



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Desarrollo ontogenético del dimorfismo sexual
del Lagarto Cornudo (*Phrynosoma orbiculare*)
en una población del Estado de México**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

LEONARDO DANIEL PONCE ROSALES

DIRECTOR: DR. OSWALDO HERNÁNDEZ GALLEGOS



Toluca de Lerdo, Estado de México



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Desarrollo ontogenético del dimorfismo sexual
del Lagarto Cornudo (*Phrynosoma orbiculare*)
en una población del Estado de México**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

LEONARDO DANIEL PONCE ROSALES

DIRECTOR: DR. OSWALDO HERNÁNDEZ GALLEGOS



Toluca de Lerdo, Estado de México

CONTENIDO

DEDICATORIA	2
AGRADECIMIENTOS	4
ÍNDICE DE CUADROS	7
ÍNDICE FIGURAS	8
RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN	10
ANTECEDENTES	12
Dimorfismo sexual.....	12
Mecanismos	12
Direccionalidad.....	13
Rasgos consistentes	14
Patrones de expresión.....	¡Error! Marcador no definido.
Reproducción	15
Registros de DS.....	16
Phrynosomatidae	17
<i>Phrynosoma</i>	18
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	19
OBJETIVOS:	23
Objetivo general:.....	23
Objetivo particular:	23
METODOLOGÍA	24
Área de estudio	24
Captura - Marcaje - Recaptura	26
Datos	26
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS:	28
RESULTADOS	29
Captura – Marcaje - Recaptura	29
Dimorfismo sexual.....	29
DISCUSIÓN	39
LHC	39
Peso	40
Cola (LC, CAN, CAL).....	41



DIA	42
Patrón ontogenético	¡Error! Marcador no definido.
CONCLUSION GENERAL	43
CONCLUSIONES PARTICULARES	43
Referencias	43

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1. Categorías de edad para *Phrynosoma orbiculare* del Parque de la Ciencia Sierra Morelos, Estado de México.
- Cuadro 2. Comparación de los valores de LHC vs peso, largo de cola, ancho de cola, alto de cola, distancia interaxilar entre hembras y machos de crías, jóvenes y adultos de *Phrynosoma orbiculare*.
- Cuadro 3. Estadísticos de regresión y comparación de pendientes de regresión de las relaciones entre los valores de LHC vs peso, largo de cola, ancho de cola, alto de cola, distancia interaxilar entre hembras y machos de crías, jóvenes y adultos de *Phrynosoma orbiculare*.

ÍNDICE FIGURAS

- Figura 1. Vista lateral de *Phrynosoma orbiculare*.
- Figura 2. Vista dorsal de *Phrynosoma orbiculare*.
- Figura 3. Ubicación de la población de *Phrynosoma orbiculare* dentro del Parque de la Ciencia Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. Tomado de Rojas-Hernández, 2018.
- Figura 4. Características evaluadas en una población de *Phrynosoma orbiculare* en el Estado de México.
- Figura 5. Regresión línea de longitud hocico-cloaca, LHC vs peso, P (A, F, K), largo de cola, LC (B, G, L), ancho de cola, CAN (C, H, M), alto de cola, CAL (D, I, N), distancia interaxilar, DIA (E, J, O) entre machos y hembras de crías, jóvenes y adultos de *Phrynosoma orbiculare*.

RESUMEN

El dimorfismo sexual es una característica presente en algunas lagartijas y se encuentra estrechamente asociada a la adecuación de los organismos. *Phrynosoma orbiculare* (Phrynosomatidae) es una lagartija de alta montaña endémica de México que se distribuye desde Chihuahua hasta el sur de Puebla y Guerrero, así como del sur de Nuevo León al Eje Neovolcánico Transversal y la Meseta Central Mexicana. En la mayoría de lagartijas, el tamaño como característica de dimorfismo sexual tiene una tendencia a favor de los machos; sin embargo, el género *Phrynosoma* es una excepción, ya que esta característica de dimorfismo sexual tiene una tendencia hacia las hembras. El objetivo del presente estudio fue determinar la etapa ontogenética (cría, juvenil y adulto) donde surge el dimorfismo sexual de *P. orbiculare* en una población del Parque de la Ciencia Sierra Morelos, Estado de México. Se evaluaron un total de 611 individuos (346 hembras y 265 machos). Para cada individuo se registró peso, longitud hocico-cloaca, largo de cola, ancho de cola, alto de cola y distancia interaxilar. Los análisis realizados indican que el dimorfismo sexual surge en distinta etapa ontogenética dependiendo de la variable. Las diferencias en longitud hocico-cloaca, peso y ancho de cola surge en adultos, pero el largo de cola surge desde la etapa de crías, se mantiene en juvenil y aumenta su expresión de adultos. El dimorfismo sexual de *P. orbiculare* puede explicarse por la “hipótesis de ventaja del macho pequeño” o “small-male advantage hypothesis”.

INTRODUCCIÓN

Los saurios en los últimos años han sido sujetos de estudio para distintos fenómenos llamativos como lo es el dimorfismo sexual (DS), esto debido a la gran variedad que muestra el grupo (Cox et al., 2007). El DS es una diferencia morfológica, fisiológica o conductual entre machos y hembras conespecíficos (Darwin, 1874). Se encuentra estrechamente relacionada con la adecuación de los organismos, por ende, es importante el estudio de ciertas características que permitan entender las diferencias entre sexos para conocer la biología y evolución de las especies (Shine, 1989; Aguilar-Moreno, 2010).

El tamaño corporal como uno de los principales rasgos de dimorfismo sexual puede ser afectado por distintas variables, algunas de las más importantes son: crecimiento, ontogenia, edad a la madurez sexual y patrones de uso de energía (Vitt & Caldwell, 2014). También la dirección del DS varía, probablemente por presiones selectivas que conducen a la evolución de las diferencias del tamaño corporal. En general para vertebrados, los machos son el sexo con mayor tamaño corporal; presentando un dimorfismo sexual en tamaño (DST) (Alexander et al., 1979; Shine, 1979, 1989; Zamudio, 1998).

Un aspecto similar se observa en la mayoría de familias de lagartijas, en donde los machos son más grandes en tamaño respecto a las hembras; no obstante, dentro de esas familias, existen géneros de lagartijas que no siguen esa premisa. Existen tres mecanismos que pueden explicar la variación de tamaños entre sexos: (1) selección sexual, (2) selección por fecundidad y (3) divergencia ecológica. Los

mecanismos mencionados pueden trabajar en conjunto o independientemente y varían de manera relacionada al hábitat o nicho ecológico (Cox et al., 2007).

En las lagartijas hay dos componentes corporales que presentan DS de manera consistente: mayor tamaño relativo de la cabeza en machos y mayor longitud del tronco en hembras, aunque no son los únicos (Vitt, 1983; Vitt & Cooper, 1985; Cooper & Vitt, 1989; Hews, 1996; Olsson & Madsen, 1998; Olsson, 2002).

La ontogenia es el desarrollo de un individuo, que tiene lugar en un tiempo finito, entre un momento inicial y uno final, entre ellos existe periodos delimitados por acontecimientos claros, estos eventos pueden ser utilizados para comparar la ontogenia en la mayoría de grupos de animales, los eventos más importantes en una trayectoria ontogenética es la fertilización, la eclosión, la madurez sexual y la muerte, las etapas o estadios que delimitan son la embrionaria, la juventud y la edad adulta (Fabrezi et al., 2017). Conocer la etapa ontogénica donde surge el DS pueden ser un factor importante para entender dicho atributo en una especie (Dunham et al., 1988; Vitt, 1991; Stearns, 2000; Gotthard, 2001; Cabezas-Cartes et al. 2015; Caleb, Rachakonda & Deepak, 2017).

Se ha observado que las tasas de crecimiento en la madurez sexual tienen un efecto importante en el DS (si los machos alcanzan la madurez sexual a una edad más temprana y las tasas de crecimiento son idénticas entre los sexos, los machos permanecen pequeños con relación a las hembras, incluso si continúan creciendo). Existen casos que al llegar a la madurez sexual las características se expresan en mayor consistencia y se hacen más notorias (Vitt & Caldwell, 2014).

La mayoría de las especies dentro de la familia Phrynosomatidae muestran una gran variabilidad morfológica y de hábitat. La tendencia es hacia machos más grandes y aunque en menor proporción algunas especies muestran una tendencia opuesta (e.g. *Phrynosoma*); sin embargo, también hay un pequeño grupo que no muestran un DST (Cox et al., 2007).

Phrynosoma orbiculare (Linnaeus, 1789) es un lacertilio que pertenece al clado Tapaja junto a *P. ditmarsii*, *P. douglasii* y *P. hernandesi* (Leaché & Charles, 2015). Es de forrajeo pasivo, endémico de México, habita en bosques de pino-encino y áreas de matorral semiárido, en altitudes que oscilan entre 1,500 y 3,400 m s.n.m. (Hodges, 2002; Lemos & Smith, 2007; Méndez et al., 2003; Sherbrooke, 2003; Suárez-Rodríguez et al., 2018).

ANTECEDENTES

Dimorfismo sexual

El DS es un atributo (morfológica, fisiológica o conductual) común en los vertebrados, incluido en las lagartijas (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Kratochvíl & Frynta, 2002). Sin lugar a dudas es un tema complejo de entender para la biología ya que distintos autores proponen diferentes hipótesis como respuesta al DS.

Mecanismos

Particularmente se encuentra bien documentado tres posibles mecanismos que promueven el DS: (1) Selección sexual: se presenta gracias a la variación en el éxito

de apareamiento y generalmente se le adjudica al contexto donde un macho de gran tamaño tiene una ventaja entre combates macho-macho. (2) Selección por fecundidad: establece que hay una tendencia que favorece el gran tamaño de las hembras, a mayor tamaño de la hembra aumentará el número de crías, y (3) Divergencia ecológica o trófica (selección natural para la partición de recursos): se centra en la premisa de que el tamaño corporal está relacionado con el uso de los recursos, al expresar un DST se reduce la competencia de recursos entre sexos y aumenta la sobrevivencia. Los mecanismos anteriormente mencionados tienen la particularidad de trabajar en conjunto o de forma independiente, y pueden variar de manera relacionada con el hábitat o el nicho ecológico (Cox et al., 2007).

Direccionalidad

El DST en algunas familias de lagartijas muestra distintas condiciones direccionales, existe una tendencia en donde los machos son más grandes que las hembras (hasta 50% más grandes), e.g. *Anolis*, *Tropidurus*, *Amblyrhynchus* y *Varanus*. Pero también ocurre un DST en dirección de las hembras en distintas familias (hasta 20% más grandes) e.g. *Polychrus*, *Mabuya* y *Aprasia*. Incluso en una misma familia puede existir direccionalidad en los dos sentidos, para machos y hembras (e.g. Gekkonidae, Scincidae). Es importante mencionar que muchos géneros de lagartijas muestran una tendencia consistente, para machos más grandes e.g. *Ameiva*, *Leiocephalus*, *Microlophus*, *Tropidurus* o para hembras e.g. *Aprasia*, *Diplodactylus* y *Phrynosoma* (Cox et al., 2007).



