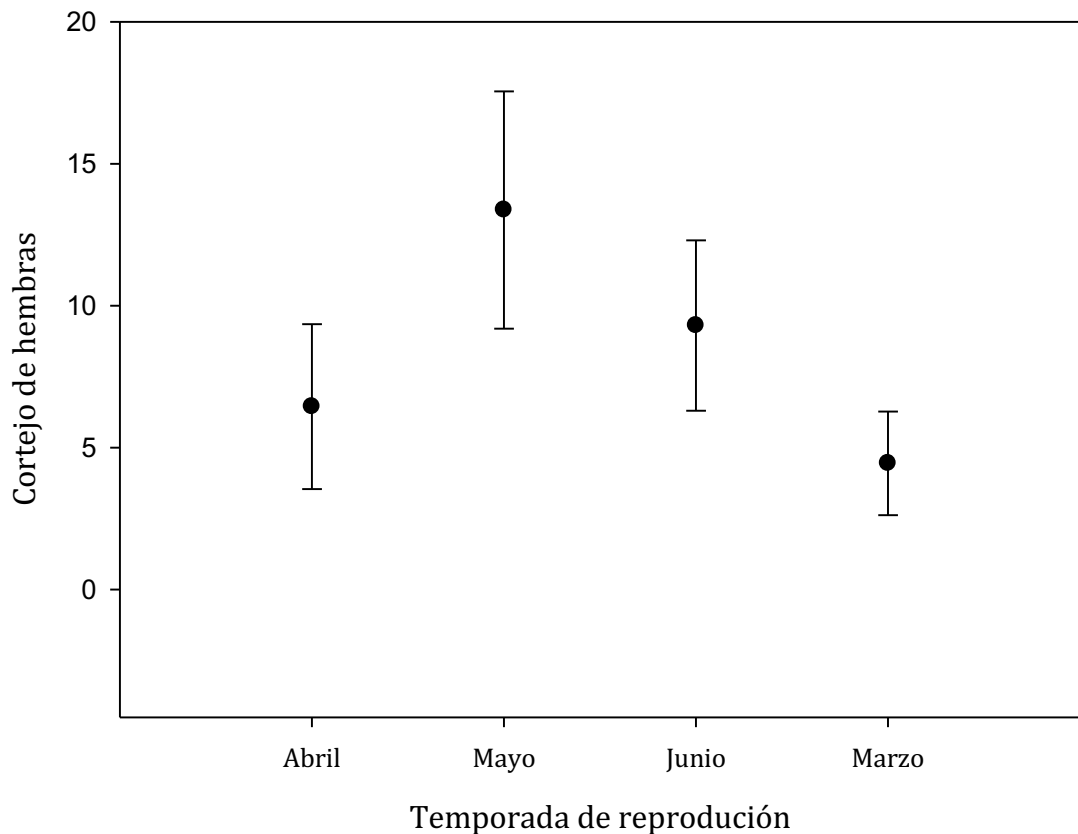


Figura 15. Conductas de cortejo de las hembras hacia los machos de *Sceloporus aeneus* durante la temporada de reproducción.

DISCUSIONES

En el presente estudio se recopiló una serie de conductas relacionadas con el cortejo y se determinó la preferencia femenina en *Sceloporus aeneus* asociada a los despliegues conductuales emitidos por los machos. Se visualizaron las conductas características de cortejo tanto para hembras como para machos: *push-ups*, movimientos de cola, vibraciones, movimientos de cabeza (en forma de “si”) y lengüetazos; conductas que han sido registradas en otras especies de la familia *Phrynosomatidae* (Bleay y Sinervo 2007). Además, en la lagartija *S. graciosus*, Martins (1993) encontró que las conductas antes mencionadas eran desplegadas con mayor frecuencia en la época de apareamiento. Asimismo, cualquiera de estas conductas acompañadas de comprensiones laterales y arqueado de dorso fue registradas como conductas de rechazo (Martins 1994; Bleay y Sinervo 2007).

Contrario a lo esperado, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo que las hembras se acercaron a los machos de diferente morfotipo (Figura 14). Los resultados sugieren que las hembras de *Sceloporus aeneus* no responden a la coloración lateral de los machos cuando evalúan parejas potenciales ya que no se encontraron diferencias en la frecuencia de conductas de elección femenina. En otros estudios, se ha encontrado que los individuos se aparean de forma selectiva en función de las señales sexuales que son polimórficas en su población y eligen machos con parches ventrales más grandes y brillantes (Bastiaans *et al.*, 2014)

Una consecuencia importante de la selección sexual es que puede promover diferencias morfológicas, fisiológicas y conductuales entre los sexos ya que favorece la evolución de rasgos que permiten vencer a los oponentes en la competencia por parejas y la evolución de rasgos que incrementan el atractivo en el sexo opuesto. Los elementos de cortejo en los que se basa la elección de pareja incluyen no sólo conductas de exhibición como comportamientos ritualizados, vuelos, saltos o cantos; sino también rasgos conspicuos, estructuras coloridas, olores, construcciones. Por lo anterior, el cortejo es considerado como un ornamento (López-Rull y Beamonte-Barrientos, 2014) debido a su papel fundamental en la elección de pareja.

En *U. stansburiana*, la preferencia de las hembras parece responder a la frecuencia de morfotipos de coloración en la población. Alonzo y Sinervo (2001) encontraron variación temporal en la preferencia de las hembras, en años donde hay una explosión demográfica de algún morfotipo, las hembras muestran preferencias por el morfotipo menos frecuente; sin embargo, en otros años las hembras pueden favorecer a los morfotipos más abundantes. Esta variación anual en la preferencia de las hembras podría ayudar a mantener la varianza genética que promueve el polimorfismo en la población (Alonzo y Sinervo, 2001). A pesar de ello, los resultados del presente estudio no demuestran tal evidencia ya que la preferencia femenina no se centra en algún morfotipo en especial, puesto que tanto machos amarillos, grises y anaranjados tienen las mismas posibilidades de ser elegidos por las hembras. Si bien, las frecuencias de los morfotipos anaranjados y amarillos son bajas en la población, las fluctuaciones en su frecuencia entre generaciones pueden estar asociadas directamente con la obtención de cópulas (Sinervo y Lively, 1996). Por lo tanto, la

elección de pareja por parte de las hembras no se expresa como una preferencia fija, sino más bien, parece ser una característica plástica que depende de otros factores como señales químicas, compensaciones (por la asignación de energía al sistema inmunitario o la deposición de pigmento), perfiles hormonales e incluso factores externos como la temperatura y la cantidad y la calidad de los recursos alimentarios (Alonzo y Sinervo, 2001; Hews y Quinn, 2003; Assis *et al.*, 2020; Zúñiga-Vega *et al.*, 2021). Además, Rheubert y colaboradores en 2014 analizaron el número de reportes que muestran evidencia de las características sexualmente seleccionadas por lagartijas en el cual, las hembras preferencialmente visitan o copulan con machos más largos en muchas especies. Los resultados sugieren que en *S. aeneus* (Tabla 8, $p > 0.05$) no se cumple con tal hipótesis ya que, en todas las interacciones, los machos utilizados fueron de tallas similares. A pesar de ello, es importante mencionar que otras ventajas podrían estar asociadas con la coloración (por ejemplo, el sistema inmune o estrategia antidepredatoria).

Los estudios de elección de pareja por parte de los machos son menos comunes, pero revelan preferencias por hembras grandes o fecundas y coloraciones que indican calidad o receptividad (Baird *et al.*, 2013). Los resultados muestran una variación temporal en el cortejo de las hembras hacia los machos, la cual suele ser similar a los despliegues visuales observados en las interacciones agresivas de los machos de *Sceloporus aeneus*, en el que abril y mayo son los meses con mayor frecuencia de despliegues y con mayor actividad testicular (Hernández-Gallegos *et al.*, 2014), por lo que los individuos deberían asegurar el acceso a los recursos. El declive de contactos físicos observados en las interacciones de los machos (Capítulo II) demuestra que las señales sexuales han sido seleccionadas para indicar la calidad del portador, por lo que es predecible un declive en la calidad del cortejo y ornamentos a edades avanzadas; al envejecer, los animales disminuyen su capacidad inmunitaria, manejo de estrés oxidativo y capacidad de forrajeo por lo que la habilidad para conseguir los recursos necesarios para el mantenimiento corporal se reduce (López-Rull y Beamonte-Barrientos, 2014), por lo que, en *S. aeneus* los machos más viejos al final de la temporada de reproducción, tendrían menos oportunidad de acceder a las hembras por lo que invertirían todos sus recursos en sobrevivencia.

Los resultados resaltan la importancia del comportamiento femenino para influir en el comportamiento de cortejo de los machos en *S. aeneus* y sugieren que los estudios futuros sobre la evaluación femenina de posibles parejas pueden beneficiarse al incorporar medidas del comportamiento y la morfología de los machos. El trabajo futuro que examine la interacción entre los comportamientos de elección femenina y masculina aclararía en gran medida cómo los individuos toman decisiones reproductivas y cómo la selección sexual puede moldear tanto el comportamiento como la morfología.

CONCLUSIONES

Las conductas de cortejo de *Sceloporus aeneus* se basa principalmente en la frecuencia que realizaron las hembras hacia los machos, la cual fue representada por cabeceos (en forma de “sí”), movimientos (arriba y abajo) y vibraciones de cola; los machos muestran los mismos despliegues que las hembras.

Las hembras no mostraron preferencia hacia un morfotipo en especial ya que tanto el tiempo de acercamiento y la frecuencia de despliegues de cortejo hacia los machos es similar entre los tres morfotipos. Sin embargo, existe una variación mensual en la frecuencia de conductas de cortejo de las hembras hacia los machos.

