



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

**DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y  
CONSERVACIÓN**

**TESIS DOCTORAL**

**Caracterización ecológica del polimorfismo en la  
coloración de la lagartija *Sceloporus grammicus*  
(Squamata: Phrynosomatidae) en ambientes  
contrastantes del centro de México**

Para obtener el grado en  
Doctor en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

PRESENTA

M. en C. César Adrián Díaz Marín

Director

Dr. Aurelio Ramírez Bautista

Mineral de la Reforma, Hgo., México., enero de 2024



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 17 de enero de 2024

Número de control: ICBI-AAB/006/2024

Asunto: Autorización de impresión.

**MTRA.OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO  
DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH**

El Comité Tutorial de la tesis del programa educativo de posgrado titulado “**Caracterización ecológica del polimorfismo en la coloración de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) en ambientes contrastantes del centro de México**”, realizado por el sustentante **César Adrián Díaz Marín** con número de cuenta **394514** perteneciente al programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

**AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN**

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

**Atentamente  
“Amor, Orden y Progreso”**

El Comité Tutorial

  
Dr. Aurelio Ramírez Bautista  
**Vocal**

  
Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández  
**Presidente**

  
Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza  
**Secretario**

  
Dr. Pablo Octavio Aguilar  
**Suplente**

JFO/CIAF

Ciudad del Conocimiento  
Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5  
Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma,  
Hidalgo, México. C.P. 42184  
Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 6640, 6642  
Fax 2112  
aab\_icbi@uaeh.edu.mx



[www.uaeh.edu.mx](http://www.uaeh.edu.mx)

*Es necesario aceptar que el fracaso y los errores son esenciales en la vida. Nos cobran caro, pero el aprender de ellos nos hace ser mejores, más fuertes, más humanos.*

César A. Díaz Marín

## **DEDICATORIA**

A mi madre María Eugenia Marín de Gante y a mi padre Adrián Díaz Vivaldo, porque gracias a ellos estoy y soy quien soy ahora, por todo el esfuerzo y la dedicación que han puesto para formarnos como buenas personas y profesionistas, son admirables y ejemplos a seguir. Por estar conmigo siempre que lo he necesitado y alentarme en los momentos más complicados, los amo y les estaré eternamente agradecido.

A mi hermano José Octavio Díaz Marín y hermana Noemi Eugenia Díaz Marín por estar siempre presentes y haberme apoyado en diferentes etapas de mi vida personal y académica. Gracias por haber hecho mi trayectoria mucho más placentera, los amo y siempre les estare agradecido por todo lo que han hecho por mi.

A mi sobrino Icker Isaac Tranquilino Díaz porque tu presencia, cariño, y apoyo han sido fundamentales para continuar. Te amo y espero que alguna vez entiendas que no haber estado en los momentos importantes, no significa no haber querido estar ahí.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, por haberme aceptado como su alumno y colaborador en diferentes proyectos de su equipo de trabajo. Gracias infinitas por la confianza, el apoyo, la libertad, y las enseñanzas que no solo permitieron realizar y finalizar este trabajo de manera adecuada, sino que también han moldeado los cimientos de mi formación académica y profesional.

Al Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza por haber aceptado ser parte de mi comité tutorial, por el tiempo y la disposición para resolver en todo momento mis dudas sobre algunas pruebas estadísticas, muchas gracias por su gran colaboración en este trabajo.

Al Dr. Pablo Octavio Aguilar por haber aceptado ser parte de mi comité tutorial y por compartir sus conocimientos conmigo, apoyándome y asesorándome siempre que he acudido a él. Le agradezco mucho la retroalimentación que permitió mejorar la calidad y presentación de este trabajo.

Al Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández por haber aceptado ser parte mi comité tutorial y por fomentar un pensamiento más crítico y analítico en mi, a través del cuestionamiento y razonamiento más allá de lo evidente. Muchas gracias por sus aportaciones realizadas a este trabajo.

Al Dr. Aaron García Rosales, M. en C. Abraham Lozano, y M. en C. Ricardo Luría Manzano, quienes, a través del tiempo y en diferentes ocasiones, me asesoraron cada vez que acudía a ellos. Les agradezco enormemente su paciencia, conocimiento, y apoyo que permitieron la mejora significativa de este trabajo.

A todas aquellas personas que me brindaron su tiempo y apoyo durante las salidas de campo y con quienes compartí momentos agradables: Itzel Magno, Raciél Cruz, Christian Berriozabal, Ismael Reaño, Israel Moreno, Jennifer Hernández, Daniel Lara, Bianca Lara, Lizzeth Torres, Aaron García, Ángel Aranda, Augusto Martín, Monzerrat Ramírez y Sebastián Aldape, Ricardo Luría, Octavio Díaz, Raquel Hernández, Ferdinand Torres, Irany Herrera, Noemi Díaz, Alan Olvera, Emiliano Hernández, Alejandra Bautista, Elizabeth Martin, Ruben Zúñiga, y Elizabeth Ortiz.

A las autoridades y habitantes de las localidades de Zacualtipán de Ángeles, Tizayuca,

Carboneras, La Estanzuela, Mineral El Chico, Omitlán de Juárez, y Coronango por sus atenciones y facilidades para realizar nuestro trabajo de campo en sus propiedades y lugares aledaños a ellas.

A los colegas del Laboratorio de Ecología del Paisaje, con quienes tuve procesos de retroalimentación académica, colaboraciones, y momentos agradables dentro y fuera del lab: Israel Moreno, Tonantzin Carmona, Lizzeth Torres, Cinthya Mendoza, Emiliano Hernández, Alan Olvera, Alejandra Bautista, Elizabeth Martin, Elizabeth Ortiz, y Alexis Leonardo.

A los colegas del doctorado, con quienes compartí diferentes experiencias, conocimientos, y momentos gratos: Mario García, Rafael Cerón, Luis Alanis, Brenda Juárez, Araceli Rodríguez, Eyenith Hernández, Francisco Juárez, Lilina López, Adriana Hernández, y Paulina Soriano.

A todas aquellas personas que tendrían que mencionarse en esta sección, pero que por olvido o descuido he olvidado momentáneamente, una enorme disculpa y gracias por haberme apoyado directa o indirectamente durante mi formación.

Al CONACyT por el apoyo económico otorgado para realizar mis estudios de doctorado, por medio del programa de becas nacionales (número 771295).

Finalmente, pero en igual o mayor importancia, a los ejemplares de la lagartija *Sceloporus grammicus*, cuya existencia, diversidad, y abundancia han permitido realizar diferentes proyectos de investigación, incluido este mismo.

## Contenido

RESUMEN GENERAL .....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	2
JUSTIFICACIÓN .....	6
OBJETIVOS .....	7
HIPÓTESIS GENERAL .....	8
ESPECIE EN ESTUDIO .....	9
ESTRUCTURA DE LA TESIS .....	11
LITERATURA CITADA .....	12

### CAPÍTULO I

#### **Color polymorphism in *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae): Interaction among multiple selective forces**

Abstract .....	21
Introduction .....	22
Materials and methods .....	28
Results .....	33
Discussion .....	39
References .....	46

### CAPÍTULO II A

#### **Life history variation in four populations of the Graphic Spiny Lizard, *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae), in central Mexico**

Abstract .....	79
Introduction .....	79
Materials and methods .....	80
Results .....	82
Discussion .....	86
References .....	89

### CAPÍTULO II B

#### **Thermal divergence in a color polymorphic lizard inhabiting contrasting environments in central Mexico**

Background .....	94
Material and methods .....	96
Results .....	100

Discussion.....	102
Conclusions .....	105
References .....	106

### **CAPÍTULO III**

#### **Ectoparasitismo en *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae): explorando el efecto de factores extrínsecos e intrínsecos**

Resumen .....	137
Introducción.....	138
Materiales y métodos.....	142
Resultados.....	145
Discusión .....	147
Conclusión.....	149
Literatura citada.....	150

### **CAPÍTULO IV**

#### **Divergencia de nicho trófico en una especie de lagartija que utiliza tipos de vegetación contrastantes del centro de México**

Resumen .....	171
Introducción.....	172
Material y métodos .....	175
Resultados.....	179
Discusión .....	184
Conclusión.....	187
Literatura citada.....	187

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERALES .....	246
LITERATURA CITADA.....	250



## RESUMEN GENERAL

El polimorfismo en la coloración de organismos invertebrados y vertebrados se ha asociado con el uso de estrategias ecológicas alternativas y la divergencia de nicho ecológico, sin embargo, en muchas especies polimórficas se desconoce si los morfos de color también difieren en sus características morfológicas y en las dimensiones del nicho. Por lo tanto, el presente trabajo se enfocó en analizar las variaciones morfológicas, cromáticas, y en algunas dimensiones del nicho ecológico entre morfos de color y sexos de la lagartija *Sceloporus grammicus* en cuatro tipos de vegetación contrastantes del centro de México. Durante el periodo 2018-2022, se realizaron muestreos de búsqueda directa en cuatro tipos de vegetación localizados en tres sitios del estado de Hidalgo y uno en el estado de Puebla, abarcando la época de lluvia y seca. Las lagartijas fueron capturadas con la mano, ligas de hule, y técnica de lazada, para posteriormente tomarles diferentes medidas morfológicas, cromáticas, térmicas, del microhábitat, carga parasitaria, y contenido estomacal. Se encontró que los morfos de color de ambos sexos difieren principalmente en sus características cromáticas y pueden ser categorizados por el tipo de vegetación. Asimismo, los morfos de color presentaron divergencia total y parcial de nicho térmico y nicho espacial, respectivamente. La prevalencia, abundancia promedio, e intensidad promedio de ácaros fueron similares entre morfos de color, aunque estos dos últimos parámetros fueron mayores en el bosque mesófilo de montaña y pastizal. Además, se encontraron valores altos y bajos en la amplitud y solapamiento de nicho trófico entre morfos de color. De manera general, los resultados de este trabajo muestran que los morfos de color de *S. grammicus* pueden diferir en algunas características y, por lo tanto, presentar variación en ciertas dimensiones de nicho ecológico.

**Palabras clave:** ecología térmica, ecología trófica, ectoparasitismo, morfología, uso del microhábitat.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

El polimorfismo (variación fenotípica discontinua) hace referencia a la variabilidad dentro de las poblaciones de una misma especie (Forsman, 2016). Tradicionalmente puede ser clasificado como transitorio o fijo. El polimorfismo transitorio considera que la frecuencia relativa de los morfos varía temporalmente dentro de una población y que, eventualmente, resulta en monomorfismo (pérdida de morfos *sensu*, Forsman, 2016). Por lo tanto, la pérdida de morfos es una evidencia de que la selección natural está favoreciendo a uno o más morfos (y a sus respectivas características y estrategias ecológicas) sobre otros, lo que generalmente ocurre en procesos de colonización de nuevos hábitats y de especiación (Corl et al., 2010). Por otra parte, en el polimorfismo fijo, la frecuencia de los morfos es estable a lo largo del tiempo y se mantiene en un nivel de equilibrio fijo, definido por factores ambientales o genéticos (Forsman, 2016). Sin embargo, las fuerzas selectivas operan diferencialmente entre poblaciones con polimorfismo dependiendo del gradiente de diversidad fenotípica bajo el cual se puedan actuar (Corl et al., 2010). En este sentido, el estudio de los sistemas polimórficos ha permitido explorar cómo diferentes fuerzas selectivas (selección natural y sexual) mantienen y promueven la diversidad fenotípica en dichos sistemas (Van Gossum et al., 2008).

En organismos invertebrados y vertebrados, el polimorfismo en la coloración puede ser definido como la ocurrencia de dos o más morfos (de diferentes colores y genéticamente determinados) dentro de una población de una misma especie (Van Gossum et al., 2008; McKinnon y Pierotti, 2010). Diversos estudios han sugerido que el polimorfismo en la coloración es un precursor en el proceso de especiación simpátrica de diferentes especies de vertebrados e invertebrados (Chunco et al., 2007; Gray y McKinnon, 2007; Hugall y Stuart-Fox, 2012). Sin embargo, se ha identificado que diferentes procesos evolutivos, como la hipótesis de variación de nicho, la selección sexual, y la selección dependiente de frecuencia, pueden actuar de manera sinérgica o aislada para promover dicho proceso de especiación (McLean y Stuart-Fox, 2014).