Rasgos consistentes

En las lagartijas se ha registrado la presencia de rasgos dimórficos consistentes: tamaño de cabeza (los machos muestran una cabeza ancha o grande en comparación con las hembras) y largo del tronco (las hembras presentan una mayor distancia entre extremidades, anterior y posterior respecto a los machos). Dicho fenómeno se replica en distintas especies y puede atribuirse a la selección sexual (tamaño de la cabeza: proporciona una ventaja en combate macho-macho) y selección por fecundidad (largo del tronco: permite el almacén de un mayor número de crías) (Vitt, 1983; Cooper & Vitt, 1989; Hews, 1996; Olsson & Madsen, 1998; Olsson, 2002).

Estadios ontogenéticos

A nivel mundial, existen estudios que han documentado el dimorfismo sexual de las lagartijas respecto a la morfología corporal en los estadios ontogenético jóvenes y adultos (Stewart, 1985; Brooks, 1991; Carpenter, 1995; Lovern, 2000; Lovern & Jenssen, 2001; Vanhooydonck et al., 2005; Bergmann & Berk, 2012; Maia-Carneiro & Rocha, 2013; Manicom et al., 2014; Caleb, Rachakonda & Deepak, 2017). El fenómeno de una ornamentación externa en crías solo se ha registrado en la probóscide de *Anolis proboscis* (Quirola et al., 2017). En un estudio realizado por Caleb, Rachakonda & Deepak (2017) en la lagartija *Salea horsfieldii* (Agamidae), se encontró un DS en la cresta dorsal de la región nugal, la cual es un carácter ontogénicamente estable en jóvenes y adultos, pero solo los machos muestran cabezas y patas más largas en comparación con las hembras del mismo tamaño,

siendo un rasgo de aptitud sexual, que aumenta la fuerza de mordida durante los combates intra-sexuales.

Reproducción

La reproducción detona un efecto significativo en el DS; el más común en vertebrados está sesgado para machos, debido a la competencia macho-macho por el acceso a parejas (Wiley, 1974; Clutton-Brock et al. 1977; Alexander et al. 1979; Carothers, 1984; Payne, 1984; Zamudio, 1998).

Otro efecto provocado por la reproducción es el desarrollo de la placenta o la retención de óvulos, debido a que promueve el DS en las especies, ya que requiere mayor espacio dentro de la cavidad abdominal, se ha sugerido que las hembras de las lagartijas vivíparas tendrán un abdomen más grande y en consecuencia un mayor tamaño que sus parientes ovíparos, generando un DST sesgado para hembras (Tinkle et al., 1970; Dunham & Miles 1985; Dunham et al., 1988; Cei et al., 2003; Jiménez, Sanabria & Cueva, 2017; Recknagel & Elmer, 2019), una hipótesis que se denomina “ventaja de fertilidad” (Darwin, 1874).

Además, en especies con DST que presentan sesgo hacia las hembras, el éxito reproductor de los machos podría estar más influenciado por rasgos masculinos distintos de los que favorecen las interacciones agonísticas (Ghiselin, 1974). Debido a que las hembras están dispersas y las densidades de población son bajas, la competencia macho-macho debe ser baja, y la cantidad de eventos reproductivos que obtenga un macho dependerá del número de hembras que encuentre. En estos sistemas, la selección debería favorecer la evolución de machos pequeños que se

vuelven reproductores a una edad temprana, son móviles y pueden gastar una gran proporción de tiempo y energía buscando hembras (Trivers, 1972; Ghiselin, 1974; Zamudio, 1998) “hipótesis de macho pequeño” (Darwin, 1874).

Registros de DS

Existen diferentes trabajos que han abordado el DS en lagartijas, y se han registrado numerosas características, algunas consistentes en distintas especies de lagartijas, por ejemplo, para la especie *Liolaemus eleodori* se encontró que los machos son más grandes que las hembras en: longitud, ancho, altura máxima de la cabeza, longitud de fémur y longitud de la cola (Astudillo et al., 2015).

El caso de *Sceloporus horridus horridus*, Valencia-Limón, Castro-Franco & Bustos-Zagal (2014) registraron que existe un DS, donde los machos son más grandes que las hembras, pero su madurez sexual la alcanzan al llegar a la misma talla de LHC. También se ha registrado en la especie *S. jarrovii*, que en la etapa de joven no hay presencia de DS en LHC, pero sí en adultos con tendencia hacia los machos, que se ha atribuido a una tasa de crecimiento más rápida en machos en comparación con las hembras en etapas ontogenéticas más tempranas (Beal, Lattanzio & Miles, 2014).

Para la especie *Phrynosoma brevirostris* se encontró un marcado DS sesgado a las hembras, el cual se presenta desde el nacimiento, pero se expresa con una mayor fuerza después de la madurez sexual. Las hembras de la especie retrasan su madurez sexual lo que produce un mayor tamaño cuando son adultas, característica esperada para especies vivíparas de lagartijas (Tinkle et al., 1970) aunque los

machos mostraron colas más grandes respecto a las hembras de *P. brevirostris* (Powell & Russell, 1985).

Existe un trabajo que registra la evolución del dimorfismo sexual con direccionalidad para hembras de tres distintas especies de *Phrynosoma* estrechamente relacionadas, siendo miembros del clado Tapaja (*Phrynosoma douglasi*, *P. ditmarsii* y *P. hernandesi*) el cual menciona que la variación de DST ha ocurrido predominantemente en machos y en el tamaño de su madurez sexual (Zamudio, 1998). Para el caso de *P. orbiculare* se registró que no existe una diferencia significativa del tamaño y forma de la cabeza entre sexos Moreno-Barajas et al. (2013), sin embargo, no existe un registro de otras variables morfométricas para el género y la especie que documenten DS.

Phrynosomatidae

La familia Phrynosomatidae contiene a lagartijas en su mayoría insectívoras, con una mayor variación morfológica y ecológica respecto a otras familias. Tienen una gran variedad de hábitos: terrestres, saxícolas, arenícolas y/o arbóreas (Tod, 1996), de tamaño pequeño-medio, la mayoría de las especies están entre 50 a 100 mm LHC en estadio adulto, algunas otras mayores, pero ninguna supera los 200 mm de LHC.

Su distribución va desde el sur de América del Norte hasta el oeste de Panamá. La mayor cantidad de especies se encuentran en Estados Unidos y México (Vitt & Caldwell, 2014). La familia contiene nueve géneros y más de 160 especies (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010; Uetz, Freed & Hošek, 2020) en los

cuales hay especies ovíparas y vivíparas (estas últimas más comunes a grandes elevaciones altitudinales) (Vitt & Caldwell, 2014).

Phrynosoma

El género es conocido comúnmente como falsos camaleones o lagartos cornudos, presenta adaptaciones morfológicas, ecológicas y de conducta, es un género que se caracteriza por presentar: 1) cuerpo aplanado en forma oval con una o dos hileras de espinas que rodean los costados de su cuerpo (a excepción de *P. modestum*), 2) patas relativamente cortas, 3) utilizan cripsis ante un depredador, 4) suelen estar activos durante un período de tiempo prolongado, 5) su temperatura es variable con respecto a otras lagartijas simpátricas, 6) tienen una dieta especializada que consiste principalmente en hormigas y/o, artrópodos, 7) presentan una capacidad estomacal excepcionalmente grande para el tamaño de su cuerpo, 8) tienen una dentición adaptada para la alimentación de hormigas (mirmecofagia), 9) producen una gran cantidad de crías, que son relativamente pequeñas, 10) tienen una alta inversión energética en cada nidada o camada de crías, aunque el gasto por progenie individual es comparativamente bajo debido a las nidadas y camadas muy grandes, y 11) presentan forrajeo pasivo (Pianka & Parker, 1975; Sherbrooke, 2003).

Las lagartijas del género *Phrynosoma* también son variables en colores, tamaño y largo de cola (Sherbrooke, 2003). Una de las características morfológicas llamativas en el género es la presencia de cuernos a lo largo de la parte posterior de la cabeza,

los cuernos cerca de la línea central (occipitales) y los lados (temporales), son claves para la determinación de especies (Sherbrooke, 2003).

El género se compone actualmente de 17 especies distribuidas desde Canadá hasta Guatemala (Nieto-Montes de oca et al., 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015) clasificadas en cuatro clados: Tapaja, Anota, Doliosaurus y Brevicauda (Lara-Reséndiz et al., 2015; Leaché & Linkem, 2015). A pesar de su amplia distribución, la mayoría de las especies se encuentran en México (Sherbrooke, 2003). Entre los lagartos, este género tiene una de las distribuciones altitudinales más grandes (– 200 a 3,440 m de altitud) (Hodges, 2004; Lara-Reséndiz et al., 2015).

En el género *Phrynosoma* presentan un DST con tendencia hacia hembras (Pianka & Parker, 1975; Zamudio, 1998; Cox et al., 2007), contrario a lo encontrado en la mayoría de especies dentro de la familia Phrynosomatidae. Existe evidencia que, si todos los miembros de un clado muestran las mismas características de dimorfismo sexual o similar, entonces el origen de ese dimorfismo puede ser ancestral en su historia evolutiva y las presiones de selección contemporáneas lo han mantenido (Vitt & Caldwell, 2014). Una excepción ocurre en el género *Phrynosoma*, ya que según Zamudio (1998) el DST en el grupo puede explicarse según la hipótesis de “ventaja del macho pequeño” y se debe por un cambio de tamaño en los machos en la madurez sexual.

Phrynosoma orbiculare

Phrynosoma orbiculare (Linnaeus, 1789) (del latín *orbis* que significa círculo o circular, en referencia a la forma del cuerpo) (Sherbrooke, 2003) (Figura 1 y 2).

Llamado comúnmente “Lagarto Cornudo”, “Camaleón Cornudo” o “Camaleón de Montaña”. La especie se caracteriza por presentar: lateralmente una fila de escamas en forma de espinas, 4 pares de cuernos no alargados de cada lado, ni reducidos; escamas ventrales lisas, sin quillas y una cola no reducida. Los patrones de cuernos consisten en grupos laterales de cuernos temporales de aproximadamente la misma longitud que los dos cuernos occipitales ubicados en el centro, cada uno de los cuales no es ni muy alargado ni muy separado del otro (Sherbrooke, 2003).

La lagartija, *P. orbiculare* alcanza una madurez sexual a una LHC ≥ 65 mm y ≥ 66 mm para machos y hembras, respectivamente, similar a lo que se encontró en especies hermanas del clado Tapaja (Pianka y Parker, 1975). Existe un registro de una hembra prematura que alcanzó la madurez sexual a 51 mm (Suárez-Rodríguez et al., 2018), dicha madurez sexual se alcanza en su segundo año de vida (Hernández-Navarrete et al., 2016; Suárez-Rodríguez et al., 2018).