CAPÍTULO 4

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE LA LAGARTIJA POLIMÓRFICA *Sceloporus aeneus*

INTRODUCCIÓN

Entre las aportaciones de los estudios de demografía e historia de vida de lagartijas está señalar la importancia del conocimiento detallado de la ecología de los organismos, para interpretar el significado adaptativo de los caracteres de su historia de vida, cuya descripción puede lograrse a través de estudios demográficos y de reproducción. No obstante, para entender las causas de la evolución de las historias de vida y aún más, para elaborar predicciones, es necesario complementar este tipo de estudios con conocimientos de ecología, fisiología y comportamiento de los organismos. Por lo que para poder plantear estrategias de conservación es necesario conocer información ecológica detallada y así evaluar el bienestar de la población para conservar y resguardar especies amenazadas o en peligro de extinción (Pincheira-Donoso *et al.*, 2013). Los estudios de demografía son de gran importancia ya que ayudan a entender la dinámica poblacional desde un punto de vista cuantitativo y analizar su dimensión estructura, evolución y sus características generales y fundamentales (Zúñiga-Vega *et al.*, 2008).

El género *Sceloporus* ha sido ampliamente estudiado en dinámica poblacional al ser un género con alrededor de 100 especies y con diferentes modos de reproducción (Ortega-Rubio *et al.*, 2000; Rodríguez-Romero, 2004; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008).

El polimorfismo dentro de una misma población es una característica que presentan varias especies dentro del género *Sceloporus* (Rand, 1990; Jiménez-Arcos,

2013; Bastiaans *et al.*, 2013; Bustos-Zagal *et al.*, 2014), por lo que esta variación permite que sean un gran modelo de estudio sobre características de historia de vida.

Los diferentes estudios en *Sceloporus* se centran en conocer a la especie, limitándose a profundizar y comparar las características entre los morfotipos que conforman la población; por lo que el presente estudio se basa principalmente en analizar aspectos morfológicos y demográficos que permitan evidenciar la diferencia entre el polimorfismo de los machos de *Sceloporus aeneus* y determinar el papel que juega la coloración.

Demografía

La demografía, es la rama de la ecología que estudia el crecimiento y regulación de las poblaciones de animales y plantas, como resultado de factores ecológicos que afectan el tamaño, la densidad, la distribución y la estructura de edad de una población, cuyo objeto de estudio es el ciclo de vida del organismo individual (Villa, 1999).

En reptiles, las lagartijas tienen un gran número de trabajos demográficos con la finalidad de aportar información condensada de la dinámica poblacional y construir los elementos numéricos indispensables en tablas de vida. Las adecuaciones a los métodos y el uso de herramientas contemporáneas como son la filogenia, los métodos demográficos matriciales, los métodos comparados entre otros, permiten desarrollar una visión integrada de las estrategias de historia de vida de cualquier organismo con relación al ambiente en el que habita (Rodríguez-Romero, 2004).

En estudios demográficos con el género *Sceloporus*, además de analizar los parámetros que operan dentro de cada población, es necesario detectar la influencia de los factores ambientales como la destrucción y fragmentación del hábitat, que influyen en la dinámica de una población (Martorrell y Peters, 2005), lo cual se obtiene gracias a su alta sensibilidad a los cambios del ambiente (Halffter y Moreno, 2005). Gracias a esta información, se ha planteado el desarrollo de estrategias de conservación para atender especies amenazadas o en peligro de extinción (Zúñiga-Vega *et al.*, 2008).

El estudio de poblaciones y de historia de vida en saurios se han utilizado como modelos de estudio en ecología y evolución (Wiens *et al.*, 2010); debido a la diversidad de especies, abundancia, gran distribución y por ser indicadores de la calidad del ambiente (Casas-Andreu *et al.*, 1996; Santos-Barrera y Urbina-Cardona, 2011). Por lo que se han empleado estudios demográficos y de dinámica poblacional, principalmente el género *Sceloporus* (Parker, 1994; Ortega-Rubio *et al.*, 2000; Rodríguez-Romero, 2004; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008).

El método captura-marcaje-recaptura es el modelo más utilizado para obtener los parámetros demográficos (Zúñiga-Vega *et al.*, 2008). Para su análisis se tienen métodos como: los métodos numéricos, basados en los conteos de capturas y recapturas; modelos para poblaciones demográficamente cerradas, debido a que no consideran variación en ganancia y pérdida de individuos y los modelos para poblaciones demográficamente abiertas que si consideran esta variación y por lo mismo son más complejos y realistas (Santos-Moreno *et al.*, 2007).

Los principales parámetros demográficos que se evalúan en lagartijas son: proporción de sexos, densidad poblacional, supervivencia, tasa de crecimiento, y estructura de edades (Zúñiga-Vega *et al.*, 2008); las cuales pueden presentar variación estacional y anual, como la supervivencia que varía de acuerdo con la disponibilidad de recursos y el impacto con factores bióticos y abióticos. Por ejemplo, la supervivencia en 4 especies del género *Ctenotus* aumenta en los años con mayor precipitación (Read *et al.*, 2012).

Estudios en *Sceloporus* revelan que, durante la estación con restricciones térmicas severas, la estación fría-seca, la supervivencia y abundancia de *S. torquatus* disminuye notablemente. Por su parte, se observó un aumento considerable en la tasa de reclutamiento de *S. grammicus* durante la temporada de lluvias, cuando estas lagartijas están estableciendo territorios y buscando pareja; por el contrario, no hay evidencia de cambios intranuales en la tasa de emigración temporal (Vargas-García *et al.*, 2019).

Por lo anterior, el eje central de este estudio se basa en conocer algunos parámetros demográficos de la lagartija polimórfica *Sceloporus aeneus*, por lo que la

pregunta a responder fue: **¿Existen diferencias morfológicas y en los parámetros demográficos en los fenotipos de coloración de los machos de *S. aeneus*?**

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar aspectos demográficos de *S. aeneus* por fenotipo de coloración de los machos de *S. aeneus*.

Objetivos específicos

- Evaluar la estructura y densidad poblacional entre morfotipos.
- Comparar las medidas morfológicas entre morfotipos de coloración y entre sexos.

HIPÓTESIS

Se registrarán diferencias morfológicas entre sexos y entre morfotipos de coloración en la lagartija *Sceloporus aeneus*, variación asociada a la estructura poblacional y a la frecuencia de los morfotipos de color.

METODOLOGÍA

Debido a que es importante conocer la dinámica poblacional dependiente de la coloración, se realizaron 33 muestreos mensuales de diciembre 2014 a noviembre 2017 en Zaragoza de Guadalupe, Calimaya, Estado de México. A través del método marcaje-recaptura se estimó el tamaño de la población, método que consiste en capturar, marcar y liberar a las lagartijas. Los individuos capturados en cada colecta de captura y recaptura fueron marcados permanentemente por ectomización de falanges.

En el sitio de estudio e inmediatamente después de la captura de cada individuo, se registró la longitud-hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola (LC), ancho (AnCa), largo (LaCa), alto de la cabeza (AlCa), distancia interaxilar (DIA), longitud del fémur (LF), peso corporal (g), sexo, morfotipo de coloración y condición reproductora. Para machos se identificaron tres tipos de estadios reproductores (Rodríguez-Romero, 2004): 1) lagartijas reproductivamente activas (con secreciones de los poros femorales muy evidentes y la coloración azul en el vientre), 2) individuos que inician su actividad reproductora, con un color azul pálido y secreción femoral y 3) inactivos (recién nacidos o jóvenes sin coloración evidente). Para hembras se registraron 5 estadios reproductores: 1) previtelogénicas, 2) vitelogénicas, 3) gestantes, 4) recién ovopositadas (por presencia de pliegues abdominales), y 5 hembras no activas (principalmente crías y jóvenes). Los individuos fueron liberados en el sitio de captura inmediatamente después de registrar todos sus datos.

Demografía

Los datos de recaptura fueron analizados en Excel, para lo cual se utilizó el modelo Jolly-Seber (Jolly 1965), modelo para poblaciones abiertas, con natalidad, mortalidad, inmigración y emigración, los cuales cambian en tiempo; del cual se obtuvo la probabilidad de captura, número de individuos marcados en riesgo de ser recapturados, población total, tasa de sobrevivencia y densidad. La densidad poblacional se estimó como el número total de lagartijas capturadas entre su correspondiente probabilidad estimada de recaptura (Zuñiga-Vega *et al.*, 2008). Posteriormente, este valor fue dividido entre el área total de la zona de muestreo.

Para conocer la estructura de edades mensual se contó el número de individuos por estadio de desarrollo y/o sexo (crías, menores a 25 mm de LHC; jóvenes >26mm y adultos >45 mm) (Rodríguez-Romero, 2004; Manríquez-Morán *et al.*, 2013; Hernández-Gallegos *et al.*, 2014) y por morfotipo de coloración. Se obtuvieron promedios de cada estadio cuando hubo muestreos de un mismo mes de años diferentes. La frecuencia de morfotipos se calculó dividiendo el número de ejemplares por morfotipo entre el total de individuos colectados por mes y por año, se utilizaron únicamente machos adultos durante la temporada de reproducción.

Morfología

Las características morfológicas empleadas para determinar el dimorfismo sexual fueron peso, LHC, AnCa, AlCa, LaCa, DIA y LF. Sólo se utilizaron datos de individuos adultos, los cuales fueron normalizados utilizando el logaritmo natural (Ln) en cada variable y posteriormente se compararon utilizando una prueba de t-student. Para comparar la morfología de los morfotipos de color en los machos se utilizó una ANOVA y posteriormente, una prueba de Tukey para determinar las diferencias estadísticas.