Van Valen y Grant (1970) sugieren que las especies que se distribuyen en una gran variedad de ambientes están compuestas por poblaciones y/o individuos generalistas y especialistas en el uso de los recursos (p.ej. ambiente térmico, microhábitats, y categorías de

presas), lo que a su vez provoca que exista divergencia entre ellas y/o ellos en sus características fenotípicas y conductuales (hipótesis de variación de nicho). Dentro de una especie, se espera que los morfos con diferentes patrones de coloración utilicen los recursos disponibles en el ambiente de manera similar o diferente (variación intrapoblacional en el uso de los recursos) y, por lo tanto, ocupen nichos ecológicos similares o diferentes (divergencia de nicho; Van Valen, 1965; Delhey et al., 2013). En este sentido, la selección correlacional (en la que múltiples características tienen un efecto interactivo en la adecuación) puede favorecer un conjunto de combinaciones de características sobre otros, resultando en una divergencia entre morfos en la morfología, fisiología, conducta y características de historia de vida (Gray y McKinnon, 2007; Forsman et al., 2008). Por ejemplo, en la lagartija *Urosaurus ornatus*, los machos del morfo azul utilizan microhábitats de mayor calidad y presentan una dieta especializada; mientras que los machos del morfo anaranjado son nómadas, permitiéndoles consumir mayor número de tipos de presas; y los del morfo amarillo presentan mandíbulas más largas resultando en una dieta más plástica (Lattanzio y Miles, 2016). Por otro lado, los machos del morfo rojo de *Liolaemus sarmientoi* presentan mayores niveles de agresividad que los machos del morfo amarillo, por lo que, los primeros acceden a microhábitats de mayor calidad térmica que les permiten mantener una temperatura corporal más alta que estos últimos (Fernández et al., 2018).

La selección sexual es el resultado del balance entre diferentes tipos de selección, como la hipótesis de selección intrasexual y la hipótesis de la fecundidad (Corl et al., 2010; Scharf y Meiri, 2013). La hipótesis de selección intrasexual promueve el dimorfismo sexual sesgado hacia los machos, donde aquellos que presentan mayor tamaño corporal y tamaño de cabeza, tienen mayores probabilidades de ganar combates con otros machos, defender sus territorios, y mejor acceso a las hembras (Braña, 1996; Butler et al., 2007; Scharf y Meiri, 2013). Por ejemplo, la competencia entre los morfos de machos de la lagartija *Uta stansburiana* es mediada por una serie de estrategias denominada “*rock-paper-scissors*”, en la que cada estrategia reproductiva de los machos vence y es vencida por otra estrategia (Sinervo y Lively, 1996; Corl et al., 2010). Por otro lado, la hipótesis de la fecundidad predice que la selección en las características de historia de vida (tamaño y número de crías) de las hembras modula la evolución en el dimorfismo sexual (Cox et al., 2003). Así, las hembras grandes se benefician por dos razones, primero tienen mayor capacidad para

producir puestas/camadas grandes o bien huevos/embriones grandes (Scharf y Meiri, 2013; Pincheira-Donoso y Hunt, 2015) y, segundo, pueden almacenar una gran cantidad de energía (en forma de cuerpos grasos) que puede ser invertida en la reproducción (Pincheira-Donoso y Tregenza, 2011; Pincheira-Donoso y Hunt, 2015). A pesar de que los morfos de hembras de *U. stansburiana* no difieren en tamaño corporal, presentan diferentes estrategias de historia de vida relacionadas con la fecundidad. El morfo anaranjado produce muchas crías, pero pequeñas en tamaño corporal y que tienen mayor adecuación cuando la densidad poblacional es baja (Sinervo et al., 2000; Corl et al., 2010). El morfo amarillo produce pocas crías, pero grandes en tamaño corporal, que tienen mayor adecuación cuando la densidad poblacional es alta (Sinervo et al., 2000; Corl et al., 2010).

La selección dependiente de frecuencia ocurre cuando la adecuación de un fenotipo depende de su frecuencia en la población, cuando se favorece al fenotipo raro, se puede considerar como dependiente de frecuencia negativa, pero cuando favorece al fenotipo común es dependiente de frecuencia positiva (Gray y McKinnon, 2007). En algunas poblaciones de la lagartija *Zootoca vivipara*, la frecuencia de ocurrencia de los morfos de las hembras influye en el éxito de eclosión de la puesta y la condición corporal de los juveniles (Vercken et al., 2010). Cuando incrementa la frecuencia del morfo amarillo, el éxito de eclosión de la puesta y la condición corporal de los juveniles de los morfos anaranjado y amarillo-anaranjado disminuye (Vercken et al., 2010). Sin embargo, cuando incrementa la frecuencia del morfo anaranjado, no hay ningún efecto negativo sobre las características reproductivas de los otros morfos (Vercken et al., 2010).

Particularmente, el presente trabajo utilizó como especie de estudio a la lagartija *Sceloporus grammicus*, debido a que se caracteriza por presentar un amplio rango de distribución y diversidad fenotípica dentro del género *Sceloporus* (Squamata: Phrynosomatidae), el cual está compuesto por más de 100 especies (Leaché et al., 2016) que se distribuyen desde la porción norte-centro de Estados Unidos hasta Costa Rica (Sites et al., 1992). Muchas de las especies de este género habitan diferentes tipos de vegetación, desde bosques tropicales y templados hasta matorrales y desiertos (Sites et al., 1992), lo que ha resultado en una gran variación intra e interespecífica en la morfología (Angilletta et al., 2004; Ramírez-Bautista et al., 2017), reproducción (Lozano et al., 2015; Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016), uso del microhábitat (Williams y McBrayer, 2015; Leyte-

Manrique et al., 2017), fisiología (Andrews, 1998; Neel y McBrayer, 2018), y dieta (Hierlihy et al., 2013; García-Rosales et al., 2019a). En comparación con otros géneros de lagartijas, el polimorfismo en la coloración se ha comenzado a estudiar recientemente en el género *Sceloporus* (Bastiaans, 2013a; Bustos-Zagal et al., 2014; Calisi et al., 2008; García-Rosales et al., 2017, 2019b). Diversos estudios han encontrado que *Sceloporus grammicus* no solo presenta una gran diversidad cromosómica, sino también de coloración, por lo que ha sido considerada como un complejo de especies (compuesto por ocho razas cromosómicas) en proceso de especiación (Sites 1982, 1983; Arévalo et al., 1993; Bastiaans et al., 2013b, 2014). El complejo de especies de *S. grammicus* presenta una gran variación interpoblacional en la morfología (Hernández-Salinas et al., 2010; Lozano et al., 2020), ecología térmica (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019), fecundidad (Lemos-Espinal et al., 1998; Ramírez-Bautista et al., 2011) y uso del microhábitat (Leyte-Manrique et al., 2017). Además, existe evidencia de que la mayoría de las razas cromosómicas podrían estar compuestas por morfos específicos de machos (azul o blanco). Sin embargo, en algunas razas cromosómicas, es posible identificar ambos tipos de morfos; indicando que puede existir flujo genético entre razas y entre diferentes poblaciones polimórficas (Bastiaans, 2013a).

## JUSTIFICACIÓN

Considerando lo anterior, el presente estudio buscó aportar información a la teoría y el conocimiento del polimorfismo en la coloración de la lagartija *Sceloporus grammicus*, por medio del análisis ecológico de cuatro poblaciones que ocurren en tipos de vegetación contrastantes del centro de México (Hidalgo y Puebla). Específicamente, se evaluaron diferentes características morfológicas, cromáticas, térmicas, uso del espacio, carga ectoparasitaria, y dieta de los morfos de color de machos y hembras de *S. grammicus*; con la finalidad de determinar si existe variación intra e interpoblacional en estas características asociadas a diferentes dimensiones de nicho ecológico de los morfos de cada sexo. Además, los resultados obtenidos del mismo podrían utilizarse como fuente de evidencia que permita corroborar las teorías (p. ej. selección natural y sexual) e hipótesis (p. ej. hipótesis de variación de nicho y estrategias ecológicas alternativas) que hasta ahora han sustentado la idea de que los morfos de color de las especies polimórficas tienen mayor probabilidad de divergir entre ellos en sus características, estrategias, y dimensiones de nicho, y con ello, generar nuevas especies. En caso contrario, podrían servir como base para formular y sustentar nuevos supuestos teóricos e hipotéticos que permitan explicar los patrones de similitud o variación entre morfos de color en lagartijas y, de manera general, a la teoría de la evolución, mantenimiento, y diversidad del polimorfismo en la coloración de especies de vertebrados.

## OBJETIVOS

### General

Analizar si existe variación en algunas dimensiones del nicho ecológico (ecología térmica, uso del microhábitat, ectoparasitismo, y ecología trófica) de los morfos de color de machos y hembras de la lagartija *Sceloporus grammicus* en cuatro tipos de vegetación contrastantes del centro de México.

### Particulares

1. Determinar si existe divergencia en la morfología y la coloración entre morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* en los cuatro tipos de vegetación analizados.
2. Determinar si existen diferencias en las temperaturas corporal, aire, microhábitat, conducta termorreguladora, uso del microhábitat, y altura de la percha entre tipos de vegetación, sexos, y morfos de color de *S. grammicus*.
3. Evaluar si existen diferencias en parámetros de infección por ácaros (prevalencia, abundancia promedio, e intensidad promedio) entre tipos de vegetación, sexos, y morfos de color de *S. grammicus*.
4. Comparar el nicho trófico entre sexos y morfos de color de *S. grammicus* en cuatro tipos de vegetación contrastantes.

## **HIPÓTESIS GENERAL**

Existe evidencia de que el polimorfismo en la coloración se correlaciona con diferentes características intrínsecas de los organismos (p. ej. morfología, fisiología, conducta, e historia de vida), lo que determina la adecuación de los diferentes fenotipos dentro de la población (Smith y Skúlason, 1996; Gray y McKinnon, 2007; McKinnon y Pierotti, 2010; Hugall y Stuart-Fox, 2012). De esta manera, los morfos en cada población presentan un conjunto de características particulares, permitiéndoles explotar diferentes tipos de recursos con base en sus requerimientos ecológicos (hipótesis de variación de nicho; Skúlason y Smith, 1995; Chunco et al., 2007; Paterson y Blouin-Demers, 2018; Pérez i de Lanuza y Carretero, 2018). Sin embargo, algunos morfos pueden ser más exitosos en utilizar ciertos recursos que otros, dependiendo de su distribución, densidad, y disponibilidad, así como de la frecuencia de ocurrencia de cada morfo dentro de la población (selección dependiente de frecuencia; Smith y Skúlason, 1996; Chunco et al., 2007). De esta forma, el uso diferencial de los recursos puede resultar en una variación en el número y tipo de presas consumidas (Lattanzio y Miles, 2016; Scali et al., 2016). Estas diferencias pueden ser más pronunciadas debido a las interacciones sociales dentro (selección natural) y entre sexos (selección sexual), ya que algunos morfos pueden ser más competitivos que otros, permitiendo por un lado acceder a recursos de mejor calidad, y por otro excluyendo a los morfos menos competitivos. Por lo tanto, estos últimos deben adoptar estrategias ecológicas alternativas para mejorar su adecuación y, con ello, asegurar su éxito reproductivo (Sinervo y Lively, 1996; Patterson y Blouin-Demers, 2018). Asimismo, la variación temporal y espacial en los factores ambientales, la competencia interespecífica, y la densidad poblacional, pueden jugar un papel importante en el tipo de estrategia ecológica que adoptará cada morfo de color en cada población (Sinervo et al., 2000; Stuart-Fox et al., 2021).



## ESPECIE EN ESTUDIO

### *Sceloporus grammicus* Wiegmann 1828

#### Descripción morfológica

*Sceloporus grammicus* es una lagartija de tamaño corporal mediano (longitud hocico-cloaca máxima, 64 mm), las escamas de la región dorsal son pequeñas, quilladas y débilmente mucronadas, mientras que, las ventrales son lisas y casi del mismo tamaño que las dorsales (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). El número de escamas dorsales va de 66 a 84, mientras que las ventrales varían entre 50 a 60 (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010; Ramírez-Bautista et al., 2014). El número de poros femorales varía de 14 a 18 en cada muslo. En la región dorsal, la coloración varía de verde, gris, café a un tono casi negro; mientras que en la región nugal se presentan dos líneas delgadas y oscuras bien definidas que aparentan un anillo incompleto, seguido por varios pares de hileras de manchas en media luna bien definidas en las hembras, pero difusas en los machos. En los machos, las escamas dorsales presentan tonos que van desde azul metálico a verde metálico (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). La región ventral presenta un par de manchas de color azul cielo o azul intenso bordeadas de negro, con algunas manchas verdes y amarillas en la región ventrolateral. La región gular puede ser de color azul, anaranjado, amarillo, blanco, y combinaciones de estos (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010; Leyte-Manrique, 2011, Bastiaans et al., 2014). En las hembras, los parches de la región ventral del cuerpo son de color gris o naranja, con pequeñas manchas azul claro en la región ventrolateral (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). La región gular varía entre anaranjado, amarillo y blanco, y en combinaciones de éstos (Leyte-Manrique, 2011; Bastiaans et al., 2014). Taxonómicamente, se encuentra dentro del grupo *grammicus*, que está compuesto por: *Sceloporus anahuacus*, *S. asper*, *S. grammicus*, *S. heterolepis*, *S. palaciosi*, y *S. shannorum* (Leaché et al., 2016).