Es una lagartija de forrajeo pasivo, endémica de México, actualmente se encuentra bajo la categoría de Amenazada (A) según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF, 2019), recibe una puntuación Media (12) según el Índice de Vulnerabilidad Ambiental (EVS) (Wilson et al., 2013) y su estatus es de Preocupación menor (LC) en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2023).

Es una especie que se reproduce durante otoño e invierno, habita en bosques de pino-encino y áreas de matorral semiárido, en altitudes que oscilan entre 1,500 y 3,400 m s.n.m. (Hodges, 2002; Lemos & Smith, 2007; Méndez et al., 2003; Sherbrooke, 2003; Suárez-Rodríguez et al., 2018) (desde Chihuahua hasta el sur

de Puebla y Guerrero, así como del sur de Nuevo León al Eje Neovolcánico Transversal y la Meseta Central Mexicana) (Suárez-Rodríguez et al., 2018).

Se han realizado estudios que evalúan el DS en el género *Phrynosoma* (Powell & Russell, 1985; Zamudio, 1998; Moreno-Barajas et al., 2013). Aunque ninguno se centra en el desarrollo del DS en alguna etapa ontogénica, es de gran importancia evaluarlo para entender los mecanismos que han llevado a la especie a ese DS, ya que existe una gran variedad fenotípica entre las especies del género *Phrynosoma* (Sherbrooke, 2003). Para el presente trabajo se muestrearon distintas variables morfométricas de una población de *P. orbiculare* ubicada en el Parque de la Ciencia Sierra Morelos (PCSM), Toluca, Estado de México en el cual se pueden encontrar áreas recreativas, lagunas, laderas y presencia de bosque pino-encino; presenta una alta diversidad faunística a pesar de estar rodeado de zonas urbanas. Debido a esto, posteriormente se expone el desarrollo ontogenético del DS que presenta la especie de dicha población que puede ayudar a entender su biología, generando información básica que puede ser usada en planes de conservación, debido a que la población del PCSM puede estar en peligro al igual que otras por destrucción de hábitat, tráfico ilegal, incendios, y otras actividades antropogénicas.



Figura 1.- Vista lateral de *Phrynosoma orbiculare* del Estado de México, México.



Figura 2.- Vista dorsal de *Phrynosoma orbiculare* del Estado de México, México.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Determinar la etapa ontogénica donde surge el dimorfismo sexual en *Phrynosoma orbiculare*.

Objetivo particular

- Determinar la etapa ontogénica (cría, joven, adulto) donde surge el dimorfismo sexual en peso (P), longitud hocico-cloaca (LHC), largo de cola (LC), ancho de cola (CAN), alto de cola (CAL) y distancia interaxilar (DIA) en una población de *P. orbiculare* en el Parque de la Ciencia Sierra Morelos, Estado de México.
- Determinar el patrón ontogenético que explica el dimorfismo sexual en una población de *P. orbiculare* en el Parque de la Ciencia Sierra Morelos, Estado de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El muestreo del presente trabajo se realizó en el PCSM (Figura 3) (CEPANAF, 2014) ($19^{\circ}20' 00''$ a $19^{\circ} 17' 47''$ y $-99^{\circ} 39' 00''$ a $-99^{\circ} 43' 25''$) el cual se encuentra ubicado entre el municipio de San Miguel Zinacantepec y Toluca, Estado de México, rodeado de localidades urbanas. Es una Área Natural Protegida (ANP) y se considera como el único lugar para la conservación y preservación ecológica que está próximo a asentamientos humanos, y como un parque de importancia de primer orden (Olvera-Viscaino, 2018). Se compone de un área 1,255 ha y se encuentra en una altitud promedio de $\pm 2,700$ m s.n.m. El clima que se ha descrito para esa zona es templado-húmedo en donde la temperatura del mes más frío oscila entre los 12° y 18°C y la del mes más cálido (mayo) se encuentra debajo de los 22°C ; presenta veranos frescos y la lluvia es menor a los 5 mm. Durante enero ocurre la temperatura más baja. Las lluvias ocurren en verano (600-800 mm) (Gobierno del Estado de México, 2013; Gobierno del Estado de México, 2015; Rojas-Hernández, 2018).

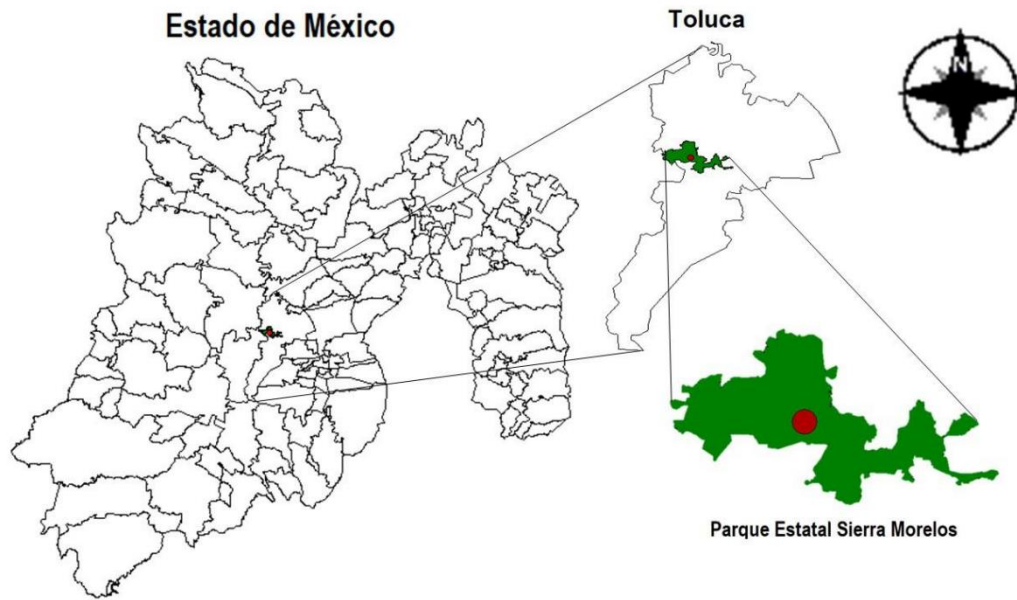


Figura 3.- Ubicación de la población de *Phrynosoma orbiculare* dentro del Parque de la Ciencia Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. Tomado de Rojas-Hernández, 2018.

El PCSM presenta una gran diversidad faunística a pesar de ser aledaño a los asentamientos humanos, el lugar se caracteriza por contener un bosque mixto pino-encino y encino, y vegetación arbustiva similar a lo presente en el Eje Volcánico Transversal; plantas que pertenecen a la familia de Agavaceae, Astereceae y Cactaceae, la fauna está presente con algunos mamíferos pequeños, como Cacomixtle Norteño (*Bassariscus astutus*) y el Murciélago Barba Arrugada (*Mormoops megalophylla*); aves como el Atrapamoscas Pechirojo (*Pyrocephalus rubinus*), la Lechuza de Campanario (*Tyto furcata*) y el Colibrí Coliancho (*Selasphorus platycercus*) (Gobierno del Estado de México, 2013; Gobierno del Estado de México, 2015). Para el caso de herpetofauna se ha registrado una especie de anfibio perteneciente al género *Dryophytes* y 8 especies de reptiles, el Lagarto Cornudo (*Phrynosoma orbiculare*), la Lagartija Espinosa de Collar

(*Sceloporus torquatus*), la Lagartija Espinosa del Mezquite (*Sceloporus grammicus*), el Escorpión (*Barisia imbricata*), la Culebra Terrestre del Centro (*Conopsis lineata*), la Culebra de Agua Nómada Mexicana (*Thamnophis eques*), la Culebra Listonada de Montaña (*T. scalaris*), la Culebra Listonada de Montaña de Cola Corta (*T. scaliger*) y la Víbora de Cascabel Transvolcanica (*Crotalus triseriatus*) (Gómez-Benítez, 2020).

Captura - Marcaje - Recaptura

Datos

Los organismos del presente estudio provienen de un estudio de captura-marcaje-recaptura entre los años 2015 hasta 2019 en el PCSM. Los individuos fueron capturados manualmente. Para cada individuo se registró el peso (P) en gramos (g) con una Pesola®, longitud hocico-cloaca (LHC), largo de cola (LC), ancho de cola (CAN), alto de cola (CAL) y distancia interaxilar (DIA) con un vernier digital en milímetros (mm) (Figura 4). Las variables seleccionadas fueron elegidas de acuerdo a estudios previos de DS (Olsson et al., 2002, Gvozdík & Van Damme, 2003; Aguilar-Moreno et al., 2010). Posteriormente registrados los datos, los individuos fueron marcados permanentemente por ectomización de falanges según Tinkle (1967). Se establecieron tres categorías según longitud hocico-cloaca (LHC) cría, joven y adulto (Hernández-Navarrete, 2018) (Cuadro 1). Se determinó el sexo según la presencia de las escamas post-cloacales para los machos (Sherbrooke, 2003).

Cuadro 1.- Categorías de edad para *P. orbiculare* del PCSM, Estado de México. Tomado de Hernández-Navarrete, 2018

Sexo	Cría	Joven	Adulto
Hembra	22-32 mm	33-65 mm	≥ 66 mm
Macho	25-32 mm	33-64 mm	≥ 65 mm