RESULTADOS

Se realizaron 33 registros mensuales con un promedio de 84 individuos por censo (2681 capturas de 1735 individuos diferentes). Para el periodo del año 2015, se obtuvieron un total de 1199 lagartijas de las cuales fueron 237 crías, 353 juveniles y 498 adultos (294 hembras y 204 machos); en 2016 se colectaron un total de 1085 ejemplares obteniendo 206 crías, 401 juveniles y 478 adultos, 299 hembras y 179 machos. Finalmente, para el tercer ciclo (2017) sólo se colectaron un total de 397 lagartijas, de los cuales 49 fueron crías 131 juveniles y 217 adultos (178 hembras y 39 machos).

En la población de *Sceloporus aeneus* se observó una marcada estacionalidad durante los tres años de estudio (Tabla 9). Se observó que las crías aparecen en agosto y son más abundantes durante septiembre con un 80% para el año 2015 y 85% para 2016. Los juveniles y adultos se presentan hacia los últimos meses del año (noviembre y diciembre). La máxima abundancia de juveniles se encuentra durante diciembre (86.66%) y enero (84%) y la de los adultos comienza en abril con 89%, mayo, junio y julio con 100% respectivamente. La descripción mencionada es el promedio ya que se repite sin grandes modificaciones durante los tres años de muestreo (Figura 16).

En la población de Zaragoza de Guadalupe, *Sceloporus aeneus* tuvo un promedio estimado para la densidad poblacional de 242 individuos por Km² teniendo variaciones durante todo el año (Tabla 10). Para el primer año de muestreo se presentó un promedio de 292 lagartijas por Km²; la densidad más alta correspondió septiembre con

750 individuos y la más baja se encontró en noviembre y febrero con 203 lagartijas. Para el segundo año, 266 lagartijas por Km², nuevamente septiembre suele ser más abundante (459 individuos) y noviembre menos abundante (120 lagartijas). Para el tercer año, un promedio de 140 individuos por Km², en julio se presentó mayor número de individuos (249) y abril el más bajo (56 individuos).

En general, los machos grises fueron los más abundantes durante los tres años de muestreo (46.8%), los machos anaranjados tuvieron una abundancia de 28.3%, y finalmente los machos amarillos con un 24.8%. Para el año 2015 los grises tuvieron un 50.50%, los amarillos 27.8% y los anaranjados 21.7%. Para 2016, machos con coloración gris fueron nuevamente los más abundantes (45%), sin embargo, presentaron una disminución con respecto al año anterior; los anaranjados incrementaron al 34.4%, y los amarillos disminuyeron a 20.1%. Finalmente, en 2017 los machos grises tuvieron una abundancia de 33.3%; mientras que los machos amarillos 35.9% y anaranjados 30.8% (Figura 17).

Por otra parte, la tasa de sobrevivencia fue de 1.37 con variación mensual (Tabla 10). Julio representa el mes con menor tasa de sobrevivencia; sin embargo, la sobrevivencia es constante y la probabilidad de captura varía entre morfotipos a través del tiempo. La sobrevivencia para los machos anaranjados fue 67.34%, grises 62.27%, y amarillos 59.81%.

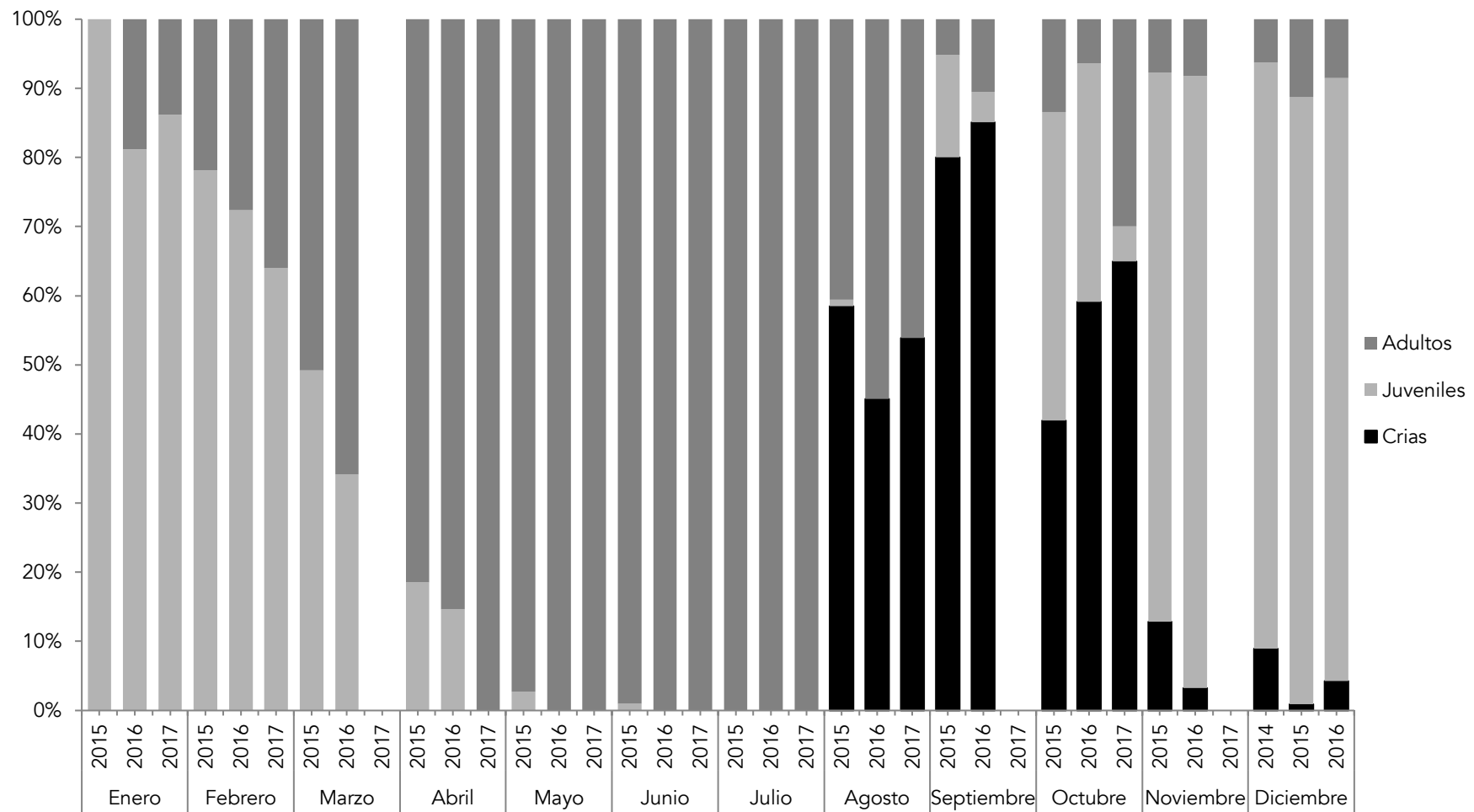


Figura 16. Estructura poblacional registrada por estadio ontogenético en la lagartija *Sceloporus aeneus* en la población de Zaragoza de Guadalupe, Calimaya Estado de México durante tres años de muestreo.

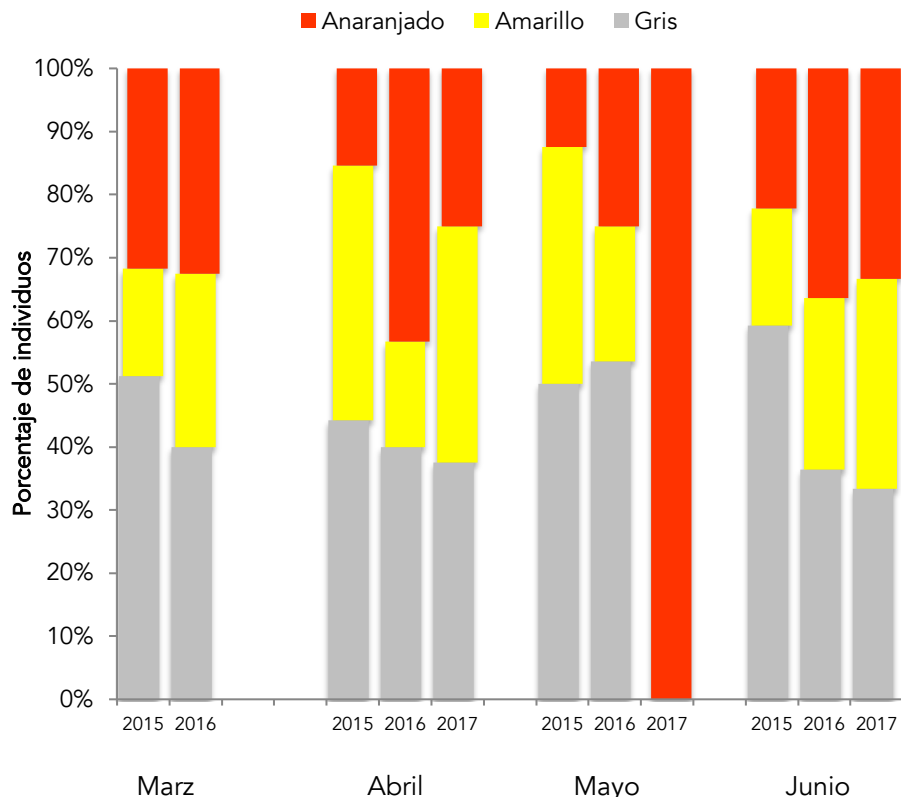


Figura 17. Proporción de morfotipos de coloración de *Sceloporus aeneus* durante la temporada de reproducción en la población de Zaragoza de Guadalupe, Calimaya Estado de México durante tres años de muestreo.