#### Distribución, historia natural y estatus de conservación

*Sceloporus grammicus* ocurre en un rango de elevación de 300 a 4100 msnm, distribuyéndose desde el estado de Texas en el sur de Estados Unidos de América hasta el Centro-Sur de México; a lo largo de toda la región de la Faja Volcánica Transmexicana, desde el estado de Jalisco hasta Veracruz y en la región que cruza hacia el norte de Oaxaca,

sobre la Sierra Madre del Sur (Sites, 1992; Ramírez-Bautista et al., 2009, 2014).

Debido a su amplia distribución, esta especie habita en diferentes tipos de vegetación, como bosques de pino, pino-encino, bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo, bosque mesófilo de montaña, e incluso en ambientes antropizados (Ramírez-Bautista et al., 2014). Dependiendo de la disponibilidad, puede utilizar una gran variedad de microhábitats: grietas de roca y troncos, sobre y debajo de rocas, entre magueyes (*Agave* spp.), y muy frecuentemente, en muros de diversas construcciones (Ramírez-Bautista et al., 2009, 2014; Leyte-Manrique et al., 2017). Es una especie de hábitos diurnos y su alimentación se basa en insectos, aunque también consume pequeños gasterópodos y recurre al canibalismo (Canseco-Márquez, 2010; Ramírez-Bautista et al., 2009, 2014).

Los primeros estudios en evaluar el cariotipo en *S. grammicus* propusieron que esta especie forma un complejo de razas cromosómicas (Sites, 1982, 1983). Sin embargo, estudios posteriores las han considerado como conespecíficas debido a la extensa hibridación e introgresión en el ADN mitocondrial que ocurre entre ellas (Arévalo et al., 1993, 1994). Por lo tanto, el presente estudio se basa en el concepto unificado de especies (De Queiroz, 2007), el cual se consideran a las razas cromosómicas de *S. grammicus* como conespecíficas debido a que forman parte de un mismo linaje metapoblacional. Esta especie se encuentra en la categoría de preocupación menor de la lista roja de ICN (LC; Hammerson et al., 2007), mientras que en la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010) se encuentra como sujeta a protección especial (Pr).

## ESTRUCTURA DE LA TESIS

El presente trabajo está organizado en cuatro capítulos que corresponden a cada uno de los objetivos particulares planteados en el mismo y, simultáneamente, cada uno de estos representa un manuscrito preparado para su publicación, que actualmente se encuentran en diferentes etapas (publicados, en revisión, o en preparación). El capítulo I se enfocó en comparar las características morfológicas y cromáticas entre morfos de color de cada sexo de *Sceloporus grammicus* en cuatro tipos de vegetación diferentes, cuyos resultados más significativos, permitieron determinar que existe divergencia entre morfos en dichas características, las que permiten agruparlos por el tipo de vegetación donde ocurren. Por otro lado, el capítulo II analizó las posibles diferencias en las características térmicas y de uso del espacio entre tipos de vegetación, sexos, y morfos de color de *S. grammicus*, en el que se determinó que existe divergencia en el nicho térmico y variación parcial de nicho espacial entre morfos que utilizan diferentes tipos de vegetación. Mientras que el capítulo III evaluó si existen diferencias entre tipos de vegetación, sexos, y morfos de color de *S. grammicus* en tres parámetros de infección por ácaros (prevalencia, abundancia promedio, e intensidad promedio), y de éste se determinó que la abundancia e intensidad promedios variaron entre tipos de vegetación y que la afinidad de alojamiento de los ácaros en las regiones corporales de los hospederos está definida por el tipo de vegetación, sexo, y morfo de los mismos. De manera similar, el capítulo IV comparó el nicho trófico entre sexos y morfos de color de esta especie en cuatro tipos de vegetación contrastantes, en el que se evidenció, principalmente, que las características de las presas consumidas varían entre diferentes factores (como tipo de vegetación, época, o sexo), que la importancia de las presas en la dieta de las lagartijas está determinada por el tipo de vegetación utilizado, su sexo, y morfo de color, y que existen diferentes gradientes de variación en la amplitud y solapamiento de nicho trófico entre sexos y morfos de color de *S. grammicus*.

## LITERATURA CITADA

- Andrews R. M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology*, 23(6): 329-334.
- Angilletta M. J., P. H. Niewiarowski, A. E. Dunham, A. D. Leaché, y W. P. Porter. 2004. Bergmann's clines in ectotherms: Illustration a life-history perspective with Sceloporine lizards. *The American Naturalist*, 164(6): 168-183.
- Arévalo E., G. Casas, S. K. Davis, G. Lara, y J. W. Sites Jr. 1993. Parapatric hybridization between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae): Structure of the Ajusco transect. *Copeia*, 1993(2): 352-372.
- Arévalo E., S. K. Davis, y J. W. Sites Jr. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology*, 43(3): 387-418.
- Bastiaans E. 2013a. Variation in reproductive behavior and sexual signals within and among populations of an incipiently speciating lizard. Tesis doctoral. University of California, Santa Cruz, United States of America.
- Bastiaans E., M. J. Bastiaans, G. Morinaga, J. G. Castañeda-Gaytán, J. C. Marshall, B. Bane, F. Méndez-De la Cruz, y B. Sinervo. 2014. Female preference for sympatric vs. Allopatric male throat color morphs in the Mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PlosOne*, 9(4): 1-12.
- Bastiaans E., G. Morinaga, J. G. Castañeda-Gaytán, J. C. Marshall, y B. Sinervo. 2013b. Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard. *Behavioral Ecology*, 24(4): 968-981.
- Braña F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: Male head increase vs female abdomen increase. *Oikos*, 75: 511-523.
- Bustos-Zagal M. G., R. Castro-Franco, J. Manjarrez, y F. Fajardo-Guadarrama. 2014. Variación morfológica asociada a los patrones de color de la garganta, en lagartijas *Sceloporus horridus* (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 30(2): 357-368.

- Butler M. A., S. A. Sawyer, y J. B. Losos. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature*, 447: 202-205.
- Calisi R. M., J. H. Malone, y D. K. Hews. 2008. Female secondary coloration in the Mexican Boulder spiny lizard is associated with nematode load. *Journal of Zoology*, 278: 358-367.
- Canseco-Márquez L. y G. Gutiérrez-Mayén. 2010. *Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. CONABIO. 302 pp.
- Chunco A. J., J. S. McKinnon, y M. R. Servedio. 2007. Microhabitat variation and sexual selection can maintain male color polymorphisms. *Evolution*, 61(11): 2504-2515.
- Corl A., A. R. Davis, S. R. Kuchta, T. Comendant, y B. Sinervo. 2010. Alternative mating strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*: A population-level comparative analysis. *Evolution*, 64: 79-96.
- Cox R. M., S. L. Skelly, y H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57: 1653-1669.
- Cruz-Elizalde R., y A. Ramírez-Bautista. 2016. Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution* 6(6): 1753-1768.
- De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6): 879-886.
- Delhey K., J. Smith, y A. Peters. 2013. Color-variable birds have broader ranges, wider niches and are less likely to be threatened. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 1559-1568.
- Díaz de la Vega-Pérez A. H., R. Barrios-Montiel, V. H. Jiménez-Arcos, A. Bautista, y E. Bastiaans. 2019. High-mountain altitudinal gradient influences thermal ecology of the Mesquite Lizard (*Sceloporus grammicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 97 (8): 659-668.
- Fernández J. B., E. Bastiaans, M. Medina, F. R. Méndez-De la Cruz, B. R. Sinervo, y N. R. Ibarngüengoytía. 2018. Behavioral and physiological polymorphism in males of the austral lizard *Liolaemus sarmientoi*. *Journal of Comparative Physiology A*, 204(2): 219-230.
- Forsman A. 2016. Is colour polymorphism advantageous to populations and species? *Molecular Ecology*, 25: 2693-2698.

- Forsman A., J. Ahnesiö, S. Caesar, y M. Karlsson. 2008. A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. *Ecology*, 89(1): 34-40.
- García-Rosales A., A. Ramírez-Bautista, B. P. Stephenson, R. N. Meza-Lázaro, y A. Nieto-Montes de Oca. 2017. Comparative morphology and genetics of two populations of spiny lizards (genus *Sceloporus*) from Central Mexico. *Zoologischer Anzeiger*, 267: 21-30.
- García-Rosales A., R. Cruz-Elizalde, A. Ramírez-Bautista, y V. Mata-Silva. 2019a. Feeding ecology of two populations of *Sceloporus minor* (Squamata: Phrynosomatidae) inhabiting contrasting environments in central Mexico. *Salamandra*, 55(2): 103-114.
- García-Rosales A., A. Ramírez-Bautista, y B. P. Stephenson. 2019b. Comparative morphology and trophic ecology in a population of the polymorphic lizard *Sceloporus minor* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *PeerJ*: e8099.
- Gray S. M., y J. S. McKinnon. 2007. Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(2): 71-79.
- Hammerson G. A., J. Vazquez-Díaz, y G. E. Quintero-Díaz. 2007. *Sceloporus grammicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007. Disponible en <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2007.RLTS.T64107A12744035.en>. Accesado: el 24 de agosto del 2020.
- Hernández-Salinas U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique, y G. R. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica*. 66(1): 12-22.
- Hierlihy C. A., R. García-Collazo, C. B. Chávez-Tapia, y F. F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus*: support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra*, 49(1): 1-6.
- Hugall A. F., y D. Stuart-Fox. 2012. Accelerated speciation in colour-polymorphic birds. *Nature*, 485: 631-634.
- Lattanzio M. S., y D. B. Miles. 2016. Trophic niche divergence among colour morphs that exhibit alternative mating tactics. *Royal Society Open Science*, 3: 150531.
- Leaché A. D., B. Banbury, C. W. Linkem, y A. Nieto-Montes de Oca. 2016. Phylogenomics

of a rapid radiation: is chromosomal evolution linked to increased diversification in north american spiny lizards (Genus *Sceloporus*)? BMC Evolutionary Biology, 16(1): 63.

Lemos-Espinal J. A., R. E. Ballinger, y G. R. Smith. 1998. Comparative demography of the high-altitude lizard, *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae), on the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. Great Basin Naturalist, 58(4): 375-379.

Leyte-Manrique A. 2011. Especiación en el complejo *Sceloporus grammicus*: Evidencias morfológicas y ecológicas. Tesis de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 87 pp.

Leyte-Manrique A., U. Hernández-Salinas, A. Ramírez-Bautista, V. Mata-Silva, y J. C. Marshall. 2017. Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican plateau. Integrative Zoology, 12: 198-210.

Lozano A., M C. Uribe, y A. Ramírez-Bautista. 2015. Seasonal and continuous spermatogenesis in the viviparous lizard *Sceloporus grammicus*, a study of the two populations in contrasting environments from the Central Mexican Plateau. Zoologischer Anzeiger, 254: 72-85.

Lozano A., A. Ramírez-Bautista, y R. Cruz-Elizalde. 2020. Intraspecific variation in a lizard from the Central Mexican Plateau: intersexual differences in size and shape explored. Biological Journal of the Linnean Society, 131(3): 656-666.

McKinnon J. S., y M. E. R. Pierotti. 2010. Colour polymorphism and correlated characters: genetic mechanisms and evolution. Molecular Ecology, 19: 5101-5125.

McLean C. A., y D. Stuart-Fox. 2014. Geographic variation in animal colour polymorphisms and its role in speciation. Biological Reviews, 89: 860-873.

Neel L. K., y L. D. McBrayer. 2018. Habitat management alters thermal opportunity. Functional Ecology, 32: 2029-2039.

Paterson J. E., y G. Blouin-Demers. 2018. Male throat colour polymorphism is related to differences in space use and in habitat selection in tree lizards. Journal of Zoology, 306(2):101-109.