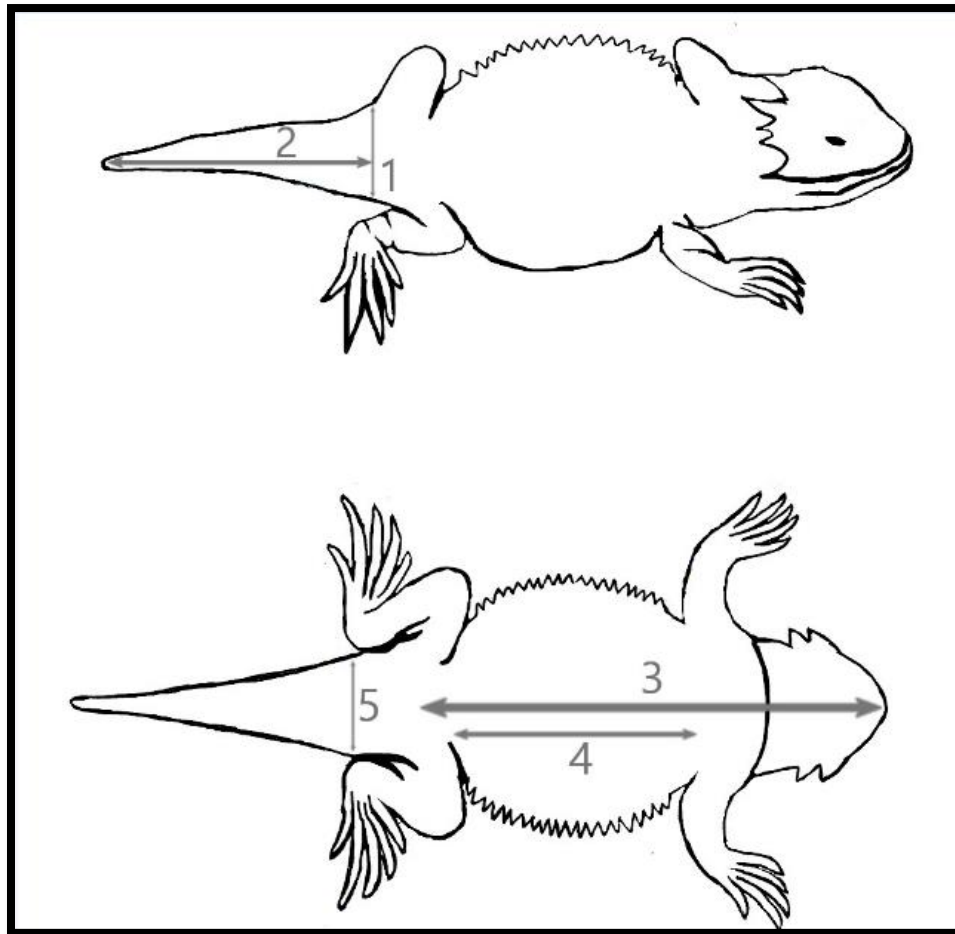


Figura 4.- Características evaluadas en una población de *Phrynosoma orbiculare* en el Estado de México. 1.-Alto de cola (CAL), 2.- Largo de cola (LC), 3.-Longitud hocico-cloaca (LHC), 4.-Distancia interaxilar (DIA) y 5.- Ancho de cola (CAN).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para cumplir los criterios de normalidad en cada variable se agrupó por categoría de estadio (cría, joven y adulto) y se usó una prueba según su naturaleza; para la mayoría de variables que tenían más de 50 datos, se realizó una prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y únicamente para la variable DIA en adultos se usó la prueba de W de Shapiro-Wilk por la cantidad de datos que contenía (menor a 50 datos). Posteriormente para las variables morfométricas se compararon con una t de Student o en su caso con una prueba equivalente no paramétrica (U de Mann-Whitney) entre sexo y por categoría de estadio (cría, juvenil y adulto). También, se calculó el índice de dimorfismo sexual para tamaño de cuerpo, con el promedio de la LHC de machos / promedio de la LHC de hembras para la categoría de estadio cría, para juvenil y adulto, se calculó con el promedio LHC hembras / promedio de LHC machos, el criterio fue el sexo mayor en promedio se coloca en el numerador (Lovich & Gibbons, 1992). Así mismo se realizó un análisis de regresión y una ANCOVA para la comparación de pendientes de LC, CAN, CAL y DIA respecto a la LHC entre sexo y por categoría de estadio, para poder observar la diferencia entre sexos. Los análisis estadísticos se realizaron con alfa 0.05 y se llevaron a cabo en el programa Statgraphics (versión 16.1).

RESULTADOS

Captura – Marcaje - Recaptura

Los análisis estadísticos englobaron un total de 611 individuos distintos (346 hembras y 265 machos). El individuo más pequeño fue una hembra de 22.38 mm de LHC y el individuo más grande fue una hembra de 95 mm de LHC.

Dimorfismo sexual

De acuerdo al análisis estadístico con un t de Student y en su caso una prueba equivalente no paramétrica (U de Mann-Whitney), se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre sexo para las variables; Peso, LC y CAL en crías, CAN para jóvenes y LHC, Peso, LC, CAN y DIA para adultos. Los machos crías mostraron valores más altos en la mayoría de las variables a excepción de DIA. Los machos jóvenes presentaron en mayoría los valores más altos a excepción de LHC y Peso. Los machos adultos presentaron los valores más altos en LC, CAN y CAL. Las hembras adultas mostraron los valores más altos respecto a machos adultos en las variables LHC, Peso y DIA (Cuadro 2). En ambos sexos la LHC se correlacionó positivamente para las variables Peso, LC, CAN, CAL Y DIA (Cuadro 3). Adicionalmente en el índice de dimorfismo sexual se obtuvo que en el estadio de crías los machos son 1.01933 más grandes, para el estadio juvenil y adulto las hembras son mayores, 1.02087 y 1.09207 respectivamente en LHC. Las comparaciones estadísticas para la pendiente del ANCOVA entre sexos, respecto al LHC de las variables; Peso, LC, CAN, CAL Y DIA, no indicaron diferencias significativas entre sexo en crías, jóvenes y adultos (Cuadro 3). Sin embargo, la

comparación de ordenadas al origen para las variables LC, CAN y CAL en crías (0.002, 0.0262 y 0.0072), LC y CAN en jóvenes (0 y 0.083), Peso, LC y CAN en adultos (0.0092, 0 y 0), tuvieron diferencia entre sexos, siendo estadísticamente diferentes. Los valores más altos fueron obtenidos para las variables: Peso en hembras adultas, LC en machos para tres etapas ontogenéticas, CAN en machos crías y adultos, CAN en hembras juveniles y CAL en hembras crías (Cuadro 3).

En crías los machos presentaron mayor Peso, LC y CAL (Cuadro 2). En adultos las hembras presentaron un mayor LHC, Peso y DIA, por su parte los machos presentaron un mayor LC y CAN (Cuadro 2).

Las diferencias en Peso, LC, CAN, CAL y DIA en las diferentes etapas del desarrollo (crías, juveniles y adultos) se relacionan con el DS en LHC y también obedece a una diferencia alométrica de proporciones corporales (Figura 5 A-J; Cuadros 2-3).

Cuadro 2.- Comparación de los valores de LHC vs peso, largo de cola, ancho de cola, alto de cola, distancia interaxilar entre hembras y machos de crías, juveniles y adultos de *Phrynosoma orbiculare*. Clave de abreviatura: (LHC) longitud hocico-cloaca; (P) peso; (LC) largo de cola; (CAN) ancho de cola; (CAL) alto de cola; (DIA) distancia interaxilar.

Crías								
	Machos			Hembras				
Variable	n	$\bar{X} \pm DE$ (Intervalo)		n	$\bar{X} \pm DE$ (Intervalo)		t/W	p
LHC	105	28.71 +/- 0.32	[28.39 - 29.04]	157	28.17 +/- 0.35	[27.81 - 28.52]	W = 9378.5	0.057
Peso	105	1.52 +/- 0.086	[1.44 - 1.60]	157	1.45 +/- 0.06	[1.38 - 1.52]	W = 9519	0.0328
LC	103	14.83 +/- 0.32	[14.50 - 15.15]	114	14.15 +/- 0.29	[13.86 - 14.45]	W = 7255	0.002
CAN	51	3.20 +/- 0.25	[2.95 - 3.46]	46	2.93 +/- 0.25	[2.68 - 3.18]	t = -1.518	0.132
CAL	51	2.55 +/- 0.20	[2.35 - 2.76]	46	2.29 +/- 0.19	[2.09 - 2.48]	W = 1470.5	0.031
DIA	29	16.17 +/- 0.52	[15.64 - 16.70]	26	16.46 +/- 0.65	[15.80 - 17.11]	t = 0.703	0.484
Jóvenes								
	Machos			Hembras				
Variable	n	$\bar{X} \pm DE$ (Intervalo)		n	$\bar{X} \pm DE$ (Intervalo)		t/W	p
LHC	112	42.29 +/- 1.76	[40.527 - 44.06]	109	43.17 +/- 1.87	[41.30 - 45.05]	W = 5668	0.358
Peso	111	5.53 +/- 0.78	[4.74 - 6.32]	109	6.07 +/- 0.90	[5.17 - 6.97]	W = 5601	0.342
LC	112	23.285 +/- 1.41	[21.87 - 24.69]	106	21.74 +/- 1.25	[20.48 - 23.00]	W = 6686.5	0.106
CAN	57	5.74 +/- 0.42	[5.3207 - 6.1786]	48	4.93 +/- 0.42	[4.51 - 5.36]	t = -2.682	0.008
CAL	56	4.54 +/- 0.46	[4.08 - 5.00]	48	4.02 +/- 0.39	[3.62 - 4.41]	t = -1.685	0.094
DIA	36	25.4 +/- 1.98	[23.41 - 27.38]	30	23.17 +/- 2.16	[21.01 - 25.33]	t = -1.543	0.127
Adultos								
	Machos			Hembras				
Variable	n	$\bar{X} \pm DE$ (Intervalo)		n	$\bar{X} \pm DE$ (Intervalo)		t	p
LHC	48	71.42 +/- 1.28	[70.14 - 72.70]	80	77.99 +/- 1.30	[76.69 - 79.30]	t = 6.70812	0.001
Peso	48	21.28 +/- 1.28	[19.99 - 22.56]	80	29.29 +/- 1.55	[27.73 - 30.84]	t = 7.1368	0.001
LC	48	47.97 +/- 1.34	[46.63 - 49.31]	79	41.82 +/- 1.20	[40.62 - 43.02]	t = -6.59327	0.001
CAN	40	12.31 +/- 0.61	[11.70 - 12.93]	34	10.31 +/- 0.60	[9.70 - 10.91]	t = -4.69382	0.001
CAL	40	8.92 +/- 0.37	[8.55 - 9.29]	34	8.24 +/- 0.83	[7.40 - 9.07]	t = -1.59028	0.116
DIA	20	41.21 +/- 2.13	[39.07 - 43.34]	20	44.98 +/- 2.30	[42.68 - 47.28]	t = 2.51837	0.0161