Tabla 9. Estructura demográfica de *Sceloporus aeneus* en Calimaya, Estado de México durante tres años de muestreo. Hembras (H) y Machos (M).

Mes	Año	Crías			Juveniles			Adultos		
		H	M	Total	H	M	Total	H	M	Total
Diciembre	2014	6	4	10	44	51	95	4	3	7
	2015	1	0	1	45	49	94	3	9	12
	2016	0	2	2	22	19	41	2	2	4
Enero	2015	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2016	0	0	0	56	52	108	3	22	25
	2017	0		0	32	24	56	4	5	9
Febrero	2015	0	0	0	25	18	43	1	11	12
	2016	0	0	0	42	21	63	3	21	24
	2017	0	0	0	20	12	32	4	14	18
Marzo	2015	0	0	0	47	13	60	21	41	62
	2016	0	0	0	25	2	27	12	40	52
	2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abril	2015	0	0	0	13	5	18	27	52	79
	2016	0	0	0	12	0	12	40	30	70
	2017	0	0	0	0	0	0	29	8	37
Mayo	2015	0	0	0	3	0	3	74	33	107
	2016	0	0	0	0	0	0	65	27	92
	2017	0	0	0	0	0	0	27	4	31
Junio	2015	0	0	0	1	0	1	76	27	103
	2016	0	0	0	0	0	0	52	11	63
	2017	0	0	0	0	0	0	46	3	49
Julio	2015	0	0	0	0	0	0	47	10	57
	2016	0	0	0	0	0	0	52	14	66
	2017	0	0	0	0	0	0	38	1	39
Agosto	2015	31	31	62	0	1	1	31	12	43
	2016	27	14	41	0	0	0	38	12	50
	2017	8	13	21	0	0	0	17	1	18
Septiembre	2015	59	49	108	5	15	20	6	1	7
	2016	58	39	97	2	3	5	11	1	12
	2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Octubre	2015	26	21	47	17	33	50	9	6	15
	2016	32	33	65	15	23	38	6	1	7
	2017	14	12	26	1	1	2	11	1	12
Noviembre	2015	4	6	10	24	38	62	3	3	6
	2016	2	0	2	28	26	54	5	0	5
	2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total		268	224	492	479	406	885	767	426	1193

Tabla 10. Parámetros poblacionales para *Sceloporus aeneus* en la población de Calimaya durante tres años de muestreo según modelo de Jolly (1965): αt = probabilidad de captura, Mt = # de individuos marcados en riesgo de ser capturados, $\check{N}t$ = población total, $\emptyset t$ = tasa de sobrevivencia.

Año	Mes	αt	Mt	$\check{N}t$	$\emptyset t$	Densidad Km2	N anual
2015	Diciembre	-	0	-	-		
	Enero	0.1182	104.92	887.8	2.56	222	
	Febrero	0.2909	235.72	810.3	1.41	203	
	Marzo	0.2459	309.88	1260.2	1.58	315	
	Abril	0.4021	442.65	1100.9	0.91	275	
	Mayo	0.4352	368.16	846.0	2.39	211	1167.1
	Junio	0.5192	767.64	1478.4	0.61	370	
	Julio	0.4386	433.50	988.4	0.44	247	
	Agosto	0.2453	181.76	741.0	1.28	185	
	Septiembre	0.0667	199.97	2999.6	1.62	750	
	Octubre	0.3393	310.13	914.1	1.37	229	
	Noviembre	0.4615	374.63	811.7	1.71	203	
2016	Diciembre	0.3364	579.92	1723.6	1.55	431	
	Enero	0.5530	843.88	1525.9	0.39	381	
	Febrero	0.4598	299.02	650.4	1.22	163	
	Marzo	0.5063	317.11	626.3	1.71	157	
	Abril	0.5854	475.08	811.6	0.88	203	
	Mayo	0.5161	376.25	729.0	2.07	182	1062.2
	Junio	0.5873	681.00	1159.5	0.94	290	
	Julio	0.4697	608.50	1295.5	0.77	324	
	Agosto	0.3626	442.50	1220.2	0.39	305	
	Septiembre	0.0877	160.88	1834.1	1.04	459	
	Octubre	0.2273	157.00	690.8	1.54	173	
	Noviembre	0.4262	204.12	478.9	1.31	120	
2017	Diciembre	0.4468	233.88	523.5	1.18	131	
	Enero	0.5152	250.67	486.6	2.35	122	
	Febrero	0.6000	510.00	850.0	0.24	213	
	Abril	0.5135	115.77	225.4	1.39	56	
	Mayo	0.3548	135.00	380.5	1.28	95	559.2
	Junio	0.2449	159.00	649.3	4.69	162	
	Julio	0.6923	690.00	996.7	0.15	249	
	Agosto	0.2821	102.00	361.6	-	90	
	Octubre	0.2500	-	-	-	-	

La talla promedio de la lagartija *Sceloporus aeneus* en la población de Calimaya para las crías fue de 21.15 mm, jóvenes 35.12 mm, hembras adultas 49.71 mm y 49.93

mm para machos adultos; no se encontraron diferencias significativas en talla entre machos y hembras ($p = 0.213$). Se presentó dimorfismo sexual, los machos fueron más pesados y presentaron dimensiones más grandes en ancho, largo y alto de la cabeza; y longitud del fémur; mientras que en las hembras la distancia interaxilar es más grande que en los machos (Tabla 11).

Tabla 11. Comparación de peso, talla, cabeza, fémur y cuerpo entre sexos de *S. aeneus*. LHC, longitud hocico-cloaca; AnCa, ancho de la cabeza; LaCa, largo de la cabeza; AlCa, alto de la cabeza; LF, longitud del fémur; DIA, distancia interaxilar. En negritas el p valor significativo.

Variable	Sexo	N	Media	EE	T	P
Peso	Hembra	767	3.78	±0.02	-2.381	0.017
	Macho	427	3.97	±0.08		
LHC	Hembra	767	49.71	±0.10	-1.24	0.213
	Macho	427	49.93	±0.14		
AnCa	Hembra	767	8.54	±0.02	-14.96	<0.001
	Macho	427	9.57	±0.21		
LaCa	Hembra	767	10.53	±0.02	-12.54	<0.001
	Macho	427	11.02	±0.03		
AlCa	Macho	767	5.52	±0.02	-8.91	<0.001
	Hembra	427	5.84	±0.03		
DIA	Macho	767	26.74	±0.08	10.11	<0.001
	Hembra	427	25.27	±0.11		
LF	Macho	767	10.55	±0.03	-11.83	<0.001
	Hembra	427	11.24	±0.05		

Al comparar la morfología entre los machos grises, amarillos y anaranjados, no se encontraron diferencias significativas entre peso, talla y cuerpo de las lagartijas ($p > 0.05$, Tabla 12). Sin embargo, la variable que mostró diferencias significativas fue el largo de la cabeza ($F_{425} = 5.041$, $p=0.007$), en el que los machos anaranjados tienen las cabezas más grandes que los machos grises, mientras que los grises son similares a los amarillos.

Tabla 12. ANOVAs de las variables morfológicas entre los machos de *Sceloporus aeneus* de Calimaya, Estado de México. LHC, longitud hocico-cloaca; AnCa, ancho de la cabeza; LaCa, largo de la cabeza; AlCa, alto de la cabeza; LF, longitud del fémur; DIA, distancia interaxilar. En negritas el p valor aceptado.

Variable	Morfotipo	n	Media	EE	F	P
Peso	Gris	198	3.89	0.054	2.371	0.095
	Amarillo	107	3.983	0.082		
	Anaranjado	120	4.101	0.073		
	Total	425	3.97	0.038		
LHC	Gris	198	49.7	0.226	1.915	0.149
	Amarillo	107	49.91	0.28		
	Anaranjado	120	50.35	0.241		
	Total	425	49.94	0.144		
AnCa	Gris	198	9.35	0.056	0.661	0.517
	Amarillo	107	9.34	0.078		
	Anaranjado	120	9.42	0.068		
	Total	425	9.36	0.038		
LaCa	Gris	198	10.93	0.049	5.041	0.007
	Amarillo	107	11.02	0.066		
	Anaranjado	120	11.18	0.063		
	Total	425	11.02	0.034		
AlCa	Gris	198	5.8	0.045	1.59	0.205
	Amarillo	107	5.82	0.065		
	Anaranjado	120	5.92	0.05		
	Total	425	5.84	0.03		
DIA	Gris	198	25.22	0.156	0.698	0.498
	Amarillo	107	25.16	0.224		
	Anaranjado	120	25.49	0.214		
	Total	425	25.28	0.11		
LF	Gris	198	11.18	0.083	1.182	0.308
	Amarillo	107	11.33	0.087		
	Anaranjado	120	11.29	0.083		
	Total	425	11.25	0.05		

DISCUSIONES

En la población de Zaragoza de Guadalupe en Calimaya, Estado de México, la lagartija *Sceloporus aeneus* muestra una fluctuación en su estructura poblacional similar durante los tres años de muestreo. Esto debido a la reproducción estacional y la sobrevivencia anual que presenta la especie (Rodríguez- Romero 2004), estrategia demográfica observada en otras especies como *S. horridus horridus* y *S. formosus* (Torres-Albor, 2006; Bustos-Zagal *et al.*, 2014). Los resultados concuerdan con lo encontrado por Rodríguez-Romero en 2004 en la población de San Cayetano, donde observó que los jóvenes estuvieron representados en nueve meses del año por lo que posiblemente la depredación o la emigración no ejercen una gran presión a esta clase de edad. Es importante mencionar que en la especie existe una marcada estacionalidad en la reproducción debido a que se encuentra moldeada principalmente por una dependencia ambiental como lo ha sugerido Andrews (2000).