- Pérez i de Lanuza G. y M. A. Carretero. 2018. Partial divergence in microhabitat use suggests environmental-dependent selection on a colour polymorphic lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(2): 138.
- Pincheira-Donoso D., y J. Hunt. 2015. Fecundity selection theory: Concepts and evidence. *Biological Reviews*, 92(1): 341-356.
- Pincheira-Donoso D., y T. Tregenza. 2011. Fecundity selection and the evolution of reproductive output and sex-specific body size in the *Liolaemus* lizard adaptive radiation. *Evolutionary Biology*, 38(2): 197-207.
- 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*, 20: 1-12.
- Ramírez-Bautista A., U. Hernández-Salinas, R. Cruz-Elizalde, C. S. Berriozabal-Islas, D. Lara-Tufiño, I. Goyenechea, y J. Castillo-Cerón. 2014. Los anfibios y reptiles del estado de Hidalgo, México: Diversidad, Biogeografía y Conservación. Sociedad Herpetológica Mexicana, A. C. 385 pp.
- Ramírez-Bautista A., U. Hernández-Salinas, U. O. García-Vázquez, A. Leyte-Manrique, y L. Canseco-Márquez. 2009. Herpetofauna del Valle de México. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 210 pp.
- Ramírez-Bautista A., A. Leyte-Manrique, J. C. Marshall, y G. R. Smith. 2011. Effects of elevation on litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *Western North American Naturalist* 71(2): 215-221.
- Scali S., R. Sacchi, M. Mangiacotti, F. Pupin, A. Gentilli, C. Zucchi, M. Sannolo, M. Pavesi, y M. A. L. Zuffi. 2016. Does a polymorphic species have a ‘polymorphic’ diet? A case study from a lacertid lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(3): 492-502.
- Scharf I., y S. Meiri. 2013. Sexual dimorphism of heads and abdomens: Different approaches to “being large” in female and male lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110: 665-673.



Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario oficial de la federación, Ciudad de México, México.

Sinervo B. y C. M. Lively. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380: 240-243.

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

Sites J. W. Jr. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. *Copeia*, 1982(4): 920-941.

Sites J. W. Jr. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. I. chromosome polymorphisms. *Evolution*, 37(1): 38-53.

Sites J. W., J. W. Archie, C. J. Cole, y O. Flores-Villela. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 213 (11). Nueva York.

Skúlason S., y T. B. Smith. 1995. Resource polymorphism in vertebrates. *Trends in ecology & evolution*, 10(9): 366-370.

Smith T. B., y S. Skúlason. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1): 111-113.

Stuart-Fox D., A. Aulsebrook, J. K. Rankin, C. M. Dong, y C. A. McLean. 2021. Convergence and divergence in lizard colour polymorphisms. *Biological Reviews*, 96: 289-309.

Van Gossum H., T. M. Sherratt, y A. Cordero-Rivera. 2008. The evolution of sex-limited colour polymorphism. En: *Dragonflies and damselflies: Model organism for ecological and evolutionary research*. Eds: Córdoba-Aguilar A. Oxford University Press.

Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American*

Naturalist, 99 (908): 377-390.

Van Valen L., y P. R. Grant. 1970. Variation and niche width reexamined. The American Naturalist, 104 (940): 589-590.

Vercken E., J. Clobert, y B. Sinervo. 2010. Frequency-dependent reproductive success in female common lizards: A real-life hawk-dove-bully game? Oecologia, 162: 49-58.

Williams S. C., y L. D. McBrayer. 2015. Behavioral and ecological differences of the Florida scrub lizard (*Sceloporus woodi*) in scrub and sandhill habitat. Florida Scientist, 78(3): 95-110.

# **CAPÍTULO I**

## Zoology

### Color polymorphism in *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae): Interaction among multiple selective forces

--Manuscript Draft--

<b>Manuscript Number:</b>	ZOOL-D-23-00058
<b>Article Type:</b>	Research Paper
<b>Section/Category:</b>	Functional Morphology
<b>Keywords:</b>	female mimicry; intraspecific variation; morphometry; sexual dichromatism; spatial chromatic analyses
<b>Corresponding Author:</b>	César A. Díaz-Marín Pachuca, Hidalgo MEXICO
<b>First Author:</b>	César A. Díaz-Marín
<b>Order of Authors:</b>	César A. Díaz-Marín Aurelio Ramírez-Bautista Aaron García-Rosales Pablo Octavio-Aguilar
<b>Abstract:</b>	Color polymorphism is widespread across invertebrate and vertebrate taxa, acting as an essential factor in competing functions and processes in the biology of organisms, and ultimately representing an outcome of the interplay of multiple selective forces. Here, we used a comparative multivariate approach to analyze morphological and chromatic divergence among color morphs of males and females of <i>Sceloporus grammicus</i> in four contrasting habitats of central Mexico. Our results showed different patterns of sexual dichromatism within and among populations, likely reflecting a balance among different relevant functions. We also found that some male color morphs chromatically mimic females, suggesting the possible existence of a satellite-sneaking strategy associated with producing deceptive signals. In addition, different body regions of color morphs had habitat-specific coloration, some of which differentiate morph based on habitat type, confirming previously identified morph-climatic associations in this species. Finally, we found that the frequency of bite scars and tail loss (surrogates of the intensity of intraspecific interactions) did not differ across habitats and color morphs; however, adding data on advertisement displays might reveal different outcomes. These findings enhance our knowledge of polymorphic taxa and represent a precedent for future research.
<b>Suggested Reviewers:</b>	<p>Claire A. McLean, PhD Museums Victoria cmclean@museum.vic.gov.au She has studied different ecological aspects associated with color polymorphism in lizard species. We expect that her experience and knowledge will greatly improve our work in many ways.</p> <p>Kinsey M. Brock, PhD Postdoc, University of California Berkeley kbrock@berkeley.edu Her investigation line is focused on the evolution and consequences of color polymorphism, through assessments of morphological and behavioral traits in lacertid lizards. We considered that her wide knowledge of color polymorphic lizards will benefit our work.</p> <p>Roberto Sacchi, PhD University of Pavia roberto.sacchi@unipv.it He has studied functional morphology, behavior, and ecological modeling of color polymorphic lizards. Thus, his comments will improve our work greatly and make it more interesting to the readership of the journal.</p>

	<p>Jonathon Marshall, PhD  Weber State University  jonmarshall@weber.edu  His research interest has focused on lizard ecology and evolution, especially in Sceloporus lizards. Given this, he could make useful comments on our work.</p>
	<p>Martha Calderón-Espinosa, PhD  National University of Colombia  mcalderone@unal.edu.co  Her research line has focused on evolutionary biology, ecology, and morphology of amphibians and reptiles. Hence, her comments will definitely improve our work.</p>
<p><b>Opposed Reviewers:</b></p>	

1 **Color polymorphism in *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae):**

2 **Interaction among multiple selective forces**

3 César A. Díaz-Marín<sup>1, \*</sup>, Aurelio Ramírez-Bautista<sup>1</sup>, Aaron García-Rosales<sup>2</sup>, and Pablo  
4 Octavio-Aguilar<sup>3</sup>

5 <sup>1</sup>Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de  
6 Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, km 4.5  
7 carretera Pachuca-Tulancingo, 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México.

8 <sup>2</sup>Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal, Departamento de Biología,  
9 Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No. 186,  
10 Vicentina, Iztapalapa, 09340, Ciudad de México, México.

11 <sup>3</sup>Laboratorio de Genética de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de  
12 Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, km 4.5  
13 carretera Pachuca-Tulancingo, 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México.

14 \*Corresponding author: [cesaardm@hotmail.com](mailto:cesaardm@hotmail.com)

15 **Abstract**

16 Color polymorphism is widespread across invertebrate and vertebrate taxa, acting as an  
17 essential factor in competing functions and processes in the biology of organisms, and  
18 ultimately representing an outcome of the interplay of multiple selective forces. Here, we  
19 used a comparative multivariate approach to analyze morphological and chromatic  
20 divergence among color morphs of males and females of *Sceloporus grammicus* in four  
21 contrasting habitats of central Mexico. Our results showed different patterns of sexual  
22 dichromatism within and among populations, likely reflecting a balance among different  
23 relevant functions. We also found that some male color morphs chromatically mimic  
24 females, suggesting the possible existence of a satellite-sneaking strategy associated with

25 producing deceptive signals. In addition, different body regions of color morphs had  
26 habitat-specific coloration, some of which differentiate morph based on habitat type,  
27 confirming previously identified morph-climatic associations in this species. Finally, we  
28 found that the frequency of bite scars and tail loss (surrogates of the intensity of  
29 intraspecific interactions) did not differ across habitats and color morphs; however, adding  
30 data on advertisement displays might reveal different outcomes. These findings enhance  
31 our knowledge of polymorphic taxa and represent a precedent for future research.

32 **Keywords:** female mimicry, intraspecific variation, morphometry, sexual dichromatism,  
33 spatial chromatic analyses.

#### 34 **1. Introduction**

35 Color polymorphic systems of invertebrate and vertebrate species are composed of multiple  
36 genetically-determined color morphs found within single breeding population (Gray and  
37 McKinnon, 2007; Mckinnon and Pierotti, 2010). Recently, these systems have attracted the  
38 attention of evolutionary biologists and ecologists because their surprising phenotypic  
39 variation offers a unique opportunity to study the effect of multiple selective forces (Gray  
40 and Mckinnon, 2007; McLean and Stuart-Fox, 2014; Svensson, 2017; Stuart-Fox et al.  
41 2020, 2021). Contrasting habitats, for example, offer different visual environments that  
42 influence a signal receiver's sensory system, affecting their ability to detect potential mates,  
43 competitors, or predators (Marchetti, 1993; McNaught and Owens, 2002; Stuart-Fox and  
44 Ord, 2004). In this way, light conditions vary as a function of habitat openness or  
45 vegetation cover, such that natural selection might shape visual signals such as coloration  
46 and ornamentation of color morphs (e.g., color patches; Stuart-Fox and Ord, 2004; Chunco  
47 et al. 2007; Ng et al. 2013). Therefore, coloration traits in many polymorphic species could  
48 vary along a selection gradient of conspicuousness (favored by mate preference: Whiting et

49 al. 2006; Chunco et al. 2007) and inconspicuousness (selected by predation pressure:  
50 Stuart-Fox and Ord, 2004; Hopkins and Tolley, 2011). For instance, species or populations  
51 that occur in relatively closed habitats (e.g., forests and woodlands) generally have more  
52 reflective, brighter, and saturated coloration traits than their conspecifics in relatively open  
53 habitats (e.g., arid regions and grasslands; Marchetti, 1993; McNaught and Owens, 2002).  
54 This is exemplified by the chameleon *Bradypodion pumilum*, in which the open habitat  
55 morph is small, with reduced ornamental traits and duller coloration than the closed habitat  
56 morph, which is larger overall, with an enlarged head and brightly colored flanks (Measey  
57 et al. 2009). This contrasting color variation has also been explained in terms of the costs of  
58 predation risk and benefits for reproductive success (Hopkins and Tolley, 2011).

59         Within reptiles, lizards stand out as excellent study models because color  
60 polymorphism is widespread across multiple lineages, and color morphs are generally  
61 associated with alternative ecological strategies (Sinervo and Lively, 1996; Huyghe et al.  
62 2007; Vercken et al. 2007; Lattanzio and Miles, 2014; McLean et al. 2015; Fernández et al.  
63 2018). Each alternative strategy requires specific morphological, chromatic, behavioral, and  
64 life-history traits and their success is mainly determined by the frequency of color morphs  
65 with each alternative strategy (i.e., frequency-dependent selection) and the differences in  
66 environmental conditions experienced by them (i.e., spatial variation in selection; McLean  
67 and Stuart-Fox, 2014; Svensson, 2017; Stuart-Fox et al. 2020). Under some scenarios,  
68 population parameters such as demography, sex ratio, and color morph composition are  
69 environmentally dependent and these, in turn, modulate the degree of social interactions  
70 and morph strategies (McLean et al. 2015; Pérez i de Lanuza et al. 2018).