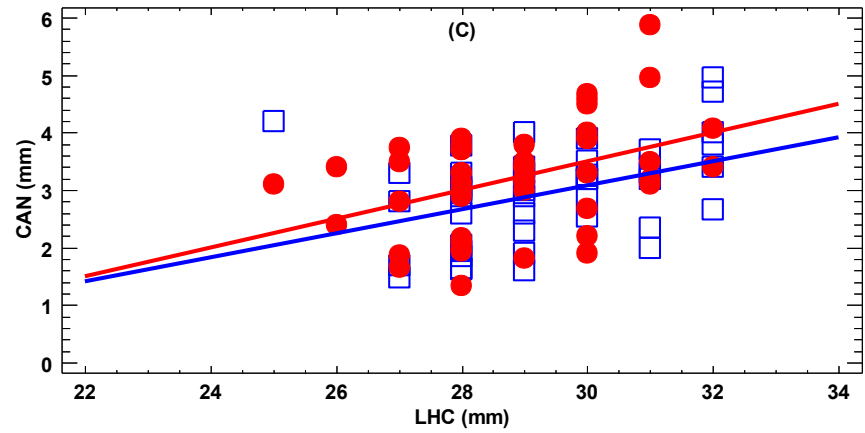
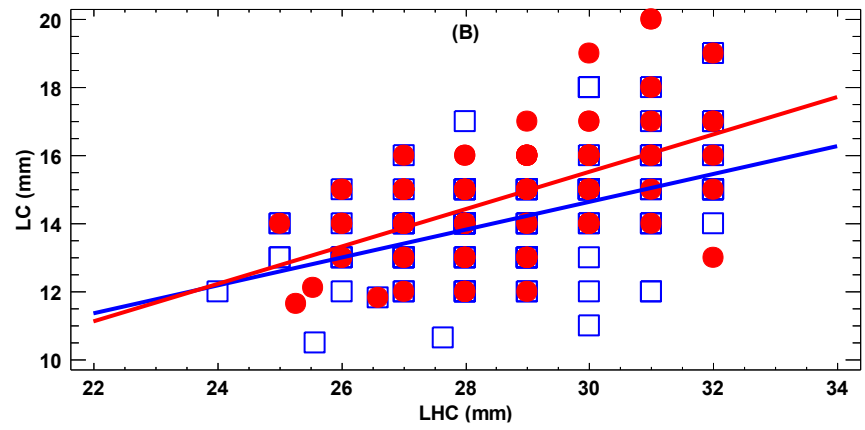
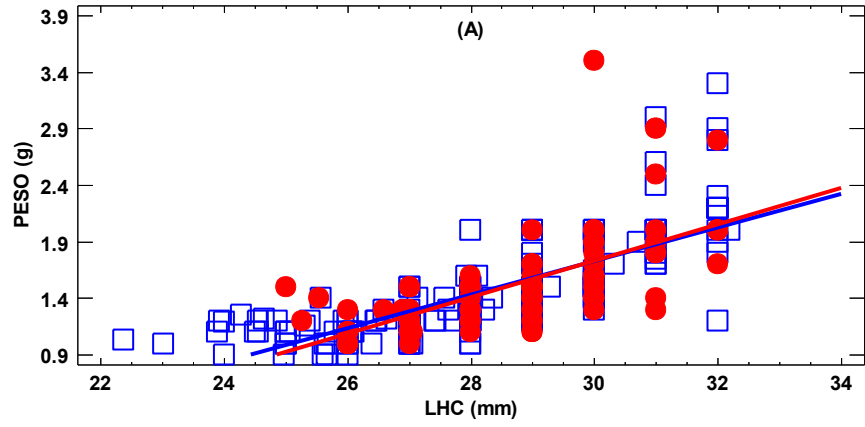
Cuadro 3.- Estadísticos de regresión y comparación de pendientes de regresión de las relaciones entre los valores de LHC vs peso, largo de cola, ancho de cola, alto de cola, distancia interaxilar entre hembras y machos de crías, jóvenes y adultos de *Phrynosoma*

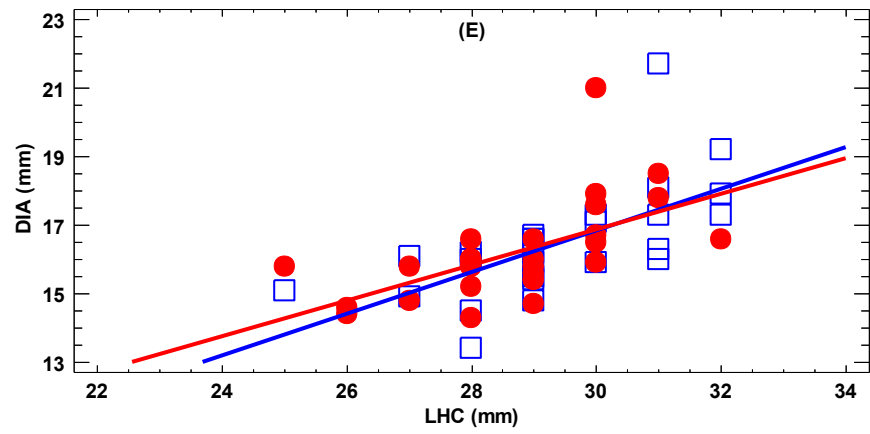
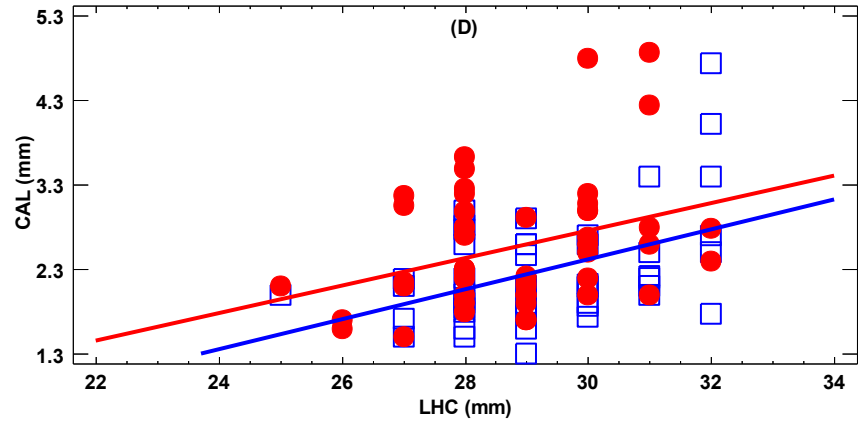
orbiculare. Clave de abreviatura: (LHC) longitud hocico-cloaca; (P) peso; (LC) largo de cola; (CAN) ancho de cola; (CAL) alto de cola; (DIA) distancia interaxilar; Hembras (H); Machos (M).

Crias										
Regresión								ANCOVA (Comparación de pendientes)		
Característica	Sexo	R ²	F	gl	Pendiente	Ordenada	Comparación de ordenadas (P)	F	gl	P
Peso	M	48.45	96.82	1,103	2.79	-9.00	0.9028	0.28	1,258	0.597
	H	59.12	224.16	1,155	0.14	-2.72				
LC	M	29.33	41.93	1,101	1.03	-0.77	0.0002	1.1	1,213	0.294
	H	23.47	34.36	1,112	0.80	-0.07				
CAN	M	17.11	10.12	1,49	7.08	-20.57	0.0262	0.15	1,93	0.704
	H	15.87	8.3	1,44	5.92	-17.06				
CAL	M	12.05	6.72	1,49	1.75	-5.00	0.0072	0.04	1,93	0.847
	H	18.13	9.74	1,44	1.93	-5.74				
DIA	M	34.49	14.22	1,27	14.60	-32.82	0.7783	0.23	1,51	0.631
	H	40.55	16.38	1,24	17.39	-42.29				
Jóvenes										
Regresión								ANCOVA (Comparación de pendientes)		
Característica	Sexo	R ²	F	gl	Pendiente	Ordenada	Comparación de ordenadas (P)	F	gl	P
Peso	M	88.48	837.27	1,109	2.92497	-9.40	0.4946	0.32	1,216	0.573
	H	91.45	1145.13	1,107	3.0008	-9.66				
LC	M	81.97	500.28	1,110	1.25993	-1.58	<0.0001	0.61	1,214	0.435
	H	84.13	551.63	1,104	1.20036	-1.45				
	M	61.80	88.99	1,55	5.92677	-16.55	0.0383	0.10	1,101	0.752

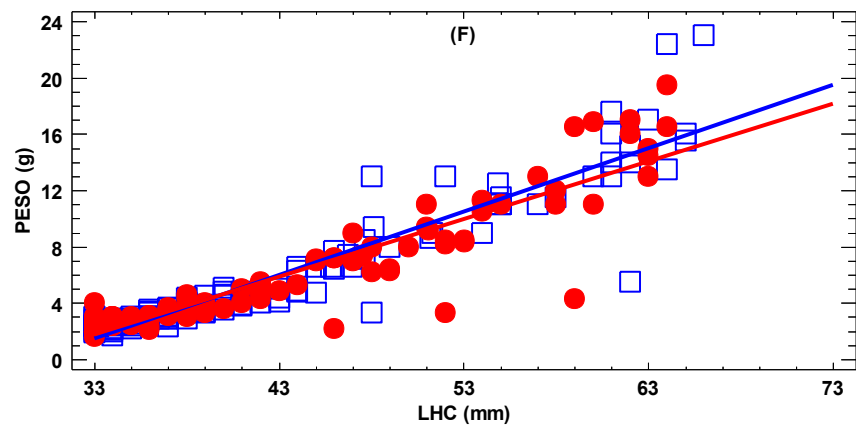
CAN	H	61.81	74.45	1,46	6.2351	-18.10				
CAL	M	52.80	60.41	1,54	5.82026	-17.33	0.4574	0.82	1,100	0.368
	H	41.53	32.68	1,46	4.78663	-13.66				
DIA	M	87.25	232.78	1,34	24.5105	-67.44	0.6833	1.66	1,62	0.202
	H	91.40	297.73	1,28	27.5196	-78.47				
Adultos										
Regresión								ANCOVA (Comparación de pendientes)		
Característica	Sexo	R²	F	gl	Pendiente	Ordenada	Comparación de ordenadas (P)	F	gl	P
Peso	M	69.20	103.39	1,46	60.51	-236.92	0.0092	0.27	1,124	0.601
	H	51.40	82.52	1,78	66.68	-261.04				
LC	M	35.49	25.32	1,46	45.30	-145.33	<0.0001	3.45	1,123	0.065
	H	8.45	7.12	1,77	20.67	-48.20				
CAN	M	7.19	2.95	1,38	8.43	-23.67	<0.0001	0.28	1,70	0.600
	H	4.35	1.46	1,32	5.04	-11.70				
CAL	M	2.69	1.05	1,38	3.14	-4.48	0.0793	0.01	1,70	0.942
	H	0.63	0.2	1,32	2.66	-3.40				
DIA	M	29.24	7.44	1,18	47.85	-163.14	0.6916	0.03	1,36	0.853
	H	32.52	8.68	1,18	43.5989	-145.48				