La densidad poblacional encontrada en el sitio de estudio fue de 242 individuos por 1000m², la cual es alta comparada a la encontrada por Rodríguez-Romero en 2004 que fue de 101 en media hectárea. Esta diferencia podría deberse al grado de alteración del ambiente, ya que, a mayor grado de alteración, menor densidad poblacional (Torres-Barragán, 2015), sugiriendo que en la población de Zaragoza hay menor alteración ambiental. Por otra parte, es importante mencionar que, en el área de estudio, la densidad poblacional disminuyó entre cada ciclo de muestreo, iniciando con 298 lagartijas por Km² en el primer año, seguido por 266 lagartijas en el segundo año y finalizando en el tercer año con 140 lagartijas. El principal factor de la decreciente densidad poblacional fue el impacto antropogénico que tuvo el sitio de estudio, pues en el último año de muestreo se observó que el lugar fue utilizado para realizar eventos religiosos, deshierbe e incendios provocados, pastoreo, presencia de personas, entre otros. Con base en esto, se sugiere que los cambios ambientales influyen sobre los parámetros demográficos como lo menciona Torres-Barragán (2015) donde las áreas con mayor perturbación pueden resultar en la disminución de la densidad poblacional.

Por otra parte, las diferencias en la proporción de morfotipos de coloración podría ser evidencia de selección dependiente de las frecuencias. Aunque las

frecuencias de los morfotipos anaranjados y amarillos son bajas en la población, las fluctuaciones en su frecuencia entre generaciones pueden estar asociada directamente con la obtención de cópulas (Sinervo y Lively, 1996; Sinervo y Calsbeek, 2006).

Con base a los resultados presentados en el presente estudio en el que las hembras de *Sceloporus aeneus* no tiene preferencia por algún morfotipo, se puede sugerir que la selección dependiente de las frecuencias es moldeada por la selección apostática, ya que la depredación suele ser una de las interacciones con mayor impacto en la densidad de las poblaciones naturales; en donde la selección natural actúa como presión de depredación que conlleva a la evolución de atributos conductuales, fisiológicos y morfológicos, asociados a escape a depredadores y captura de presas, moldeando la historia evolutiva en presas y depredadores (Sinervo, 2000).

Aunque en el presente estudio no se evaluó la depredación, se ha reportado que esta tiene un mayor impacto en los en los morfotipos amarillo y anaranjado de *Sceloporus aeneus* (Jiménez-Arcos, 2013). Los fenómenos sujetos a selección dependiente de las frecuencias constituyen un factor importante, por lo que la depredación antipostática puede contribuir a la permanencia de polimorfismo y donde los morfotipos más coloridos presentan mayores niveles de depredación (Sinervo y Calsbeek, 2006; Jiménez-Arcos, 2013).

Además, los resultados concuerdan con otro estudio realizado en Tlaxcala, en donde *Sceloporus aeneus* presenta frecuencias de machos anaranjados y amarillos bajas en la población (Jiménez-Arcos, 2013); proporciones similares a nuestro sitio de estudio. Si bien, el presente estudio duró tres años, no hay variación en la proporción de morfotipos entre los tres años de muestreo y aunque no se estimaron parámetros poblacionales puntuales, se observó como la sobrevivencia de los machos anaranjados es mayor que la de los grises y amarillos.

La morfología entre los tres morfotipos de machos de *Sceloporus aeneus* es similar al no encontrar diferencias significativas en peso, talla y cuerpo de los machos. Estos resultados concuerdan con lo encontrado en eficiencia termorreguladora, resistencia locomotriz y atributos espermatogénicos entre los diferentes morfotipos registrados en la especie (Jiménez-Arcos, 2013; Hernández-Gallegos *et al.*, 2019). Si

bien, existe variación en los patrones de color lateral en los machos de la lagartija llanera, su relación con la morfología del cuerpo revela un alto grado de similitud y está directamente relacionada con la disponibilidad de recursos y la adquisición de estos (Andersson, 1994); por lo que los machos de *Sceloporus aeneus* ocuparían los mismos recursos y estos no limitarían su desarrollo. Los resultados que se presentan en este estudio son consistentes con lo observado en la lagartija polimórfica *Podarcis melisellensis*, donde se sugiere que el polimorfismo no está asociado a selección disruptiva, por la falta de diferenciación morfológica, desempeño de mordida y termorregulación, sino por un uso de hábitat divergente (Huyghe *et al.*, 2007).

Por otra parte, la diferencia encontrada en el largo de la cabeza ($F_{425} = 5.041$, $p=0.007$), hace suponer que los machos anaranjados tendrían ciertas ventajas sobre los otros morfotipos. Por ejemplo, al tener una cabeza más larga beneficiaría su desempeño locomotor y mejoraría sus territorios, obtención de cópulas y recursos (Sinervo y Calsbeek, 2006). Asimismo, al no encontrar diferencias morfológicas entre los morfotipos, difiere con lo encontrado por Bustos-Zagal y colaboradores (2014) quienes encontraron diferencias morfológicas en *Sceloporus horridus*, con machos azules más grandes que los otros morfotipos. Por otra parte, en *Urosaurus ornatus* y *Uta stansburiana* (Hover, 1985; Sinervo y Lively, 1996) los machos anaranjados son los más grandes. Sin embargo, de acuerdo con Wiens (2000), en Phrynosomatidos no hay una asociación consistente entre la conducta y la morfología, sugiriendo que la evolución de estos rasgos no está estrechamente relacionada. Este análisis, es el estudio más cercano en el género, lo que no implica que en otros atributos no existan diferencias claras, no obstante, exhibe que la evolución del polimorfismo en el género *Sceloporus* aún no sea entendida y, sobre todo, que las poblaciones enfrentan presiones de selección propias que rigen su respuesta a factores intrínsecos y extrínsecos.

En el género *Sceloporus*, diferentes estudios señalan que las especies muestran dimorfismo sexual evidente en atributos como la coloración, comportamiento y talla corporal. Esta última, suele ser importante debido a que en las hembras favorece a un mayor tamaño de camada y en los machos a una mejor defensa de su territorio y competencia (Ramírez-Bautista *et al.*, 2005). Casi siempre las hembras del género suelen ser más grandes que los machos, excepto en aquellas especies donde los machos

presentan enfrentamientos o son territoriales (Fitch, 1978). El dimorfismo sexual se ha visto no solo en las características morfológicas sino también en el patrón de color entre machos y hembras (Ramírez-Bautista *et al.*, 2008). Los machos territoriales (Fitch, 1978) son más grandes en muchas estructuras morfológicas y patrones de color más brillantes que las hembras. De acuerdo con los resultados obtenidos en *S. aeneus*, la única característica en la que son similares los sexos es la talla y que en todas las demás características morfométricas son diferentes. Este dimorfismo sexual encontrado en *Sceloporus aeneus* en la población de ubicada en Calimaya, es consistente con diversos estudios en lagartijas, en donde los machos presentan cabezas más grandes que las hembras y las hembras presentan el tronco más largo que los machos (Olsson *et al.*, 2002). Las variaciones en el tamaño de la cabeza son comunes en los machos de varias especies de saurios y están asociadas con la fuerza de la mordida y la capacidad de defensa del territorio, lo cual es de utilidad en los procesos de competencia con otros machos en el que su tamaño proporciona ventaja en la captura de la hembra y éxito reproductor (Herrel *et al.*, 2002). Aunque no hay diferencias significativas en nuestro estudio con respecto al tamaño, los machos suelen ser más grandes que las hembras. Esta característica es común en varias especies de lagartijas y se ha planteado que es porque los machos de tamaño grande tienen más éxito en encuentros agonísticos intrasexuales; lo que sugiere cierta ventaja en la competencia por el apareamiento, pues se traduce en mayor número de cópulas por parte de los machos grandes (Cox *et al.*, 2003). El largo relativo del tronco o distancia interaxilar en lagartijas es otra característica que muestra mayor dimorfismo sexual en diferentes especies de lacertilios (Cox *et al.*, 2005). El incremento en la distancia interaxilar implica mayor espacio para albergar huevos o crías favorecido por la fecundidad. En *Sceloporus aeneus*, las hembras muestran los valores mayores en esta característica, lo que implica presiones de selección natural por fecundidad; por lo tanto, los resultados sugieren que la selección sexual y la selección natural actúan para moldear el dimorfismo sexual en la lagartija llanera; sin embargo, el polimorfismo no conlleva diferencias visibles en el tamaño de la cabeza y la distancia entre miembros.

CONCLUSIONES

La estructura poblacional de *Sceloporus aeneus* en Zaragoza de Guadalupe está representada por crías, juveniles y adultos; mostrando una fluctuación similar durante los tres años de estudio.

Los machos grises fueron más abundantes (57.9 %) que los machos amarillos (20.9 %) y que los machos anaranjados (21.2%), sin presentar variaciones entre los tres años de muestreo. La sobrevivencia es constante y la probabilidad de captura varía entre morfotipos a través del tiempo; la sobrevivencia fue similar para los tres morfotipos, lo que sugiere que el polimorfismo es mantenido por algún modelo de selección dependiente de las frecuencias.

No se encontraron diferencias morfológicas entre machos; con excepción del tamaño de la cabeza. Sin embargo, si se presentó un notable dimorfismo sexual: los machos son más pesados, con cabezas más grandes y extremidades más largas, y las hembras presentan mayor tamaño en el tronco.

CAPÍTULO 5

DISCUSIONES GENERALES

En este estudio se evaluó la coloración en machos de *Sceloporus aeneus* y su relación dentro de las interacciones sociales (macho-macho y macho-hembra). Dando respuesta a la siguiente pregunta: ¿Cuál es el papel de la coloración de los machos de *Sceloporus aeneus* dentro de las interacciones sociales y la dinámica poblacional en Calimaya, Estado de México?