71         Despite large phylogenetic distances across major lizard groups, alternative  
72 ecological strategies of male and female color morphs are relatively similar among lizard



73 species. For example, among color polymorphic phrynosomatid, lacertid, liolaemid, and  
74 agamid species, male morphs that exhibit relatively large size and aggressive behavior  
75 adopt a dominant strategy (e.g., orange morph of *Uta stansburiana*: Sinervo and Lively,  
76 1996; Corl et al. 2010; blue morph of *Urosaurus ornatus*: Lattanzio and Miles, 2014;  
77 orange morph of *Podarcis melisellensis*: Huyghe et al. 2007; orange morph of *Ctenophorus*  
78 *decrezii*: McLean et al. 2015; red morph of *Liolaemus sarmientoi*: Fernández et al. 2018);  
79 another morph uses a context-specific cooperative strategy to guard resources (e.g., blue  
80 morph of *U. stansburiana*: Sinervo and Lively, 1996; Corl et al. 2010; orange morph of *U.*  
81 *ornatus*: Lattanzio and Miles, 2014; yellow and yellow-orange morphs of *C. decrezii*:  
82 McLean et al. 2015); and one more morph assumes a satellite-sneaking strategy,  
83 mimicking female behavior and coloration to opportunistically copulate with females of  
84 another male's territory (e.g., yellow morph of *U. stansburiana*: Sinervo and Lively, 1996;  
85 Corl et al. 2010; yellow morph of *U. ornatus*: Lattanzio and Miles, 2014). In another  
86 species that exhibits multiple condition-dependent male strategies, some younger adult  
87 males retain a female-like ventral coloration (despite being sexually mature), which is used  
88 as a dishonest signal to avoid the energetic costs and survival consequences of fighting  
89 older adult males while courting females in the presence of the owner of a territory  
90 (Whiting et al. 2009).

91 Female strategies are less diverse, nevertheless exhibit similarities across different  
92 taxa: these include an *r*-strategist morph which produces large quantities of small offspring  
93 (e.g., orange morph of *U. stansburiana*: Sinervo et al. 2000; orange and yellow-orange  
94 morphs of *Zootoca vivipara*: Vercken et al. 2007; yellow morph of *P. muralis*: Galeotti et  
95 al. 2013) and a *k*-strategist morph which invests more in few large offspring (e.g., yellow  
96 morph of *U. stansburiana*: Sinervo et al. 2000; yellow morph of *Z. vivipara*: Vercken et al.

97 2007; white morph of *P. muralis*: Galeotti et al. 2013). Additionally, changes in intra- and  
98 interspecific interactions among habitats can lead a color morph common to multiple  
99 populations to change its strategy and coadapted traits (i.e., correlational selection),  
100 promoting interpopulation divergence in color morph/strategy assemblages (McLean and  
101 Stuart-Fox, 2014).

102           In some color polymorphic lizard species, sexual selection has shaped sexual size  
103 dimorphism (SSD) as well as intersexual differences in coloration (i.e., sexual  
104 dichromatism) through the evolution of more intensified colors (elaboration) or additional  
105 novel colors (innovation) in either sex (Stuart-Fox and Ord, 2004; Whiting et al. 2006;  
106 Chen et al. 2012). Generally, within a species, bright adult male coloration is interpreted as  
107 an outcome of differential female preference, while the comparatively dull coloration of  
108 adult females is attributed to selection for crypticity (Cooper and Burns, 1987; Cooper and  
109 Greenberg, 1992). This can be noted in lizards of the genus *Sceloporus*, where some color  
110 polymorphic species exhibit a consistent male-biased pattern of both SSD and sexual  
111 dichromatism (e.g., *S. undulatus*: Goodlett and Stephenson, 2019; *S. horridus*: Bustos-  
112 Zagal et al. 2014; *S. minor*: García-Rosales et al. 2017, 2021). In species of *Sceloporus*, as  
113 in some other taxa (Measey et al. 2009; Pérez i de Lanuza et al. 2014; Smith et al. 2016;  
114 Rossi et al. 2019), variation in morphological and coloration traits is often correlated with  
115 different behaviors, including those employed in social interactions, thermoregulation, and  
116 predator defense (Cooper and Greenberg, 1992; Langkilde and Boronow, 2012). During  
117 advertisement and courtship displays, *Sceloporus* lizards generally extend their throat and  
118 compress their abdomen laterally to reveal the color of these body regions (Cooper and  
119 Burns, 1987; Calisi and Hews. 2007; Langkilde and Boronow, 2012; García-Rosales et al.  
120 2021). In such circumstances, conspecifics and predators may use these colors as visual

121 signals to assess signaller's ability to fight, mating performance, and likelihood of escaping  
122 (Cooper and Greenberg, 1992; Langkilde and Boronow, 2012; Goodlett and Stephenson,  
123 2019). When intraspecific interactions escalate to physical contact, lizards typically bite  
124 their opponents, potentially causing injury to relevant parts of the recipient's body,  
125 including the tail (Calisi and Hews, 2007; Dashevsky et al. 2013; Lattanzio and Miles,  
126 2014).

127         The main goal of this study was to determine whether there is morphological and  
128 chromatic divergence among color throat morphs of males and females of *Sceloporus*  
129 *grammicus* across four contrasting habitats of central Mexico. *Sceloporus grammicus* is a  
130 polychromatic, sexually dimorphic, and generalist lizard inhabiting a wide diversity of  
131 habitats, from arid mid-elevation scrublands to wet mountain forests from the southern  
132 United States to central-south Mexico (Sites, 1982). In this species, morphs are  
133 distinguished and categorized by their throat color, with males showing four pure colors  
134 (orange, yellow, white, and blue) and females exhibiting three pure colors (orange, yellow,  
135 and white); in addition, mixed throat color combinations occur in both sexes (Bastiaans,  
136 2013; Bastiaans et al. 2013, 2014). Previously, Bastiaans (2013) identified a "blue northern  
137 clade" (composed of populations located in the Mexican states of Durango, Hidalgo, Nuevo  
138 León, Querétaro, and Estado de México) and a "southern white clade" (consisting of  
139 populations from Coahuila, Querétaro, Estado de México, Ciudad de México, and Tlaxcala)  
140 based on Bayesian ancestral reconstruction of male throat color of this species. This author  
141 also noticed that although blue and white males never co-occur in the same population,  
142 gene flow is relatively high between blue and white populations when they are in contact  
143 (Bastiaans, 2013). Additionally, not all throat color morphs (of either sex) occur in the  
144 same frequency within and among populations, which promotes interpopulation variation in

145 aggressive behavior and social dominance (Bastiaans et al. 2013, 2014). Most studies of  
146 color polymorphism in this species have focused on male color morphs (Bastiaans, 2013;  
147 Bastiaans et al. 2013; Canales-Gordillo et al. 2022; Domínguez-Godoy et al. 2022), while  
148 few have assessed the relevance of female color morphs in the evolution of color  
149 polymorphism in this species (Bastiaans, 2013; Bastiaans et al. 2014). Consequently, we  
150 consider *S. grammicus* to be well-suited to evaluate the effect of different selective forces  
151 in the morphology and coloration of morphs of both sexes in a comparative multivariate  
152 approach.

153         Specifically, we addressed five specific questions. First, is there sexual  
154 dichromatism within and among populations that use contrasting habitats? Previous studies  
155 in this species have found male-biased SSD (Hernández-Salinas et al. 2010; Ramírez-  
156 Bautista et al. 2012; Leyte-Manrique et al. 2017; Lozano et al. 2020). However, whether  
157 selective pressures have also shaped a similar pattern in color traits is unknown. Given the  
158 occurrence of color polymorphism in other populations of this species (Bastiaans et al.  
159 2013) and the widespread occurrence of SSD more generally, we predicted male-biased  
160 sexual dichromatism in all analyzed populations. Second, are males with female-like  
161 ventral coloration (FLC) morphologically and chromatically more similar to females than  
162 males with male-like ventral coloration (MLC)? Given the complexity of color  
163 polymorphism observed in this species (Baastians et al. 2013) and the presence of female-  
164 mimicking strategies in some other phrynosomatids (e.g., *U. stansburiana*: Sinervo and  
165 Lively, 1996), we predicted that some male *S. grammicus* also used its FLC and  
166 morphology as part of an alternative ecological strategy. Third, is body coloration in color  
167 throat morphs of males and females characterized by specific color(s) in each habitat?  
168 Given that most areas of the body in lizards are important in conspecific communication

169 and predator avoidance (Pérez i de Lanuza et al. 2014; Rossi et al. 2019), selective  
170 pressures may have promoted a specific suite of colors for each body region of color throat  
171 morphs. Within each habitat, we predicted that each morph would express specific colors  
172 on specific body areas.

173 Fourth, which morphological and chromatic variables are more important to color  
174 morph differentiation of each sex in different habitats? In light of existing associations  
175 between the phenotypic divergence of color morph and environmental variation (Ng et al.  
176 2013; McLean et al. 2015), we expected that all morphological traits, as well as key body  
177 color indices (hue, saturation, and brightness), would differ across color morphs in each  
178 habitat. Lastly, are there differences in the frequency of bite scars and tail loss between  
179 morphs and habitats of each sex? As these indices may be surrogates of the intensity of  
180 intraspecific interactions (Dashevsky et al. 2013; Lattanzio and Miles, 2014), we expected  
181 that the frequency of bite scars and tail loss would be greater 1) in more arid, resource-  
182 limited, open habitats than in more wet, resource-rich, closed habitats; and 2) in dominant  
183 morphs of a given sex (i.e., orange and yellow males, and yellow females) than in less  
184 dominant morphs.

## 185 **2. Materials and methods**

### 186 2.1. Study sites and data collection

187 Fieldwork was conducted in central Mexico in the states of Hidalgo and Puebla (Figure 1).  
188 We considered two main factors in selecting our study sites. First, they had to differ, at  
189 least, in vegetation type, mean environmental temperature, and total annual rainfall (Table  
190 1). In so doing, we ensured that our study sites offered different environmental conditions  
191 that might promote intraspecific variation in morphological and coloration traits of *S*.

192 *grammicus*. Second, male and female morph composition at each site needed to be similar  
193 to that of other selected sites to make reasonable comparisons. We then categorized our  
194 study sites according to their vegetation type and canopy cover openness (Figure 1), where  
195 montane cloud forest and pine-oak forest were considered closed habitats, and xeric  
196 scrubland and grassland were open habitats. All study sites encompassed a polygon area  
197 between 1.0 and 1.5 km<sup>2</sup>. We collected data, once every two months, from all study sites  
198 from March 2018-December 2019 and January-November 2021. In addition, we collected  
199 data from September-December 2020 on a monthly basis. During all sampling periods, we  
200 employed visual encounter surveys (Lovich, 2012) from 09:00-18:30 h; lizards were  
201 captured by hand, with rubber bands, or by noosing (Lovich, 2012). Fieldwork was  
202 approved under collecting permits SGPA/DGVS/06181/17, SGPA/DGVS/004007/18, and  
203 SGPA/DGVS/2970/20 issued by Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.

204         We obtained data from 497 adult lizards (see below), of which 94 were from  
205 montane cloud forest (61 females and 33 males), 99 from pine-oak forest (60 females and  
206 39 males), 98 from xeric scrubland (62 females and 36 males), and 206 from grassland (118  
207 females and 88 males). However, the number of male and female morphs differed within  
208 and among habitats (Figure 2). Male morphs included pure blue (PB), pure orange (PO),  
209 pure yellow (PY), pure white (PW), blue-orange (BO), blue-yellow (BY), yellow-orange  
210 (YO), white-orange (WO), and white-yellow (WY) (Figure 2). Female morphs included all  
211 morphs seen in males except PB, BO, and BY (Figure 2). To preclude multiple  
212 measurements of any individual, following the collection of data, each lizard was  
213 temporarily marked by application of small mark of nail polish to the dorsum at the level of  
214 the hind-limb (Plummer and Ferner, 2012), and permanently marked by toe-clipping  
215 (Tinkle, 1967). Each lizard was then released at its capture site.