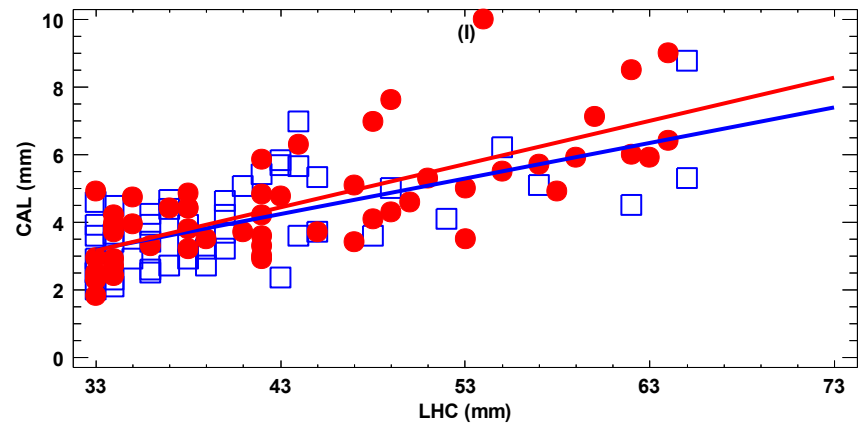
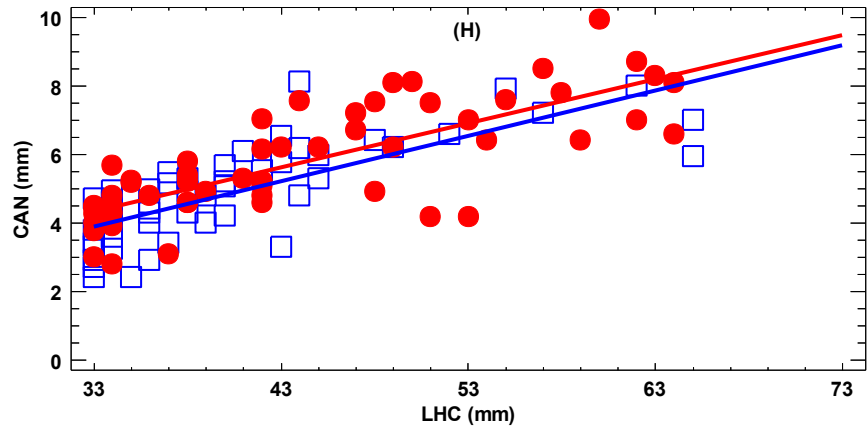
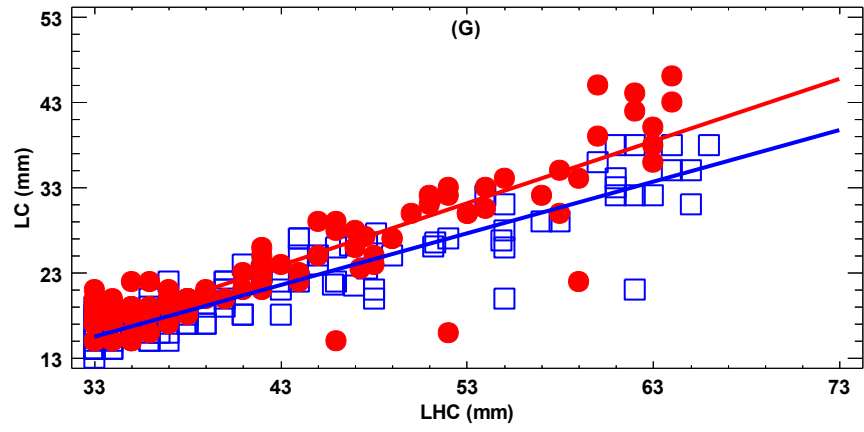
Crías

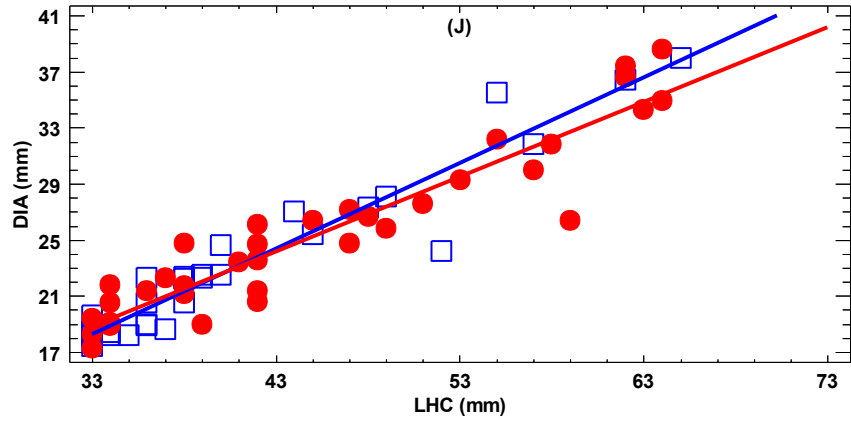




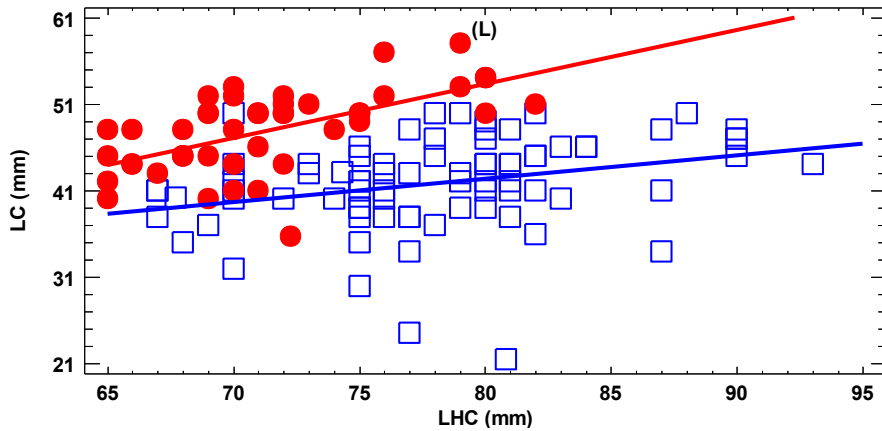
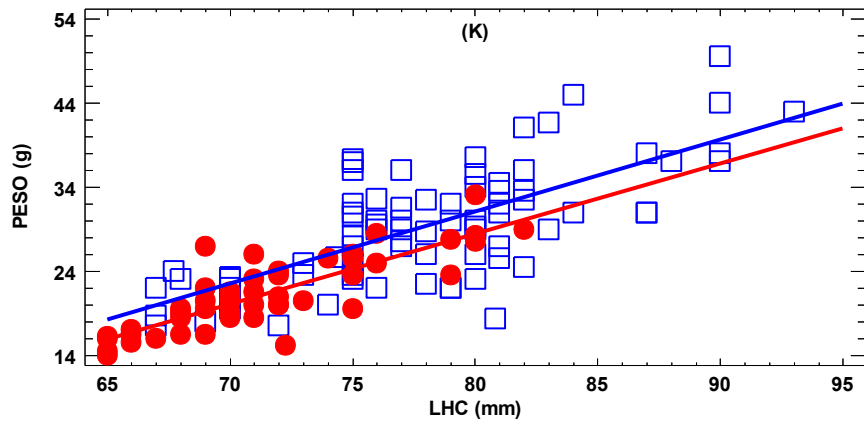
Jóvenes







Adultos



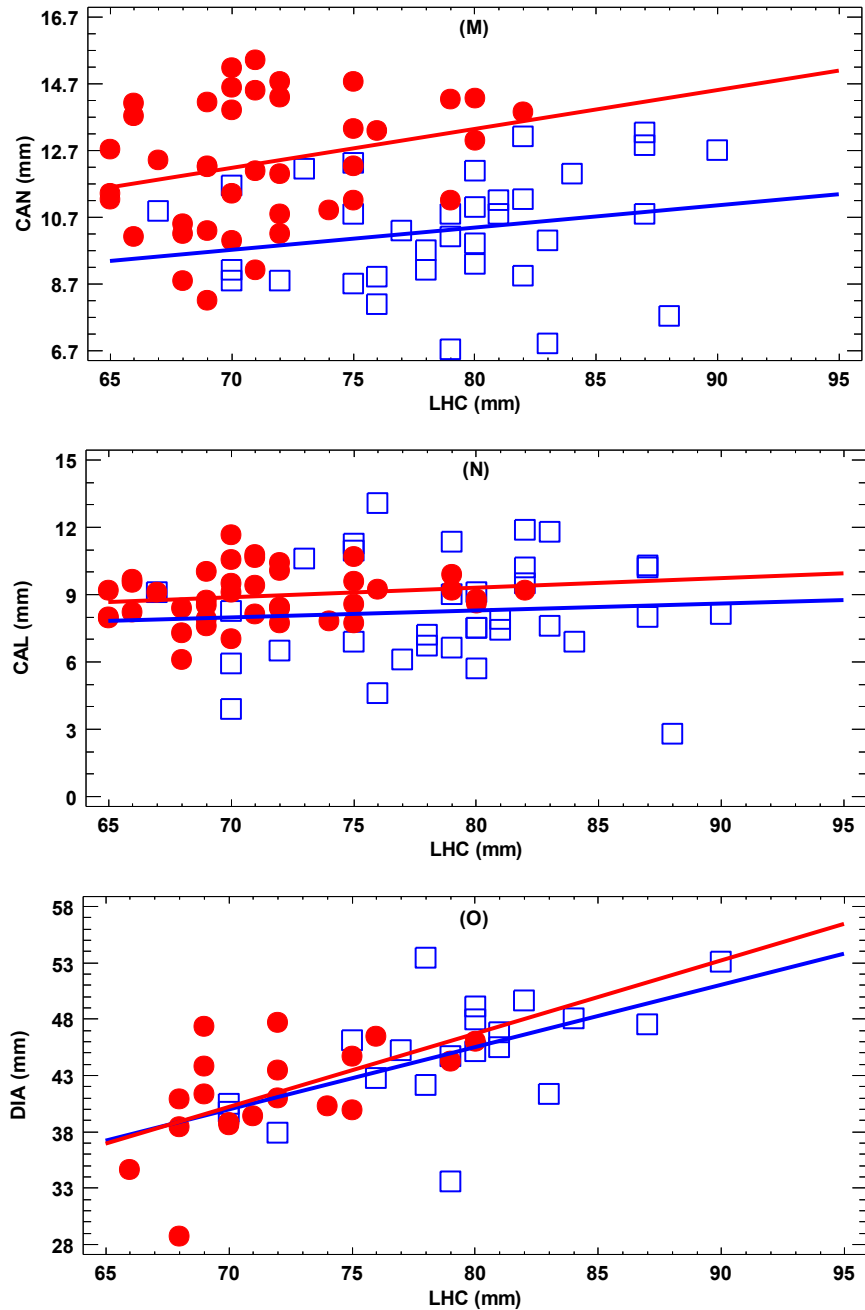


Figura 5.- Regresión línea de longitud hocico-cloaca, LHC vs peso, P (A, F, K), largo de cola, LC (B, G, L), ancho de cola, CAN (C, H, M), alto de cola, CAL (D, I, N), distancia interaxilar, DIA (E, J, O) entre machos y hembras de crías, juveniles y adultos de *Phrynosoma orbiculare*. Cuadros abiertos azules: hembras, Círculos cerrados rojos: machos.

DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio en *Phrynosoma orbiculare* revelan qué existe un DS en LHC, P, CAN y DIA que surge en la etapa de adultos (hembras más grandes y pesadas, machos con colas más anchas. Mientras que el DS en LC (machos con cola más larga) surge desde crías y se acentúa con el desarrollo ontogenético hasta expresarse significativamente en la etapa adulta, podría deberse a una restricción anatómica. Los machos al nacer exhiben un DS en la variable CAL, sin embargo, en la etapa juvenil cambia y deja de presentarlo.