La presencia de polimorfismo registrado en este estudio para la lagartija *Sceloporus aeneus* coincide con lo reportado por Jiménez-Arcos (2013) en una población en el estado de Tlaxcala; característica que presentan varias especies del género *Sceloporus* como *S. undulatus erythrocheilus* (amarillos y anaranjados: Rand, 1990), *S. grammicus* (anaranjados, amarillos y azules en una población y anaranjados, amarillos y grises en otra población: Bastiaans *et al.*, 2013) *S. horridus horridus* (amarillos, azules y anaranjados: Bustos-Zagal *et al.*, 2014), y de la familia Phrynosomatidae, *Holbrookia maculata* (Hager, 2001), *Urosaurus ornatus* (Thaker *et al.*, 2009) y *Uta stansburiana* (Sinervo y Lively, 1996). Este atributo también se extiende en otras familias como Lacertidae, coincidiendo en coloraciones amarillas, naranjas o rojas (*Podarcis melisellensis*; Huyghe *et al.*, 2007; *Iberolacerta monticola* e *I. cyreni*; Cabido *et al.*, 2009). En esos estudios, se han registrado diferencias fenotípicas (Sinervo y Lively, 1996; Bustos-Zagal *et al.*, 2014) y reconocimiento de sexos (Rand, 1990; Quinn y Hews, 2003); sin embargo, el surgimiento del polimorfismo en estas especies aún no es claro ya que los morfotipos están genéticamente controlados y pueden evolucionar tanto por selección natural como selección sexual (Stuart-Fox, 2012).

Los machos amarillos presentan los colores más brillantes y los anaranjados los valores más altos en saturación; es decir, los colores más vistosos disminuyen en el siguiente orden: amarillo - anaranjado - gris; por lo que se sugiere, que los morfotipos amarillo y anaranjado son más conspicuos cromáticamente para los depredadores y conspecíficos, por lo que la eficacia de las señales cromáticas y sus costos difieren entre

estos. Esto concuerda con otros estudios en donde los morfotipos más conspicuos (amarillo y anaranjado) son los más detectables para los depredadores y competidores incurriendo en costos energéticos más altos (Stuart-Fox *et al.*, 2003). De acuerdo con el Principio del handicap propuesto por Zahavi en 1975, lo que hace confiable a una señal son los costos de producción y mantenimiento. Es decir, para que los ornamentos sean confiables deben ser costosos, de manera que competidores inferiores tengan dificultad en expresarlos. Puesto que estos costos difieren en función de la calidad de los individuos (un mismo ornamento implica costos relativamente mayores para individuos de baja calidad que para individuos de alta calidad), la expresión de una señal por encima de la capacidad real del individuo se penaliza en términos de supervivencia y reproducción (López-Rull y Beamonte-Barrientos, 2014).

La coloración anaranjada en otras especies ha sido asociada con la variación en niveles de agresividad en la familia Phrynosomatidae; por ejemplo, los machos anaranjados de *U. stansburiana* (Sinervo y Lively 1996) y *S. consorbinus* (Rand, 1988) son altamente agresivos, aunque lo opuesto se observó en *U. ornatus*, siendo el morfotipo amarillo el más agresivo (Carpenter, 1995). En *S. aeneus*, no se encontraron diferencias significativas en la agresividad entre morfotipos; sin embargo, los machos amarillos y grises son los que presentan mayor número de despliegues visuales. Aunado a ello, el incremento en los niveles de agresividad en el mes de abril, principalmente para los machos amarillos y anaranjados, puede ser consecuencia de que en este mes se incrementa su abundancia y quizá es cuando se llevan a cabo la mayoría de las cópulas, por lo que los individuos deben asegurar el acceso a los recursos.

La posible función de la coloración lateral polimórfica sigue sin resolverse. Estudios previos argumentan que el mantenimiento del polimorfismo de color no depende de la partición del nicho (García-Rosales *et al.*, 2019); además, en este estudio no encontramos ningún efecto del polimorfismo sobre la elección de las hembras o el grado de agresividad de los machos. El polimorfismo en esta población podría explicarse mediante la selección dependiente de la frecuencia, donde la aptitud de un morfotipo depende de las frecuencias de los otros morfotipos con los que compete (Pryke *et al.*, 2007; Sinervo y Lively, 1996). Por lo tanto, la adopción de estrategias

conductuales alternativas que minimicen los riesgos y costos de conflictos no deseados podría facilitar la coexistencia estable de los fenotipos (Yewers *et al.*, 2016). Un sesgo en la agresión hacia los machos del mismo color beneficiaría al morfotipo más raro, que sufriría menos acoso por parte de los morfotipos comunes y obtendría una ventaja de aptitud física. Este proceso sería dependiente de la frecuencia negativa y estabilizaría el polimorfismo en las poblaciones (Dijkstra *et al.*, 2008).

CONCLUSIONES GENERALES

Los machos de *Sceloporus aeneus* presentan un polimorfismo de color en la región lateral: gris, amarillo y anaranjado, los morfotipos en los machos podrían representar estrategias de reproducción donde los machos amarillos suelen ser los más agresivos, y probablemente los despliegues que exhiben actúa como una señal de advertencia que ayudaría ahorrar costos energéticos en los enfrentamientos y así puedan ser aprovechados en la reproducción. Las hembras no tienen preferencia hacia un morfotipo en específico, sin embargo, la fluctuación en la proporción de morfotipos de color entre generaciones, sugiere que el polimorfismo se mantiene por algún modelo de la selección dependiente de las frecuencias.

La coloración debe examinarse de manera integradora, centrándose en múltiples correlaciones fenotípicas putativas en lugar de características únicas, por lo que se recomienda la realización de estudios de otros aspectos fisiológicos y ecológicos para tener un completo conocimiento de la biología de esta especie y sobre todo, la realización de estudios que determinen las posibles amenazas causadas por el crecimiento urbano, agricultura y destrucción de hábitat para así poder establecer estrategias de conservación.

LITERATURA CITADA

- Abalos, J., de Lanuza, G. P., Carazo, P., & Font, E. (2016). The role of male coloration in the outcome of staged contests in the European common wall lizard (*Podarcis muralis*). *Behaviour*, 153(5), 607-631.
- Alonzo, S.H. y Sinervo, B. (2001). Mate choice games, context-dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard. *Uta stansburiana. Behav Ecol Sociobiol* 49: 176-186.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. *Princeton University Press. Princeton, New Jersey, U.S.A.*
- Andrews, R. M., Méndez-de la Cruz, F. R., Cruz, M. V. S., & Rodríguez-Romero, F. (1999). Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology*, 93-100.
- Andrews, R. M. (2000). Evolution of viviparity in squamate reptiles: a variant of the cold climate model. *Journal of Zoology, London* 250:243-253.
- Aragón P. & López P. (2006). Roles of male residence and relative size in the social behavior of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Behav Ecol Sociobiol* 59:762-769.
- Argaez Márquez V. E. (2015). Selección sexual en un gradiente de urbanización en la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus microlepidotus*). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología (UNAM) México. 105 pp.
- Assis, B.A., Jarrett, B.J.M., Koscky, G., Langkilde, T., Avery, J.D., 2020. Plastic sexual ornaments: assessing temperature effects on color metrics in a color-changing reptile. *PLoS One* 15, e0233221.
- Baird, T. A., Hardy, I. C. W., & Briffa, M. (2013). Lizards and other reptiles as model systems for the study of contest behaviour. *Animal contests*, 258-286.
- Bastiaans E., Morinaga G., Gaytán J. G. C., Marshall J. C., & Sinervo B. (2013). Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard. *Behavioral Ecology*, art010: 968-970.
- Bastiaans, E., Bastiaans, M. J., Morinaga, G., Gaytán, J. G. C., Marshall, J. C., Bane, B. & Sinervo, B. (2014). Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PLoS One*, 9(4), e93197.
- Bjerkas, E. (2004). Oftalmología Veterinaria. Segundo Seminario WSAVA. Programa de Educación Continuada. Ciudad de la Habana. Cuba. 22/11/04.
- Bleay, C., & Sinervo, B. (2007). Discrete genetic variation in mate choice and a condition dependent preference function in the side blotched lizard: implications for the formation and maintenance of coadapted gene complexes. *Behavioral Ecology*. 18(2). 304-310.
- Bowmaker J.K. (2008) Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Res* 48:2022-2041.
- Brandt, Y. (2003). Lizard threat display handicaps endurance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270(1519). 1061-1068.
- Bustos-Zagal, M. G., Castro-Franco, R., Manjarrez S. J. & Fajardo G. V. (2014). Variación morfológica

asociada a los patrones de color de la garganta, en lagartijas *Sceloporus horridus horridus* (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta zoológica mexicana*, 30(2), 357-368.