## 216 2.2. Coloration and morphological analyses

217 Body coloration and morphological descriptions and comparisons were restricted to adult  
218 males and females ( $\geq 40$  mm snout–vent length [SVL]; Sites 1982). Lizards were sexed  
219 based on the presence of enlarged postcloacal scales in males (Sites, 1982). For each  
220 individual, we visually recorded the coloration of six body regions (dorsal, ventral, ventral  
221 badge, throat region, femoral region, and flank; Fig. A.1) based on a color catalogue for  
222 fieldwork (Köhler, 2012) in the context of previously described color morph variation in  
223 male and female of *S. grammicus* (Bastiaans et al. 2013, 2014); molting lizards were not  
224 measured because body colors are dulled during this process (Rossi et al. 2019). In  
225 addition, we photographed each lizard in dorsal, ventral, and lateral views using a  
226 lamplight, a white background, and a Canon PowerShot SX530-HS (resolution 4608 x  
227 3456 pixels). By doing this, we ensured that light conditions were standardized for the  
228 photographs of all individuals. Then, each photograph was digitally standardized to  
229 grayscale (García-Rosales et al. 2017), and its RGB color values were converted to the hue,  
230 saturation, and brightness (HSB) system (Calisi and Hews, 2007; Sacchi et al. 2013;  
231 Balogová and Uhrin, 2015) using Adobe Photoshop CS4 (Adobe Systems Inc., 2008). Hue  
232 (in degrees) characterizes the attribute of pure color, allowing a distinction between colors  
233 and corresponding to the dominant wavelength (Cooper and Greenberg, 1992; Calisi and  
234 Hews, 2007; Balogová and Uhrin, 2015). Saturation (%) expresses the stimulus consisting  
235 of light at the dominant wavelength (i.e., the percentage of white added to the pure color;  
236 Cooper and Greenberg, 1992; Balogová and Uhrin, 2015). Brightness (%) characterizes the  
237 relative reflectance of a color, where higher values indicate brighter colors (Cooper and  
238 Greenberg, 1992; Calisi and Hews, 2007). We made four measurements of color for each

239 color parameter (hue, saturation, and brightness) in all six body regions (Calisi and Hews  
240 2007; Sacchi et al. 2013). Color measures were always recorded in the central area of each  
241 body region to avoid bias from measuring color in a different area. Finally, we averaged  
242 these four measures to obtain a single mean color value for each lizard's body region,  
243 which was used in subsequent statistical analyses (Calisi and Hews 2007; Sacchi et al.  
244 2013).

245 To assess the relationship between coloration and morphology, we measured SVL,  
246 tail length (TL), body mass (BM), head length (HL), head width (HW), forearm length  
247 (FOL), and tibia length (TIL) following Leyte-Manrique et al. (2017). Additionally, we  
248 measured the abdominal volume (AV) through a modification of the cylinder formula  
249 originally described by Shine (1992) and Goodman et al. (2009), considering the width of  
250 the body at three different points (pectoral girdle, middle of the body, and pelvic girdle) to  
251 have a better representation of body width (Goodman et al. 2009). Then, AV was obtained  
252 with the formula:  $V = \pi r^2 h$ , where 'r' is half of the average of three cross-sectional  
253 measures; 1) width at the middle of the body (i.e. the widest region of the abdomen), 2)  
254 width of the pectoral girdle (region where the forelimbs are inserted), and 3) width of the  
255 pelvic girdle (region where the hind limbs are inserted); and 'h' is the length of the  
256 abdomen (measured from the posterior margin of the neck to the anterior margin of the  
257 cloaca). The neck was included in the length of the abdomen because, in previous  
258 dissections of female *S. grammicus*, one of us (ARB) found embryos in this region. All  
259 morphological traits were measured in the field using a digital caliper ( $\pm 0.01$  mm;  
260 Mitutoyo), except body mass which was obtained with a spring scale ( $\pm 0.02$  g; Pesola). We  
261 recorded the presence of bite scars and at least partial loss or regeneration of the tail from  
262 photographs and field observations, respectively. Lizards that lost their tails at capture were



263 not considered as partial loss unless they were regenerated.

### 264 2.3. Statistical analyses

265 Although several lizards were captured more than once (six and two in the montane cloud  
266 forest and xeric scrubland, respectively), only data from the first capture were used in  
267 analyses. For morph comparisons and classification, we only considered those groups with  
268 a sample size of at least four individuals (Figure 2). Before performing statistical tests, we  
269 followed standard procedures (Quinn and Keough, 2002; Zar, 2010) to select the best type  
270 of transformation according to the nature of the data. We standardized all morphological  
271 variables and hue parameters with the formula  $Z = \left(\frac{X - \mu}{\sigma}\right)$ , where  $X$  is each data point,  $\mu$  is  
272 the arithmetic mean, and  $\sigma$  is the standard deviation (Quinn and Keough, 2002). The  
273 standardized morphological variables (TL, BM, HL, HW, FOL, TIL, and AV) were  
274 regressed against standardized SVL, and the residuals were used in subsequent multivariate  
275 analyses as SVL-adjusted variables. On the other hand, saturation and brightness  
276 parameters were arcsine-transformed (Zar, 2010).

277 To evaluate whether there is sexual dichromatism within and among habitats, we  
278 performed a two-way multivariate nonparametric analysis of variance (PERMANOVA) on  
279 Gower distances calculated from standardized and transformed data with 9999 random  
280 permutations and a multiple nonlinear regression with habitat and sex as factors (Anderson,  
281 2001; Quinn and Keough, 2002). Furthermore, we carried out a one-way multivariate  
282 PERMANOVA (with the same characteristics of the two-way PERMANOVA) to identify  
283 differences in morphological traits and the color parameters of body regions among FLC  
284 males, females and MLC males (Anderson, 2001; Quinn and Keough, 2002). For this  
285 analysis, we formed the groups regardless of habitat type.

286 We performed a correspondence analysis to analyze whether male and female  
287 morphs are characterized by a specific color(s) in the body regions of interest (Quinn and  
288 Keough, 2002). A generalized discriminant function analysis (GDFA) was carried out to  
289 determine which morphological and color variables contribute most to discriminant  
290 functions and consequently to group separation (males and female morphs of each habitat;  
291 Quinn and Keough, 2002). Considering this, we used the correlation coefficients between  
292 the first and second discriminant functions of the GDFA and the morphological and color  
293 variables to identify which of the latter are more important to group differentiation. Finally,  
294 we used chi-square tests to evaluate whether the frequency of bite scars and tail loss  
295 differed among habitats and color morphs of both sexes (Zar, 2010). Data were presented as  
296 means  $\pm$  SE. We considered results significant at  $P \leq 0.05$ . Statistical analyses were  
297 performed in Past 4.04 (Hammer et al. 2001) and Statistica 10.0 (Statsoft, Inc, Tulsa, OK,  
298 USA).

### 299 **3. Results**

#### 300 3.1. Sexual dichromatism

301 Color parameters (hue, saturation, and brightness) of lizard body regions varied among  
302 habitats ( $F_{3, 489} = 8.81$ ,  $P \leq 0.001$ ), between sexes ( $F_{1, 489} = 104.59$ ,  $P \leq 0.001$ ), and in  
303 interaction between these factors ( $F_{3, 489} = 2.95$ ,  $P \leq 0.001$ ). Specifically, mean flank  
304 brightness (FB) differed among habitats. In contrast, dorsal brightness (DB), ventral  
305 saturation (VS), ventral brightness (VB), ventral badge hue (VBH), and femoral region  
306 brightness (FRB) varied between sexes (Table A.1). Additionally, throat brightness (TB)  
307 and ventral hue (VH) differed among habitats and sexes, though there was no interaction  
308 (Table A.1). Hence, FB was greater in lizards of montane cloud forest ( $28.22 \pm 1.43\%$ ) and  
309 pine-oak forest ( $25.68 \pm 0.89\%$ ) than in those of xeric scrubland ( $22.71 \pm 0.92\%$ ) and

310 grassland ( $21.93 \pm 0.53\%$ ;  $P \leq 0.05$  for the former two comparisons and  $P \leq 0.001$  for the  
311 latter two). Mean TB was greater in lizards of xeric scrubland ( $45.76 \pm 0.87\%$ ) and  
312 grassland ( $46.17 \pm 0.54\%$ ) than in those of montane cloud forest ( $41.95 \pm 1.38\%$ ) and pine-  
313 oak forest ( $41.85 \pm 1.06\%$ ;  $P \leq 0.01$  for all comparisons). However, lizards of pine-oak  
314 forest ( $29.51 \pm 1.07^\circ$ ) showed the lowest values of VH (montane cloud forest:  $34.69 \pm$   
315  $1.85^\circ$ ; xeric scrubland:  $33.74 \pm 0.94^\circ$ ; grassland:  $32.43 \pm 0.56^\circ$ ;  $P \leq 0.05$  for all  
316 comparisons). Concerning sex, mean DB, VH, and VBH were higher in males than in  
317 females (Fig. A.2A-C;  $P \leq 0.05$  for all comparisons), whereas VS, VB, TB, and FRB were  
318 higher in females than in males (Fig. A.2D-G;  $P \leq 0.05$  for all comparisons).

319 Ventral badge saturation (VBS), throat hue (TH), throat saturation (TS), and flank  
320 saturation (FS) varied among habitats and between sexes, and had a significant interaction  
321 (Table A.1). Mean VBS was higher in females than males in all habitats ( $P \leq 0.0001$  for all  
322 comparisons), with females of grassland showing higher values than those of montane  
323 cloud forest (Figure 3A,  $P \leq 0.05$ ). Mean TH was higher in males than females of montane  
324 cloud forest ( $P \leq 0.001$ ) and pine-oak forest ( $P \leq 0.001$ ) but similar in males and females of  
325 xeric scrubland and grassland ( $P = 0.93$  and  $P = 0.31$ , respectively; Figure 3B).

326 Additionally, TH showed sex-specific habitat patterns. On the one hand, TH was higher in  
327 females of xeric scrubland and grassland than in those of montane cloud forest and pine-  
328 oak forest ( $P \leq 0.01$  for all comparisons). Among males, those of montane cloud forest  
329 showed the highest values of TH ( $P \leq 0.001$  for all comparisons; Figure 3B). Additionally,  
330 TH was higher in males of closed habitats than in those of open habitats ( $P \leq 0.001$  for all  
331 comparisons; Figure 3B). Mean TS was higher in females than males of montane cloud  
332 forest and pine-oak forest ( $P \leq 0.001$  for all comparisons), whereas TS was higher in males  
333 than females of xeric scrubland ( $P \leq 0.01$ ; Figure 3C). Females of pine-oak forest and

334 grassland showed higher values of TS than those of xeric scrubland ( $P \leq 0.001$  for all  
335 comparisons; Figure 3C). Males of xeric scrubland and grassland showed higher values of  
336 TS than those of montane cloud forest and pine-oak forest ( $P \leq 0.001$  for all comparisons;  
337 Figure 3C). Mean FS was higher in males than females of montane cloud forest ( $P \leq 0.01$ ,  
338 Figure 3D). Females of closed habitats showed higher values of FS than those of open  
339 habitats ( $P \leq 0.01$  for all comparisons; Figure 3D). Among males, those of montane cloud  
340 forest showed the highest values of FS ( $P \leq 0.01$  for all comparisons; Figure 3D). Mean  
341 dorsal hue (DH), dorsal saturation (DS), ventral badge brightness (VBB), femoral region  
342 hue (FRH), femoral region saturation (FRS), and flank hue (FH) did not differ among  
343 habitats or between sexes (Table A.1).

### 344 3.2. Female mimicry

345 Males with FLC were evident in all habitats (Fig. A.3), with a higher percentage of  
346 occurrence in xeric scrubland and grassland than montane cloud forest and pine-oak forest  
347 (Table 2). Across all habitats, the FLC male morph with the highest incidence was the WY  
348 morph (7/-14 lizards) followed by PO (4/-14 lizards) and PY morphs (3/-14 lizards; Table  
349 2). The one-way PERMANOVA identified differences in morphological traits and color  
350 parameters of body regions among MLC males, females, and FLC males ( $F_{2,494} = 50.39$ ,  $P$   
351  $\leq 0.001$ ). Thus, FLC males differed from MLC males ( $F_{2,494} = 10.80$ ,  $P \leq 0.001$ ) and  
352 females ( $F_{2,494} = 3.50$ ,  $P \leq 0.05$ ), and the latter differed from each other ( $F_{2,494} = 94.72$ ,  $P$   
353  $\leq 0.001$ ). Males with FLC were smaller than MLC males and females in most  
354 morphological traits (SVL: Wilks lambda = 0.96,  $F_{2,470} = 8.96$ ,  $P \leq 0.001$ ; HL: Wilks  
355 lambda = 0.98,  $F_{2,470} = 4.57$ ,  $P \leq 0.01$ ; HW: Wilks lambda = 0.98,  $F_{2,470} = 3.72$ ,  $P \leq 0.01$ ;  
356 TIL: Wilks lambda = 0.96,  $F_{2,470} = 8.65$ ,  $P \leq 0.001$ g) (Table 3). In contrast, mean TL, BM,  
357 and FOL were similar among FLC males, females, and MLC males (Table A.2).