LHC

En el género *Phrynosoma* se destaca un DST con tendencia hacia hembras (Pianka & Parker, 1975; Zamudio, 1998; Cox et al., 2007). Para el presente estudio encontramos que no existe una diferencia estadísticamente diferente de crecimiento, y que no hay diferencias de LHC en crías y en jóvenes, pero en adultos si, una posible respuesta es que debido a que los machos alcanzan una madurez sexual a un menor LHC que las hembras, esto permitirá que las hembras alcancen un mayor LHC a lo largo de su vida de acuerdo con Hernández-Navarrete y colaboradores (2016), *P. orbiculare* alcanza la madurez sexual a un LHC ≥ 65 mm y LHC ≥ 66 mm, machos y hembras respectivamente, el patrón de diferencia entre LHC para alcanzar la madurez sexual también coincide con lo encontrado en el género en otras especies (Pianka & William, 1975). Adicionalmente con el índice de DS, revela que para LHC, los machos en el estadio de cría son mayores, pero en juvenil y adulto las hembras son más grandes. Esto revela que el DST en *P.*



orbiculare se asocia con la “hipótesis de ventaja del macho pequeño” lo ya registrado para el género por Fitch (1981), Powell & Russell (1985), Sherbrooke (1987), Zamudio (1998), Bergmann & Camryn (2011). Pero por primera vez registrado en *P. orbiculare*. La maduración temprana favorece a los machos pequeños debido a que podrían tener un mayor éxito reproductor y que al ser pequeños la tasa de coincidencia con otras hembras serán mayor, las inseminaciones obtenidas dependerán de las hembras que encuentre el macho (Trivers, 1972; Ghiselin, 1974; Powell & Russell, 1985; Zamudio, 1998). Debido a que podrían moverse aún más, en comparación con tamaños que alcanzan las hembras, mientras que la competencia macho-macho será nula (Zamudio, 1998).

Peso

Lo encontrado en nuestros resultados revela que los valores de peso de las crías y adultos son estadísticamente diferentes entre sexos, para las crías los machos muestran los valores más altos, mientras que, para los adultos, las hembras son más pesadas, aunque en juveniles no hay diferencia estadísticamente significativa, sin embargo, en la comparación de pendientes y la regresión no se observó alguna diferencia estadística. Dunham (1978, 1980), Schocner y Schoener (1978) y Powell & Russell (1985) mencionan que *Phrynosoma brevirostris* presenta un marcado DS en LHC, Peso y Largo de Cola, después de la madurez sexual (posterior a su primer año de nacimiento, entre 32-38 mm de longitud hocico-cloaca), pero no en individuos sexualmente inmaduros, sin embargo, en vida libre la condición puede variar, particularmente por la disponibilidad de alimento y la condición reproductiva en hembras, lo anterior coincide con lo encontrado en nuestros resultados, siendo

el peso una variable susceptible a las condiciones ambientales y de época reproductiva.

Cola (LC, CAN, CAL)

Nuestros resultados revelan que existe una diferencia en LC desde crías, pero en adultos existe una diferencia estadísticamente significativa, justo como lo registrado por Powell & Russell (1985) en *Phrynosoma brevirostre* (Girard, 1858). Verwaijen y colaboradores (2002) registran que los machos de lagartijas, generalmente tienen un tamaño de cabeza y cola más larga que hembras, y una hipótesis postulada por King (1989) llamada "restricción morfológica" y formulada por primera vez por Klauber (1943) y Clark (1966) para poder explicar las colas más largas en machos de algunas serpientes, los autores sugieren que la presencia de órganos copuladores (hemipenes) en la base de la cola establece un límite inferior en la cola de los machos, pero no de las hembras (Barbadillo et al., 2009).

Una hipótesis similar es la de Barbadillo et al. (1995) para el dimorfismo sexual en el tamaño de la cola en lagartijas, menciona que los órganos copuladores de los machos ocupan un espacio mayor en la cola y debido a que algunas lagartijas realizan autotomía caudal como estrategia de escape (Arnold, 1984, 1988). Debido a que el desprendimiento de la cola es un proceso activo que ocurre a lo largo de un plano de fractura intravertebral presente en la mayoría de las vértebras, excepto en las más basales (Etheridge, 1967; Bellairs & Bryant, 1985; Arnold, 1988; Russell & Bauer, 1992; Barbadillo et al., 1995; Barbadillo et al., 2009).

Eso podría explicar que debido a que los machos de algunas lagartijas tienen un mayor número de vértebras no autótomicas, por ende, la base de la cola no rompible es más larga en machos que en hembras (Barbadillo et al., 2009). Aunque el género *Phrynosoma* no presenta autotomía caudal, no se puede descartar pensar en esa hipótesis, pero debido a que la autotomía caudal es una estrategia de escape ancestral en lagartijas (Higham, Russell & Zani, 2013) no podríamos rechazar dicha hipótesis para lo observado en nuestro estudio.

Debido a que CAN es diferente entre sexos desde la etapa de cría y tiene una mayor diferencia en la etapa adulta, y podría tener relación con la presencia de hemipenes y la maduración sexual en machos, debido a que CAL no presentó diferencias estadísticamente significativas, podríamos decir que la morfología de los hemipenes no afecta el tamaño de esa zona.

DIA

Nuestros resultados en la comparación de variables entre sexo revelan que solo en la etapa adulta existe una diferencia estadísticamente significativa en DIA o largo del tronco, dicha variable se asocia a permitir el almacén de crías (Vitt, 1983; Cooper & Vitt, 1989; Hews, 1996; Olsson & Madsen, 1998; Olsson, 2002) pero Zamudio (1998) reporta que el DST en el género *Phrynosoma* no se debe a la selección sexual “hipótesis de ventaja de fertilidad” debido a que poblaciones con un mayor tamaño no son más fecundadas o tienen un mayor número de camada, lo que revela que aunque *P. orbiculare* muestra una diferencia en DIA, el DST no se le atribuye a una selección sexual.

CONCLUSION GENERAL

- La expresión de características de dimorfismo sexual en *Phrynosoma orbiculare* surge en diferentes etapas ontogenéticas.

CONCLUSIONES PARTICULARES

- El dimorfismo sexual de *Phrynosoma orbiculare* en longitud hocico-cloaca (LHC), peso (P) y ancho de cola (CAN) surge en la etapa de adulto (hembras más grandes y pesadas, machos con colas más anchas).
- El dimorfismo sexual de *P. orbiculare* en largo de cola (LC) (machos con cola más larga) que surge desde crías y aumenta con el desarrollo ontogenético y se expresa significativamente en la etapa de adultos, debido a una restricción morfológica.
- El dimorfismo en *P. orbiculare* puede explicarse por “hipótesis de ventaja del macho pequeño”.

REFERENCIAS

- Aguilar-Moreno, M., Rodríguez-Romero, F., Aragón-Martínez, A., Muñoz-Manzano, J., Granados-González, G. & O. Hernández-Gallegos. (2010). Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural*. 83: pp. 585-529.
- Alexander, R. D., J. Hoogland, R. Howard, K. Noonan, & P. Sherman. (1979). Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. N. Chagnon and W. Irons, eds. *Evolutionary biology and human social behavior*. Duxbury Press, North Scituate, MA. pp. 402-435.
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arnold, E. N. (1984). Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *J. Nat. Hist.* 18: pp.127-169.

- Arnold, E. N. (1988). Caudal autotomy as a defense. In *Biology of the Reptilia*. Gans, C. & Huey, R. B. (Eds). New York J. Wiley & Sons. 16: pp. 235-273.
- Astudillo, V., Acosta, J., Villavicencio, H. & M. Carranza. (2015). Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional San Guillermo, San Juan. *Cuadernos de Herpetología*. 29 (1): pp. 1-13.
- Barbadillo, L. & D. Bauwens. (2009). Sexual dimorphism of tail length in lacertid lizards: Test of a morphological constraint hypothesis. *Journal of Zoology*. 242. pp. 473-482.
- Barbadillo, L. J., Bauwens, D., Barahona, F. & M. J. Shchez-Hem. (1995). Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards. *J. Zool. (Lond.)* 236: pp. 83-93.
- Beal, M.S., Lattanzio, M.S. & Miles, D.B. (2014) Differences in the thermal physiology of adult Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovii*) in relation to sex and body size. *Ecol Evol.*4(22): pp. 4220-9.
- Bellairs, A. d'A. & S. V. Bryant. (1985). Autotomy and regeneration in reptiles. In *Biology of the Reptilia*. Gans, C. 15: pp. 301-410.
- Bergmann, P. J., & C. P. Berk. (2011). The Evolution of Positive Allometry of Weaponry in Horned Lizards (*Phrynosoma*). *Evolutionary Biology*, 39(3), pp. 311-323.
- Bergmann, P.J. & C.P. Berk. (2012). The evolution of positive allometry of weaponry in horned lizards (*Phrynosoma*). *Evol Biol*. 39: pp. 311-323.
- Brooks, M.J. (1991). The ontogeny of sexual dimorphism: quantitative models and a case study in *Labrisomid blennies* (Teleostei: Paraclinus). *Syst Zool*. 40: pp. 271-283.
- Cabezas-Cartes, F., Boretto J.M. & N.R. Ibarguengoytía. (2015). Age, growth and life-history parameters of an endemic vulnerable lizard from Patagonia, Argentina. *Herpetol J*. 25: pp. 215-224.
- Caleb, D., Rachakonda, S. & V. Deepak. (2017): An ontogenetically stable sexual character in a montane agamid, *Salea horsfieldii* Gray, 1845 (Reptilia: Agamidae) from Nilgiris, India, *Journal of Natural History*. 51 (39-40): pp. 1-11.
- Canseco-Márquez, L & G. Gutiérrez-Mayén. (2010). *Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán - Cuicatlán México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)*. pp. 132.
- Carothers, J. H. (1984). Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *Am. Nat.* 124: pp. 244-254.
- Carpenter G.C. (1995). The ontogeny of a variable social badge: throat color development in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *J Herpetol*. 29: pp. 7-13.

- Cei, J.M., Videla, F. & Vicente, L. (2003). From oviparity to viviparity: a preliminary note on the morphometric differentiation between oviparous and viviparous species assigned to the genus *Liolaemus* (Reptilia, Squamata, Liolaemidae). *J Zool Syst Evol Res* 41: pp. 152-156.
- Clutton-Brock. T. H., P. Harvey & B. Rudder. (1977). Sexual dimorphism, sociometric sex ratio and body weight in primates. *Nature*. 269: pp. 797-800.
- Cooper, William E. & Vitt, Laurie J. (1989). Sexual Dimorphism of Head and Body Size in an Iguanid Lizard: Paradoxical Results. *The American Naturalist*, 133(5): pp. 729-735.
- Cox, R., Butler, M. & H. John. (2007). The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. *Sex, Size, and Gender Roles Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press. pp. 38-49.
- Darwin C. R. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.
- Darwin, C. R. (1874). *The descent of man, and selection in relation to sex*. 2d ed. Appleton, New York.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2019. Modificación del Anexo Reglamentario III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección del medio ambiente- Especies nativas de flora y fauna silvestre de México- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, publicado el jueves, 30 de diciembre de 2010, Ciudad de México, México.
- Dunham A. E. (1978). Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology*. 59: pp. 770-778.
- Dunham A. E. (1980). An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaururs ornatus*. *Ecol. Monogr*. 50: pp. 309-330.
- Dunham A., Miles D. & Reznick D. (1988). Life history patterns in squamate reptiles. In: Gans C, Huey R, editors. *Biology of the Reptilia*. New York: Alan R. Liss; pp. 443-511.
- Dunham AE, Miles DB, Reznick DN (1988). Life history: Life history patterns in squamate reptiles: defense and life history. In: Gans C, Huey RA (eds) *Biology of the reptilia*. Academic Press, New York, pp. 441-522.