- Cabido, C., Galán, P., López, P., Martín, J. (2009). Conspicuousness-dependent antipredatory behavior may counteract coloration differences in Iberian rock lizards. *Behavior Ecology*, 20 (2): 362-370 pp.
- Calisi, M. R. 2006. Proximate and ultimate mechanisms associated with female secondary coloration in the Mexican boulder spiny lizard (*Sceloporus pyrocephalus*). Tesis de Maestría. University of Texas at Arlington. USA. 90 pp.
- Calisi, R.M. & Hews, D.K. (2007). Steroid correlates of multiple color traits in the spiny lizard, *Sceloporus pyrocephalus*. *J Comp Physiol B* 177, 641–654.
- Camacho-Sanabria, J. M., Juan Pérez, J. I., Pineda Jaimes, N. B., Cadena Vargas, E. G., Bravo Peña, L. C., & Sánchez López, M. (2015). Cambios de cobertura/uso del suelo en una porción de la Zona de Transición Mexicana de Montaña. *Madera y bosques*, 21(1), 93-112.
- Canseco-Márquez, L., Mendoza-Quijano, F. & Ponce-Campos, P. 2007. *Sceloporus aeneus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007: e.T64084A12735261.
- Caro, T., & Koneru, M. (2021). Towards an ecology of protective coloration. *Biological Reviews*, 96(2), 611-641.
- Carpenter, G. C. 1995. Modeling dominance: the influence of size, coloration, and experience on dominance relations in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Herpetol Monogr.* 9:88–101.
- Carranza Almansa, J., Álvarez González, F., de Reyna, A., Luis, M., Bernstein, C., Cassini, M., & Carlos Senar, J. (2010). *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura, Servicio de Publicaciones.
- Cooper W. E., & Burns, N. (1987). Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Animal Behaviour*, 35(2), 526-532.
- Cooper. W. E. y Greenberg. N. (1992). Reptilian coloration and behavior. In: Gans. C. & Crews. D. (eds.) *Hormones. Brain and Behavior*. University of Chicago ed. Chicago. EEUU.
- Cox, R. M., Skelly, S. L., & John-Alder, H. B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57(7), 1653-1669.
- Cox, R. M., Skelly, S. L., Leo, A., & John-Alder, H. B. (2005). Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Copeia*: 3, 597-608.
- Dijkstra, P. D., Hemelrijk, C. K., Seehausen, O., & Groothuis, T. G. G. (2008). Color polymorphism and intrasexual competition in assemblages of cichlid fish. *Behavioral Ecology*, 20(1), 138–144.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin* 51:441-461.
- Forsman, A. 1999. Reproductive life history variation among color morphs of the pygmy grasshopper *Tetrix subulata*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 67: 247-261 pp.
- Forsman, A. y Åberg, V. (2008). Associations of variable coloration with niche breadth and conservation status among Australian reptiles. *Ecology* 89:1201-1207.
- Forsman, A., Ahnesjö, J., Caesar, S., & Karlsson, M. (2008). A model of ecological and evolutionary

consequences of color polymorphism. *Ecology* 89:34-40.

- García-Rosales, A., Ramírez-Bautista, A., & Stephenson, B. P. (2019). Comparative morphology and trophic ecology in a population of the polymorphic lizard *Sceloporus minor* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *PeerJ*, 7, e8099.
- Garland Jr, T., Hankins, E., & Huey, R. B. (1990). Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology*, 243-250.
- Goodlett, C., & Stephenson, B. P. (2019). Body color and morphological correlates of fitness in eastern fence lizards (*Sceloporus undulatus*): A spectrophotometric approach. *Herpetologica*, 75(1), 69-78.
- Gore, A. C., Holley, A. M., & Crews, D. (2018). Mate choice, sexual selection, and endocrine-disrupting chemicals. *Hormones and behavior*. 101. 3-12.
- Gray, M. S. y McKinnon, J. S. (2006). Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends Ecol Evol* 22(2): pp. 71-79.
- Hager, S. B. (2001). The role of nuptial coloration in female *Holbrookia maculata*: Evidence for a dual signaling system. *Journal of Herpetology*. 35: 624–632 pp.
- Halffter, G. & C.E. Moreno. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. M3m, Monografías Tercer Milenio, Vol. 4, S.E.A., Zaragoza, España, 55- 18 p.
- Hamilton P. S. & Sullivan B. K. (2005). Female mate attraction in ornate tree lizards. *Urosaurus ornatus*: a multivariate analysis. *Animal Behaviour* 69: 219–224.
- Hamilton, D. G., Whiting, M. J., & Pryke, S. R. (2013). Fiery frills: carotenoid-based coloration predicts contest success in frillneck lizards. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1138-1149.
- Hernández-Gallegos, O. Méndez-de la Cruz, F., Villagrán-SantaCruz, M., Rheubert, J., Granados-González, G., & Gribbins, K. (2014). Seasonal spermatogenesis in the Mexican endemic oviparous lizard. *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Spermatogenesis*. 4:3. e988585.
- Herrel, A., Meyers, J. J., & Vanhooydonck, B. (2002). Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(1), 149-163.
- Hill, G. E. 2006. Female mate choice for ornamental coloration. In *Bird Coloration. Vol. II. Function and Evolution*, G.E. Hill and K.J. McGraw, eds. (Cambridge, MA: Harvard University Press), pp. 137–200.
- Hover E. L. 1985. Differences in aggressive behavior between two throat color morphs in a lizard. *Urosaurus ornatus*. *Copeia*, 933–940.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadic, Z. & Van Damme, R. (2007). Morphology, performance, behavior and ecology of three-color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology*. 1-10 pp.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadic, Z. and Damme, R. V. (2012). Female lizards ignore the sweet scent of success: male characteristics implicated in female mate preference. *Zoology* 115(4): pp. 217-222.

- i de Lanuza, G. P., Carazo, P., & Font, E. (2014). Colours of quality: structural (but not pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Animal Behaviour*, 90, 73-81.
- INAFED (2010). Enciclopedia de los Municipios de México, Estado de México. Instituto Nacional para el federalismo y el desarrollo municipal, Gobierno del Estado de México-
- Jiménez-Arcos V. H. (2013). Variación fenotípica asociada a la coloración sexual en una población de *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kuriyama, Takeo; Miyaji, Kazuyuki; Sugimoto, Masazumi; Hasegawa, Masami (2006). Ultrastructure of the dermal chromatophores in a lizard (Scincidae: *Plestiodon latiscutatus*) with conspicuous body and tail coloration. *Zoological Science*, 23 (9), 793-799.
- Labra, A. (2008). Sistemas de comunicación en reptiles. *Herpetología de Chile*, 547-577.
- Langkilde, T., & Boronow, K. E. (2010). Color as a signal: the relationship between coloration and morphology in male eastern fence lizards, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology*, 44(2), 261-271.
- Lemos-Espinal, J. A., Rojas-Gonzalez, R. I. & Zuñiga-Vega, J. J. 2005. Técnicas para el estudio de Poblaciones de Fauna Silvestre. UNAM-CONABIO. México. 157 pp.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, R. G. y Ballinger, E. R. (1996). Ventral Blue Coloration and Sexual Maturation in Male *Sceloporus gadoviae* Lizards. *Journal of Herpetology*, Vol. 30 (4): 546-548 pp.
- López, M. P., & Martín R. J. (2003). Curso teórico-práctico: Bases y principios de la ecología evolutiva.
- López, P., Aragón. P., & Martín. J. (2003). Responses of female lizards. *Lacerta monticola*, to males' chemical cues reflect their mating preference for older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 55(1). 73-79.
- López-Rull. I., & Beamonte-Barrientos. R. (2014). Cortejo: mecanismos y función adaptativa. *Martínez-Gómez, M., Lucio. RA & Rodríguez-Antolín. J. Biología del Comportamiento: aportaciones desde la fisiología. 1.* 103-113.
- Maia, R., Eliason, C.M., Bitton, P.-P., Doucet, S.M., Shawkey, M.D. 2013. pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution* 4:906-913.
- Manríquez-Morán. N. L. Villagrán-Santa Cruz. M. y Méndez-de la Cruz. F. R. (2013). Reproductive activity in females of the oviparous lizard *Sceloporus aeneus*. *The Southwestern Naturalist*. 58 (3): 325-329.
- Martín J. & López P. (2009). Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiberi's green lizards. *Lacerta schreiberi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63: 1743-1755.
- Martín, J., & Forsman, A. (1999). Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammmodromus algirus* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology*, 10(4), 396-400.
- Martin, M., Meylan, S., Perret, S., & Le Galliard, J. F. (2015). UV coloration influences spatial dominance but not agonistic behaviors in male wall lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(9), 1483-1491.

- Martín. J. y Forsman. A. (1999). Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammmodromus algirus* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology*. 10: 396-400.
- Martín. J. y López. P. (2009). Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiberi's green lizards. *Lacerta schreiberi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63: 1743-1755.
- Martins. E. P. (1993). Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard. *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour*. 45(1). 25-36.
- Martins. E. P. (1994). Structural Complexity in a Lizard Communication System: The *Sceloporus graciosus* "Push-Up" Display. *Copeia*. 1994(4). 944-955.
- Martorrell, C. y E.M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124: 199-207.
- Mejía-Palma, R., Jorge, A., & Reguera, S. (2018). Raman spectroscopy reveals the presence of both eumelanin and pheomelanin in the skin of lacertids. *Journal of Herpetology*, 52(1), 67-73.
- McEvoy, J., While, G. M., Sinn, D. L., & Wapstra, E. (2013). The role of size and aggression in intrasexual male competition in a social lizard species, *Egernia whitii*. *Behavioral ecology and sociobiology*, 67(1), 79-90.
- Moore. M. C., & Marler. C. A. (1987). Effects of testosterone manipulations on nonbreeding season territorial aggression in free-living male lizards. *Sceloporus jarrovi*. *General and comparative endocrinology*. 65(2). 225-232.
- Morrison RL, Rand MS, Frostmason SK (1995). Cellular basis of color differences in 3 morphs of the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Copeia* (2):397-408.
- Moreno. J. 2013. *Evolución por selección sexual según Darwin. La vigencia de una idea*. Ed. Síntesis. Madrid.
- Olsson, M., Stuart-Fox, D., & Ballen, C. (2013). Genetics and evolution of colour patterns in reptiles. In *Seminars in cell y developmental biology*. Vol. 24 (6-7), 529-541). Academic Press.
- Olsson, Mats, Staffan Andersson, & Erik Wapstra (2011). "UV-deprived coloration reduces success in mate acquisition in male sand lizards (*Lacerta agilis*)." *PloS one* 6.5: e19360.
- Olsson. M., Shine. R. Wapstra. E., Ujvari. B. & Madsen. T. 2002. Sexual Dimorphism in lizard Body Shape: the roles of Sexual Selection and Fecundity Selection. *Evolution*. 56(7): 1538-1542 pp.
- Ortega-Rubio, A. G. Halffter y R. Barbault. 2000. Bunch grass lizard, *Sceloporus scalaris*, population dynamics at La Michilia Biosphere Reserve, Mexico. *Herpetological Journal* 10:33-41.
- Parker, W. S. 1994. Demography of the fence lizard, *Sceloporus undulatus*, in Northern Mississippi. *Copeia* 1994: 136-152.
- Pérez I. L. G. & Font E. (2010). Lizard blues: blue body colouration and ultraviolet polychromatism in lacertids. *Rev. Esp. Herp*, 24, 67-84.
- Pérez-Rodríguez, L. (2013). La medición del color: técnicas y fundamentos para el estudio de la ecología de las aves. *Revista de anillamiento* No. 31-32: 4-20 pp.
- Peters, R. A., & Ord, T. J. (2003). Display response of the Jacky Dragon, *Amphibolurus muricatus* (Lacertilia: Agamidae), to intruders: A semi-Markovian process. *Austral Ecology*, 28(5), 499-506.