358           Regarding coloration, mean VS, VB, and VBS were higher in FLC males and  
359 females than MLC males (VS: Wilks lambda = 0.96,  $F_{2, 470} = 8.81$ ,  $P = 0.0002$ ; VB: Wilks  
360 lambda = 0.98,  $F_{2, 470} = 3.80$ ,  $P \leq 0.05$ ; VBS: Wilks lambda = 0.43,  $F_{2, 470} = 315.76$ ,  $P \leq$   
361 0.001) (Table 3). Conversely, mean VBH and TH were higher in MLC males than FLC  
362 males and females (VBH: Wilks lambda = 0.91,  $F_{2, 470} = 24.02$ ,  $P \leq 0.001$ ; TH: Wilks  
363 lambda = 0.97,  $F_{2, 470} = 7.03$ ,  $P \leq 0.001$ ) (Table 3). All other color parameters were similar  
364 among these groups (Table A.2).

### 365 3.3. Variation in coloration and morphology of male color morphs

366 Male morphs varied in color at all analyzed body regions (Dorsal: Total inertia = 2.78, df =  
367 396,  $X^2 = 514.65$ ,  $P \leq 0.001$ ; ventral: Total inertia = 2.37, df = 242,  $X^2 = 439.32$ ,  $P \leq 0.001$ ;  
368 ventral badge: Total inertia = 1.75, df = 264,  $X^2 = 324.59$ ,  $P \leq 0.01$ ; flank: Total inertia =  
369 2.87, df = 451,  $X^2 = 530.58$ ,  $P \leq 0.01$ ; femoral region: Total inertia: 3.01, df = 407,  $X^2 =$   
370 556.81,  $P \leq 0.001$ ). The dorsum varied considerably across morphs, from greenish (BO  
371 males of montane cloud forest), to brownish (PO of grassland, PY and WY of xeric  
372 scrubland), to grayish (YO of xeric scrubland, PY and WY of grassland; Fig. A.4A, Table  
373 A.3). Alternatively, BO males from pine-oak forest could be either brownish or greenish  
374 (Fig. A.4A, Table A.3). The ventral region showed two major patterns, one of pale pinks  
375 and yellows (PY, WY, and YO from both xeric scrubland and grassland), and another of  
376 black and orange colors (BO from both montane cloud forest and pine-oak forest, PO of  
377 grassland; Fig. A.4B, Table A.3). The coloration of ventral badges showed less variation,  
378 with most morphs showing light blue (PO and WY of grassland, PY of both xeric scrubland  
379 and grassland, YO of xeric scrubland, BO of montane cloud forest. Three other morphs  
380 expressed turquoise (YO of grassland, BO and BY of pine-oak forest) but only one showed  
381 dark blue (WY of xeric scrubland; Fig. A.4C, Table A.3).

382 The flank exhibited two distinctive patterns, one consisting of orange, gray, and  
383 brown (BO of both montane cloud forest and pine-oak forest and YO of grassland) and  
384 another of brownish and light orange (PO of grassland and WY of both xeric scrubland and  
385 grassland; Fig. A.4D, Table A.3). The femoral region of morphs varied between darker  
386 colors (i.e., orange and brown; BO of both pine-oak forest and montane cloud forest, as  
387 well as PO of grassland) and pale colors (i.e., white and yellow; PY of both grassland and  
388 xeric scrubland, as well as WY of grassland; Fig. A.4E, Table A.3).

389 The GDEFA of the color variables and morphological traits discriminated among  
390 male morphs of the analyzed habitats (Wilks lambda = 0.21,  $F_{18, 425} = 17.72$ ,  $P \leq 0.001$ ;  
391 Figure 4A). The first two discriminant functions accumulated 89.09% of the total variation  
392 (Table 4). The first discriminant function was strongly and negatively correlated with TH,  
393 TS, and TB but positively correlated with SVL (Table 4), clearly separating the morphs of  
394 montane cloud forest and pine-oak forest from those of xeric scrubland and grassland  
395 (Figure 4A). The second discriminant function was strongly and negatively correlated with  
396 FH, FRB, and FRS (Table 4); showing that some morphs (PB, BO, and BY from pine-oak  
397 forest, as well as PY from both xeric scrubland and grassland, and PO from grassland) had  
398 more saturated and brighter femoral regions and flanks with greater hue than other morphs  
399 (BO of montane cloud forest, as well as WY of both xeric scrubland and grassland, and PW  
400 and YO of grassland; Figure 4A). Overall, 82.16% of cases was correctly classified (BO:  
401 96%, PB: 75%, BY: 100%, PY: 70%, YO: 74%, WY: 82%, PW: 50%, PO: 71%).

#### 402 3.4. Variation in coloration and morphology of female color morphs

403 Female morphs differed in coloration at all body regions analyzed (Dorsal: Total inertia =  
404 2.47,  $df = 559$ ,  $X^2 = 724.02$ ,  $P \leq 0.001$ ; ventral: Total inertia = 1.83,  $df = 338$ ,  $X^2 = 536.14$ ,  
405  $P \leq 0.001$ ; ventral badge: Total inertia = 2.01,  $df = 416$ ,  $X^2 = 533.57$ ,  $P \leq 0.001$ ; flank:

406 Total inertia = 1.91,  $df = 455$ ,  $X^2 = 559.18$ ,  $P \leq 0.001$ ; femoral region: Total inertia: 2.11,  $df$   
407 = 390,  $X^2 = 617.14$ ,  $P \leq 0.001$ ). The dorsal region of female morphs ranged from brown  
408 (PO and WO of pine-oak forest, PY, WY, and YO of grassland, and PW of xeric scrubland)  
409 to dark brown (PY and WY of xeric scrubland, and PW of grassland) and grayish (PW of  
410 montane cloud forest; Fig. A.5A, Table A.4). Alternatively, PO females from montane  
411 cloud forest were either gray or green (Fig. A.5A, Table A.4). The ventral region was also  
412 quite variable with different groups expressing orange (PO of both montane cloud forest  
413 and pine-oak forest, PW and WO of montane cloud forest), white (PW of both xeric  
414 scrubland and grassland, and WY of grassland), yellow (PY of both xeric scrubland and  
415 grassland, and YO of grassland), and pink (WO of pine-oak forest; Fig. A.5B, Table A.4);  
416 in addition, WY females from xeric scrubland expressed either white or yellow (Fig. A.5B,  
417 Table A.4). Most ventral badges of female morphs occurred in three categories of color  
418 including orange (PO and PW of montane cloud forest, as well as PO, WO and YO of pine-  
419 oak forest), pale flesh (WO of montane cloud forest), and yellow (PW of both xeric  
420 scrubland and grassland, PY of both pine-oak forest and grassland, and WY of grassland;  
421 Fig. A.5C, Table A.4). In addition, PY and WY females of xeric scrubland expressed either  
422 yellow or orange (Fig. A.5C, Table A.4).

423         The coloration of the flank and femoral region showed less variation than other  
424 body regions. The flank of most morphs was brown (PO of both montane cloud forest and  
425 pine-oak forest, WY of both xeric scrubland and grassland, YO of grassland, WO of pine-  
426 oak forest, and PY of xeric scrubland), but two were gray (WO and PW of montane cloud  
427 forest and grassland, respectively; Fig. A.5D, Table A.4). In addition, PY females of  
428 grassland expressed either brown or dark brown (Fig. A.5D, Table A.4). Most morphs  
429 showed a femoral region that was mainly white (WY of both xeric scrubland and grassland,

430 and PY of xeric scrubland) and a few were exclusively pink (PO and WO of montane cloud  
431 forest; Fig. A.5E, Table A.4). In addition, one morph exhibited an orange color (PO of  
432 pine-oak forest) and another was light yellow (PY of grassland; Fig. A.5E, Table A.4).

433 The GDFA on color parameters and morphological traits discriminated among  
434 female morphs of the analyzed habitats (Wilks lambda = 0.34,  $F_{15, 715} = 22.56$ ,  $P \leq 0.001$ ;  
435 Figure 4B). The first two discriminant functions accumulated 93.01% of the total variation  
436 (Table 4). The first discriminant function was strongly and positively correlated with TH,  
437 VBH, FS, and FB (Table 4), markedly separating the female color morphs of montane  
438 cloud forest and pine-oak forest from those of xeric scrubland and grassland (Figure 4B).  
439 The second discriminant function was strongly and negatively correlated with TS and VBS  
440 (Table 4), showing that some color morphs had more saturated throats and ventral badges  
441 (PW and WO from montane cloud forest; WO and YO from pine-oak forest; as well as WY  
442 and PW of both xeric scrubland and grassland) than other morphs (PO of both montane  
443 cloud forest and pine-oak forest; PY from pine-oak forest, xeric scrubland and grassland;  
444 YO from grassland; Figure 4B). Overall, 73.04% of the cases were correctly classified  
445 (PW: 40%, WO: 77%, PO: 85%, PY: 56%, YO: 47%, WY: 86%).

### 446 3.5. Frequency of bite scars and caudal autotomy

447 In males, the frequency of bite scars and tail loss did not differ among habitats and color  
448 morphs (Bite scars:  $X^2 = 10.98$ ,  $df = 11$ ,  $P = 0.45$ ; tail loss:  $X^2 = 13.48$ ,  $df = 11$ ,  $P = 0.26$ ).  
449 Similarly, the frequency of bite scars and tail loss did not vary among habitats and female  
450 color morphs (Bite scars:  $X^2 = 15.03$ ,  $df = 13$ ,  $P = 0.31$ ; tail loss:  $X^2 = 10.62$ ,  $df = 13$ ,  $P =$   
451 0.64).

## 452 4. Discussion

### 453 4.1. Sexual dichromatism



454 Our results confirmed that sexual dichromatism is evident within and among populations of  
455 *S. grammicus* that used contrasting habitats. However, contrary to the expected male-biased  
456 dichromatism in all body regions, some color parameters were male-biased (DB, VH, VBH,  
457 and FS) while others were female-biased (VBS, VS, VB, TB, and FRB). Additionally,  
458 others, such as TH and TS, showed sex-specific habitat patterns, which might reflect how  
459 spatial variation in natural selection and sexual selection have simultaneously modulated  
460 specific trait expression for each sex depending on habitat type (Ng et al. 2013; McLean  
461 and Stuart-Fox, 2014; McLean et al. 2015). Nevertheless, unraveling the degree of  
462 influence of each selective force can be challenging because lizard color traits represent a  
463 balance among competing functions, including social communication, thermoregulation,  
464 predator avoidance, and reproductive status (Cooper and Greenberg, 1992; Calisi and  
465 Hews, 2007; Smith et al. 2016). For example, the dark dorsal coloration of lizards enhances  
466 heating rates in both sexes (Smith et al. 2016; González-Morales et al. 2021) but can also  
467 serve to facilitate crypsis in females and signals dominance in males (Cooper and  
468 Greenberg, 1992). Color ornamentation in each sex may also be an outcome of mate choice  
469 because it can provide information to females and males about the phenotypic and  
470 genotypic quality of mates that could be passed to future offspring (Maan et al. 2006; Weiss  
471 2006, Weiss et al. 2009; Pérez i de Lanuza et al. 2014). Thus, the opposite patterns of  
472 sexual dichromatism found in this study might be explained by an interplay among  
473 thermoregulation, social dominance, and mate choice.

474 Another important array of intrinsic factors that were not explored in this study but  
475 which could be influencing the observed patterns include the polygenic nature of analyzed  
476 traits and degree of genetic expression. Studies of several color polymorphic species of  
477 lizards (e.g., *Chlamydosaurus kingii*: McLean et al. 2019; *Ctenophorus decresii*: McLean et

478 al. 2017) and fishes (e.g., *Betta splendens*: Kwon et al. 2022; *Haplochromis nyererei*: Maan  
479 et al. 2006) suggest that phenotypic traits are under separate genetic control (i.e. specific  
480 genes are involved in the phenotypic expression of some chromatic and morphological  
481 traits, but not other traits). Additionally, the presence and expression of specific genes show  
482 interindividual variation (McLean et al. 2019; Kwon et al. 2022), which biases mate choice  
483 through its effect on visual systems (Maan et al. 2006). If this kind of genetic regulation is  
484 widespread across vertebrate taxa, we could expect that, in *Sceloporus* lizards, genes  
485 encoding for chromatic traits of different body regions also have alternative phenotypic  
486 expressions and different evolutionary trajectories, leading to a myriad of potential  
487 phenotypic outcomes. Hence, our results represent a starting point from which future  
488 studies could shed light on the genetic structure behind differences in color expression  
489 across habitats and sexes of this species.