- Dunham, A.E. & Miles, D.B. (1985). Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am Nat* 126: pp. 231-257.
- Etheridge, R. (1967). Lizard caudal vertebrae. *Copeia* 1967: pp. 699-721.
- Fabrezi, M., Quinzio, S.I., Cruz, J.C., Pereyra, M.C., Manzano, A.S., Aredez, V.A., Ponsa, M.L., Prieto, Y., & Goldberg, J. (2017). Forma, tamaño y tiempo en la ontogenia de Anfibios y Reptiles. *Cuadernos de Herpetología*, 31.
- Ghiselin, M. T. (1974). *The economy of nature and the evolution of sex*. Univ. Of California Press, Berkeley.
- Gobierno del Estado de México. (2013). Resumen ejecutivo del programa de conservación y manejo del Parque Estatal Sierra Morelos. *Gaceta de Gobierno*, 45.
- Gobierno del Estado de México. (2015). Estudio previo justificativo referente a la desafectación del servicio público y desincorporación de una superficie del Parque Estatal denominado "Sierra Morelos". *Gaceta de Gobierno*, 30.
- Gómez-Benítez, A. (2020) Temporada reproductora y patrones de actividad espacio-temporales de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). (Tesis de maestría) Facultad de ciencias UAEM, Toluca, Estado de México.
- Gotthard, K. (2001). Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: Atkinson D, Thorndyke M, editors. *Environment and animal development: genes, life histories, and plasticity*. Oxford: BIOS Scientific Publishers. pp. 287-303.
- Gvozdík, I. & R. V. Damme. (2003) Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: A test of two hypotheses. *Journal of Zoology* 259: pp. 7-13.
- Hernández-Navarrete, D. (2018) Edad y crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). (Tesis de licenciatura). Facultad de ciencias UAEM, Toluca, Estado de México.
- Hernández-Navarrete, D., Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G., Pérez-Pérez, A. & Hernández-Gallegos, O. (2016). Crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). *Memorias de la XIV Reunión Nacional de Herpetología*, Nayarit, México. Tepic: Sociedad Herpetológica Mexicana A.C
- Hews, D. K. (1996). Size and scaling of sexually-selected traits in the lizard, *Uta palmeri*. *Journal of Zoology*. 238: pp. 743-757.

- Higham T. E., Russell Anthony P., & Peter A. Z. (2013). Integrative Biology of Tail Autotomy in Lizards. *Physiological and Biochemical Zoology*. 86(6): pp. 603-610.
- Hodges, W. L. (2002). *Phrynosoma* systematics, comparative reproductive ecology, and conservation of a Texas Native (Tesis doctoral). Austin: University of Texas.
- Hodges, W. L. (2004). Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: pp. 1230-1237.
- IUCN, 2023. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2.
<https://www.iucnredlist.org>
- Jiménez-Arcos, V., Sanabria-Urbán, S. & R. Cueva del Castillo. (2017). The interplay between natural and sexual selection in the evolution of sexual size dimorphism in *Sceloporus* lizards (Squamata: Phrynosomatidae). *Ecology and evolution*. 7(3): pp. 905-917.
- Kratochvil, L. & D. Frynta. (2002). Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 76: pp. 303-314.
- Lara-Reséndiz, R., Arenas-Moreno, D., Beltrán-Sánchez, E., Gramajo, W., Verdugo-Molina, J., Sherbrooke, W. & F. Méndez-De la Cruz. (2015). Selected body temperature of nine species of Mexican horned lizards (*Phrynosoma*). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86: pp. 275-278.
- Leaché, A. & C. Linkem. (2015). Phylogenomics of Horned Lizards (Genus: (*Phrynosoma*)) Using Targeted Sequence Capture Data. *Copeia*. 103(3): pp. 586-594.
- Lemos-Espinal, J. A. & H. M. Smith. (2007). *Anfibios y reptiles del estado de Coahuila, México / Amphibians and reptiles of the state of Coahuila, México*. México, D.F.: UNAM-Conabio (Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad).
- Lovern M.B. & T.A. Jenssen. (2001). The effects of context, sex, and body size on staged social interactions in juvenile male and female green anoles (*Anolis carolinensis*). *Behaviour*. 138: pp. 1117-1135.
- Lovich, Jeff & Gibbons, J. (1992). A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Dev Aging* 56: pp. 269–281.
- Maia-Carneiro T. & C.F.D. Rocha. (2013). Influences of sex, ontogeny and body size on the thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a restinga remnant in southeastern Brazil. *J Therm Biol*. 38: pp. 41-46.

- Méndez-de la Cruz, F., Hernández-Gallegos, O. & F. Rodríguez-Romero. (2003). *Phrynosoma orbiculare*. Elaboración de fichas de 5 especies de lacertilios: PROY-NOM-059ECOL-2000. Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-Conabio. Proyecto W033. México. D.F.
- Moreno-Barajas, R., Rodríguez-Romero, F., Velázquez-Rodríguez, A., & A. Aragón-Mantínez. (2013). Variación geográfica en *Phrynosoma orbiculare* (Sauria: Phrynosomatidae): análisis de las subespecies. *Acta zoológica Mexicana*. 29(1): pp. 129-143.
- Nieto-Montes de Oca, A., Arenas-Moreno, D., Beltrán-Sánchez, E. & A. Leaché. (2014). A New Species of Horned Lizard (Genus *Phrynosoma*) from Guerrero, México, with an Updated Multilocus Phylogeny. *Herpetologica*. 70(2): pp. 241-257.
- Olsson, M., & T. Madsen. (1998). Sexual selection and sperm competition in reptiles. T. R. Birkhead and A. P. Moller, eds. *Sexual selection and sperm competition*. Academic Press, London. pp. 503-564.
- Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Ujvari, B., & T. Madsen. (2002). Sexual dimorphism in lizard body shape: The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, 56(7): pp. 1538-1542.
- Olvera-Viscaino, D. (2018) *Gobernanza Ambiental en el Parque Estatal Sierra Morelos*. (Tesis de licenciatura). Facultad de planeación urbana y regional UAEM, Toluca, Estado de México.
- Payne, R. B. (1984). *Sexual Selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds*. American Ornithological Union, Washington, DC. Ornithological Monograph 33.
- Pianka, E. R. & S. P. William. (1975). "Ecology of Horned Lizards: A Review with Special Reference to *Phrynosoma Platyrhinos*." *Copeia*, vol. 1975. (1): pp. 141-62.
- Powell, G. & A. Russell. (1985). Growth and sexual size dimorphism in Alberta populations of the eastern short-horned lizard, *Phrynosoma douglassi brevirostre*. *Canadian Journal of Zoology*. 63: pp. 139-154.
- Quirola, D., Mármol, A., Torres, O., Narváez, A., Ayala, F. & I. Moore. (2017) Use of a rostral appendage during social interactions in the Ecuadorian *Anolis proboscis*, *Journal of Natural History*. 51: pp. 1-14.
- Recknagel, H. & Elmer, K.R. (2019). Differential reproductive investment in co-occurring oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) and implications for life-history trade-offs with viviparity. *Oecologia*;190(1): pp. 85-98.

- Rojas-Hernández, U. (2018) Dieta de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en una población del Estado de México. (Tesis de licenciatura). Facultad de ciencias UAEM, Toluca, Estado de México.
- Ruby, D. & D. Baird. (1993). Effects of sex and size on agonistic encounters between juvenile and adult lizards, *Sceloporus jarrovi*. J Herpetol. 27: pp. 100-103.
- Russell, A. P. & A. M. Bauer. (1992). The m. caudifemoralis longus and its relationship to caudal autotomy and locomotion in lizards (Reptilia: Sauria). J. Zool. (Lond.) 227: pp. 127-143.
- Sherbrooke, W. C. (1987). Defensive head posture in horned lizards (*Phrynosoma*: Sauria: Iguanidae). The Southwestern Naturalist. 32: pp. 512-515.
- Sherbrooke, W. C. (2003). Introduction to horned lizards of North America. California Natural History Guides No. 64. Berkeley: University of California Press.
- Shine, R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. Copeia 1979: pp. 297-306.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. Quarterly Review of Biology. 64: pp. 419-461.
- Stearns S. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften. 87: pp. 476–486.
- Stewart J.R. (1985). Growth and survivorship in a California population of *Gerrhonotus coeruleus*, with comments on intraspecific variation in adult female size. Am Midl Nat. 113: pp. 30-44.
- Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G., Chávez-Siles, F., Pérez-Arriaga, F., Andrade-Soto, G., Aguilar-Isaac, L., Sherbrooke, W. & O. Hernández-Gallegos. (2018). Masa relativa de la camada en *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. Revista mexicana de biodiversidad. 89 (1): pp. 282-289.

- Tinkle, D. W. (1967). The Life and Demography of the Side-Blotched Lizard, *Uta stansburiana*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology. University of Michigan. 132: pp. 1-182.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M. & Tilley, S.G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: pp. 55-74.
- Tod, W. & J. John. (1996). Evolución de la familia Phrynosomatidae de lagartos inferidos a partir de diversos tipos de datos. *Monografías herpetológicas*. (10): pp. 43-84.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. B.Campbell, ed. *Sexual selection and descent of man*. Aldine-Atherton, Chicago. pp. 136-179.
- Uetz, P., Freed, P. & J. Hošek. (eds.) (2020). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [17-01-2021]
- Valencia-Limón, E., Castro-Franco, R. & Bustos-Zagal, M. (2014). Dimorfismo sexual y ciclo reproductor de *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta zoológica mexicana*. 30 (1): pp. 91-105.
- Vanhooydonck B., Herrel A., Van Damme R., Meyers J.J. & D.J. Irschick. (2005). The relationship between dewlap size and performance changes with age and sex in a green anole (*Anolis carolinensis*) lizard population. *Behav Ecol Sociobiol*. 59: pp. 157-165.
- Verwajen, D., Van Damme, D. & A. Herrel. (2002). Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *16(6)*: pp. 842-850.
- Vitt, L. & J. Caldwell. (2014). *Herpetology, An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*, Amsterdam: Elsevier. (4th): pp. 285-584.
- Vitt, L. (1991). Ecology and life history of the wide-foraging lizard *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. *Can J Zool*. 69: pp. 2791-2799.

- Vitt, Laurie & Cooper, William. (1985). The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: An example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology - revue Canadienne De Zoologie*. 63: pp. 995-1002.
- Vitt, Laurie. (1983). Reproduction and Sexual Dimorphism in the Tropical Teiid Lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia*. 1983: pp. 359.
- Wiley, R. H. (1974). Evolution of social organization and life history patterns among grouse. *Q. Rev. Biol.* 49: pp. 201-227.
- Wilson, L.D., Mata-Silva V. & Johnson, J.D. (2013). A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian & Reptile Conservation* 7: pp. 1–47.
- Zamudio, R. (1998). The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizards (*Phrynosoma*). *Evolution*. 52 (6): pp. 1821-1833.