- Pincheira-Donoso, D., T. Tregenza, M.J. Witt y D.J. Hodgson. 2013. The evolution of viviparity opens opportunities for lizard radiation but drives it into a climatic cul-de-sac. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 857-867.
- Pryke S. R. & Griffith S. C. (2006). Red dominates black: agonistic signalling among head morphs in the colour polymorphic Gouldian finch. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 273(1589). 949-957.
- Pryke, S. R., Astheimer, L. B., Buttemer, W. A., & Griffith, S. C. (2007). Frequency-dependent physiological trade-offs between competing colour morphs. *Biology Letters*, 3, 494–497. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0213>.
- Quinn V. S. & Hews D. K. 2003. Positive relationship between abdominal coloration and dermal melanin density in Phrynosomatid lizards. *Copeia*. 858–864 pp.
- Ramírez-Bautista, A., Ortíz-Cruz, A. L., Del Coro Arizmendi, Ma., & Campos, J. (2005). Reproductive characteristics of two syntopic lizard species, *Sceloporus gadoviae* and *Sceloporus jalapae* (Squamata: Phrynosomatidae), from Tehuacán Valley, Puebla, México. *Western North American Naturalist*, 65(2), 202–209.
- Ramírez-Bautista, A., R. Cruz-Elizalde, U. Hernández-Salinas, A. Lozano, y J. A. Grummer. 2017. Reproductive trait variation in the *Sceloporus scalaris* species group (Squamata: Phrynosomatidae) from the Transvolcanic Belt, Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*, XX: 1-12. (25 de octubre).
- Ramírez-Bautista, A., Ramos-Flores, O., Stephenson, B. P., & Smith, G. R. (2008). Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus minor* of the Guadalcázar region, San Luis Potosí, Mexico. *The Herpetological Journal*, 18(3), 121-127.
- Rand M. S. (1988). Courtship and aggressive behavior in male lizards exhibiting two different sexual colorations. *American Zoologist*, 28: 153.
- Rand M. S. (1990). Polymorphic sexual coloration in the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Am Midl Nat*. 124: 352–359.
- Rand M. S. (1992). Hormonal control of polymorphic and sexually dimorphic coloration in the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *General and comparative endocrinology*, 88(3), 461-468.
- Read, J. L., Kovac, K. J., Brook, B. W., & Fordham, D. A. (2012). Booming during a bust: asynchronous population responses of arid zone lizards to climatic variables. *Acta Oecologica*, 40, 51-61.
- Rheubert, J. L., Siegel, D. S., Trauth, S. E., & Jamieson, B. G. (2014). Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara.
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Vásquez, R. A. (2002). Capítulo 16: Selección Dependiente De La Frecuencia. Evolución: la base de la biología ISBN 84-8254-139-0, págs. 283-292
- Rodríguez-Romero, F. D. J. (2004). Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Universidad Nacional Autónoma de México*.
- Ruxton, G. D., Speed, M. P., & Kelly, D. J. (2004). What, if anything, is the adaptive function of

countershading? *Animal Behaviour*, 68(3), 445-451.

- Sacchi, R., Pellitteri-Rosa, D., Bellati, A., Di Paoli, A., Ghitti, M., Scali, S. & Fasola, M. (2013). Colour variation in the polymorphic common wall lizard (*Podarcis muralis*): an analysis using the RGB colour system. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 252 (4), 431-439.
- San-Jose, L. M., Peñalver-Alcázar, M., Milá, B., Gonzalez-Jimena, V., & Fitze, P. S. (2014). Cumulative frequency-dependent selective episodes allow for rapid morph cycles and rock-paper-scissors dynamics in species with overlapping generations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1788), 20140976.
- Santos-Barrera, G. y J.N. Urbina-Cardona. 2011. La dinámica del borde-matriz en bosques mesófilos de montaña fragmentados y su papel en la conservación de los anfibios. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 679-687.
- Santos-Moreno, A., M. A. Briones-Salas y R. López-Wilchis. (2007). Diferencias en algunos parámetros demográficos de *Oryzomys chapmani* (Rodentia: Muridae) asociadas a tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 23(1): 123-137.
- Senar, J. C. (2006). Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. *Bird coloration*, 2: 87-136.
- Shawkey, M. D., Estes, A. M., Siefferman, L. M., & Hill, G. E. (2003). Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage colour. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1523), 1455-1460.
- Sheldahl L. & Martins. E. (2000). The Territorial Behavior of the Western Fence Lizard. *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica*. 56(4). 469-479.
- Simon, V.B. (2011). Communication signal rates predict interaction outcome in the brown anole lizard, *Anolis sagrei*. *Copeia*: 38-45.
- Sinervo B, & Lively CM. (1996). The rock- paper-scissor game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380:240–243 pp.
- Sinervo B. (2000). Adaptation, natural selection, and optimal life history allocation in the face of genetically based trade-offs. *Adaptive genetic variation in the wild*, 41-64.
- Sinervo B., Svensson E. & Comendant T. (2000). Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature*. 406: 985–988.
- Sinervo B, Heulin B, Surget-Groba Y, Clobert J, Miles DB, Corl A, Chaine A, Davis A. (2007). Models of density-dependent genic selection and a new rock-paper-scissors social system. *Am. Nat.* 170, 663–680.
- Smith L. C. & John-Alder H. B. (1999). Seasonal specificity of hormonal, behavioral, and coloration responses to within-and between-sex encounters in male lizards (*Sceloporus undulatus*). *Hormones and Behavior*. 36(1). 39-52.
- Stephenson, B. P. (2010). *A study of the biological significance of a male color polymorphism in the lizard Sceloporus minor* (Doctoral dissertation, University of Miami).

- Stuart-Fox, D. M., & Johnston, G. R. (2005). Experience overrides colour in lizard contests. *Behaviour*, 142(3), 329-350.
- Stuart-Fox, D. M., Moussalli, A., Marshall, N. J., & Owens, I. P. (2003). Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour*, 66(3), 541-550.
- Thaker, M., Lima, L. S. & Hews, K. D. 2009. Alternative antipredator tactics in tree lizard morphs: hormonal and behavioural responses to a predator encounter. *Animal Behaviour*. 77, 395–401 pp.
- Torres Albor, E. G. (2006). Características reproductivas de una población de *Sceloporus formosus* (Squamata: Phrynosomatidae) en la región central de Oaxaca, México.
- Torres-Barragán, C.A. 2006. Efecto del Cambio de Uso de Suelo en Algunos Parámetros Demográficos de *Sceloporus spinosus* en el Monumento Natural Yagul, Tlacolula, Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. 93 pp.
- Van Dyk, D. A., & Evans, C. S. (2008). Opponent assessment in lizards: examining the effect of aggressive and submissive signals. *Behavioral Ecology*, 19(4), 895-901.
- Vargas-García S., Argaez V., Solano-Zavaleta I., Zúñiga-Vega J. (2019) Population dynamics of three lizard species from the genus *Sceloporus*: short-term changes in demographic parameters. *Integr Zool*. 14 (6): 542-560.
- Villa, F. (1999). Demography, ecological. En: Environmental Geology. Enciclopedia of Earth Science. Springer. 115-116 p.
- Wiens J. J. (2000). Decoupled evolution of display morphology and display behaviour in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*. 70: 597–612.
- Wiens, J.J., C.A. Kuczynski, S. Arif y T.W. Reeder. (2010). Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards based on nuclear and mitochondrial data, and a revised phylogeny for *Sceloporus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 150-161.
- Yewers, M. S. C., Pryke, S., & Stuart-Fox, D. (2016). Behavioural differences across contexts may indicate morph-specific strategies in the lizard *Ctenophorus decresii*. *Animal Behaviour*, 111, 329-339.
- Zúñiga-Vega, J.J., F.R. Méndez-de la Cruz y O. Cuellar. (2008). Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. *Can. J. Zool*. 86: 1397-1409.
- Zúñiga-Vega, J. J., Pruett, J. A., Ossip-Drahos, A. G., Campos, S. M., Seddon, R. J., Price, S. L., ... & Martins, E. P. (2021). Information out of the blue: phenotypic correlates of abdominal color patches in *Sceloporus* lizards. *Zoology*, 149, 125961.