#### 490 4.2. Female mimicry

491 We found that FLC males of *S. grammicus* are morphologically smaller but chromatically  
492 similar to females and that both females and FLC males differed from MLC males in these  
493 traits. Overall, FLC males express the color traits of at least some females in a given  
494 population almost perfectly and are easily distinguished from a typical male with blue  
495 ventral coloration, both by human observers and formal color analysis. Such patterns  
496 suggest that these males of *S. grammicus* might exhibit an apparent female mimicry  
497 mechanism, which in other lizard species consists of expression of deceptive visual signals  
498 (e.g. imitation of female coloration) coupled with a satellite-sneaking strategy to reduce  
499 directed aggression from other males and ensure access to females that reside on the  
500 territory of a more dominant and aggressive male (López et al. 2003; Whiting et al. 2009;

501 Corl et al. 2010). This mechanism and its associated strategy are more efficient when the  
502 interaction with typical MLC males (blue ventral coloration) occurs at a distance, because  
503 FLC males cannot be easily distinguished from females using visual signals but in close  
504 interactions, their gender might be correctly determined using chemical signals (López et  
505 al. 2003; Whiting et al. 2009). Overall, this appears to be the first report of an apparent  
506 female mimicry mechanism in *S. grammicus*, and which suggests the possible existence of  
507 a satellite-sneaking strategy in at least some populations. However, future studies are  
508 needed to determine if FLC males are also mimicking the behavior and chemical profile of  
509 females.

#### 510 4.3. Variation in coloration and morphology of male and female morphs

511 Analysis of body coloration in males revealed significant intermorph variation,  
512 depending on the specific body region. We found that all parameters of throat color (hue,  
513 saturation, and brightness) and body size (SVL) were the most relevant traits to separate  
514 male color morphs of closed habitats from those of open habitats. However, two color  
515 parameters of the femoral region (brightness and saturation) and one of the flank (hue)  
516 differentiated color morphs within and among habitats. This consistent classification of  
517 male color morphs based on habitat type agrees to some extent with the previous  
518 identification of Bastiaans (2013) about a “blue northern clade” and a “southern white  
519 clade” in males of *S. grammicus*, and even with other lizard species in which there are  
520 morph-climatic associations (e.g., *Anolis distichus*: Ng et al. 2013; *C. decresii*: McLean et  
521 al. 2015; *P. muralis*: Pérez i de Lanuza et al. 2018; *U. ornatus*: Lattanzio, 2022).  
522 Nonetheless, these associations or affinities could limit the capacity of color morphs to  
523 exploit specific environments, which subsequently might influence their reproductive

524 success and, in the long term, persistence within a given population.

525         Whiting et al. (2006) found that hue, saturation, and brightness of lizard throats  
526 consistently predicted the type of alternative ecological strategy used. Specifically, males  
527 with low fighting ability are small and have throats with higher values of hue and  
528 brightness, compared with those with high fighting ability that are larger and have throats  
529 with lower values of hue and brightness (Whiting et al. 2006). In this context, our results  
530 from the GDFFA could also reflect the presence of two consistent groups of color morphs of  
531 *S. grammicus*. One group consisted of small males that had throats with higher values of  
532 color parameters and perhaps low fighting ability (color morphs of closed habitats), and  
533 another comprised of large males that had throats with lower values of color parameters and  
534 conceivably higher fighting ability (color morphs of open habitats). This makes sense when  
535 considering that open habitats are generally more arid and resource-limited environments,  
536 such that more aggressive and bold color morphs might be at a competitive advantage over  
537 less aggressive and shy color morphs (Lattanzio and Miles, 2014; McLean et al. 2015;  
538 Stuart-Fox et al. 2021; Lattanzio, 2022). Future studies that evaluate the degree of intra-  
539 and interspecific interactions through behavioral observations of each color morph in the  
540 analyzed habitats would help to support or reject these assumptions.

541         Similarly, we confirmed that body regions of female color morphs are characterized  
542 by specific colors in each habitat. In contrast to males, however, flank saturation and  
543 brightness, and throat and ventral badge hue were the most important color parameters in  
544 separating female color morphs of closed habitats from those of open habitats. In addition,  
545 throat and ventral badge saturation consistently differentiated color morphs within and  
546 among habitats. Thus, our results show that female color morphs of *S. grammicus* can also  
547 be classified based on habitat type, but based on different color parameters than those

548 important in classifying male color morphs of the same habitat. In agreement with previous  
549 studies (Sinervo et al. 2000; Vercken et al. 2007, 2010), this highlights the relevance of  
550 considering female color morphs in the maintenance and evolution of color polymorphism  
551 of this and other lizard species.

552         Previous studies of *Sceloporus* species have found that female body color predicts  
553 some aspects of life history, reproduction, and immunocompetence (Weiss, 2006; Calisi  
554 and Hews, 2007; Calisi et al. 2008; Weiss et al. 2009). In *S. virgatus*, females with more  
555 saturated throats and a larger throat badge area are morphologically larger, in better body  
556 condition, have fewer parasites, and produce larger eggs than those having less saturated  
557 throats with a smaller throat badge area (Weiss, 2006; Weiss et al. 2009). In contrast, the  
558 red throat of females of *S. pyrocephalus* signals their gravidity and high testosterone levels,  
559 which in turn increases their movement rate and parasite load (Calisi and Hews, 2007;  
560 Calisi et al. 2008). It is also worth noting that female *Sceloporus* can respond aggressively  
561 to conspecific females or males by extending their throat and flattening their ventral area  
562 laterally and show active behavioral defense of their territories (Calisi and Hews, 2007;  
563 Beal et al. 2014). In this light, as with males, our GDFA results may be revealing two  
564 groups of *S. grammicus* females: one with throats with higher values of hue and potentially  
565 low fighting ability (color morphs of open habitats) and another with throats of lower  
566 values of hue and possibly higher fighting ability (color morphs of closed habitats). In  
567 addition, within both habitats and color morphs, some females with more saturated throats  
568 conceivably have less movement, produce larger offspring, and have fewer parasite loads  
569 compared with females with less saturated throats (Weiss, 2006; Weiss et al. 2009). These  
570 assumptions represent a starting point to evaluate the role of females in color polymorphic  
571 systems in which they adopt alternative ecological strategies through a continuum.

#### 572 4.4. Frequency of bite scars and caudal autotomy

573 We found that the frequency of bite scars and caudal autotomy did not differ across habitats  
574 and color morphs of both sexes. Previous studies have considered these injuries to reflect  
575 the intensity of intraspecific interactions (Dashevsky et al. 2013; Lattanzio and Miles,  
576 2014); however, it is worth noting that such interactions usually start with visually-based  
577 advertisement displays (passive aggression) before scaling to physical contact (Calisi and  
578 Hews, 2007). Therefore, a more comprehensive approach to assessing the effect of  
579 intraspecific interactions in color polymorphic lizard species may be to evaluate the  
580 frequencies of advertisement displays (in intraspecific interactions), bite scars, and tail loss  
581 together. Additionally, future studies might determine whether caudal autotomy occurred  
582 during intraspecific interactions or predation attempts.

#### 583 5. Conclusions

584 Through a comparative multivariate approach, we have found new and interesting patterns  
585 in the color polymorphic lizard *S. grammicus*. First, we found that sexual dichromatism can  
586 vary in directionality (i.e. male-biased or female-biased) within and among populations.  
587 Even though the diversity of patterns of sexual dichromatism could be explained by an  
588 interaction among competing functions, it is important to consider the genetic architecture  
589 underlying them. A second important result is the first documented evidence of an apparent  
590 female mimicry in this species, in which some male color morphs chromatically mimic  
591 females; notably, such female mimics were found in all analyzed populations, suggesting  
592 that this phenomenon may be widespread in this species. Another important finding is that  
593 visual classification of coloration and spatial chromatic analyses yielded similar results,  
594 demonstrating that color throat morphs of males and females of *S. grammicus* can be

595 classified based on habitat type. This confirms a previous identification of morph-climatic  
596 associations, which are relevant in the face of a myriad of current environmental events  
597 (e.g., climate change and global warming) and future evolutionary processes (e.g.,  
598 speciation and geographic distribution of newly formed species). In sum, this study  
599 improves our knowledge of polymorphic vertebrate species and represents a baseline for  
600 future research in genetics, behavioral ecology, and biogeography.

### 601 **Funding**

602 This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public,  
603 commercial, or not-for-profit sectors.

### 604 **Acknowledgements**

605 We thank Barry P. Stephenson, H. A. Pérez-Mendoza and N. P. Pavón for providing  
606 helpful comments on an earlier draft of this manuscript, as well as all authorities and land-  
607 owners in the study sites that provided permission and accommodation during fieldwork.  
608 We are grateful for the valuable assistance of I. Magno-Benítez, R. Cruz-Elizalde, I. Reaño-  
609 Hernández, C. Berriozabal-Islas, I. Moreno-Lara, J. Hernández, J. D. Lara-Tufiño, B. Lara-  
610 Pérez, L. Torres-Hernández, A. Aranda, A. Martín, M. Ramírez, S. Aldape, J. O. Díaz-  
611 Marín, M. E. Marín-De Gante, R. Luría-Manzano, F. Torres-Ángeles, R. Hernández-  
612 Austria, and I. Herrera-Tellez during fieldwork. This study is part of the PhD research of  
613 the senior author (CADM) in the program Biodiversidad y Conservación at Universidad  
614 Autónoma del Estado de Hidalgo, Mexico. A scholarship was granted to CADM (Number  
615 771295) by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

### 616 **References**

617 Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance.  
618 *Austral Ecol.* 26, 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>.

619 Balogová, M., Uhrin, M., 2015. Sex-biased dorsal spotted patterns in the fire salamander  
620 (*Salamandra salamandra*). *Salamandra* 51, 12-18.

621 Bastiaans, E., 2013. Variation in reproductive behavior and sexual signals within and  
622 among populations of an incipiently speciating lizard. University of California, Santa Cruz,  
623 Ph.D. dissertation.

624 Bastiaans, E., Bastiaans, M.J., Morinaga, G., Castañeda-Gaytán, J.G., Marshall, J.C., Bane,  
625 B., Méndez-De La Cruz, F., Sinervo, B., 2014. Female preference for sympatric vs.  
626 allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species  
627 complex. *PLoS ONE* 9, e93197. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093197>.

628 Bastiaans, E., Morinaga, G., Castañeda-Gaytán, J.G., Marshall, J.C., Sinervo, B., 2013.  
629 Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard.  
630 *Behav. Ecol.* 24, 968-981. <https://doi.org/10.1093/beheco/art010>.

631 Beal, M.S., Lattanzio, M.S., Miles, D.B., 2014. Differences in thermal physiology of adult  
632 Yarrow's spiny lizard (*Sceloporus jarrovi*) in relation of sex and body size. *Ecol. Evol.* 4,  
633 4220-4229. <https://doi.org/10.1002/ece3.1297>.

634 Bustos-Zagal, M.G, Castro-Franco, R., Manjarrez, J., Fajardo-Guadarrama, V., 2014.  
635 Variación morfológica asociada a los patrones de color de la garganta, en las lagartijas  
636 *Sceloporus horridus horridus* (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zool. Mex.* 30, 357-268.

637 Calisi, R.M., Hews, D.K., 2007. Steroid correlates of multiple color traits in the spiny  
638 lizard, *Sceloporus pyrocephalus*. *J. Comp. Physiol. B.* 177, 641-654.  
639 <https://doi.org/10.1007/s00360-007-0162-7>.

640 Calisi, R.M., Malone, J.H., Hews, D.K., 2008. Female secondary coloration in the Mexican  
641 boulder spiny lizard is associated with nematode load. *J. Zool.* 276, 358-367.  
642 <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00499.x>.



643 Canales-Gordillo, B., Pérez-Mendoza, H.A., Domínguez-Godoy, M.A., Argaez, V., Solano-  
644 Zavaleta, I., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Zúñiga-Vega, J.J., 2022. Morphotypic variation  
645 in throat coloration: a continuous or a discrete trait? A survival analysis on a polymorphic  
646 lizard. *Ichthyol. Herpetol.* 110, 388-397. <https://doi.org/10.1643/h2020158>.

647 Chen, I.P., Stuart-Fox, D., Hugall, A.F., Symonds, M.R.E., 2012. Sexual selection and the  
648 evolution of complex color patterns in dragon lizards. *Evolution* 66, 3605-3614.  
649 <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01698.x>.

650 Chunco, A.J., McKinnon, J.S., Servedio, M.R., 2007. Microhabitat variation and sexual  
651 selection can maintain color polymorphisms. *Evolution* 61, 2504-2515.  
652 <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00213.x>.

653 CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). 2010. Información climatológica del Servicio  
654 Meteorológico Nacional. Available at  
655 [https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-](https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica)  
656 [estadistica-climatologica](https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica). Accessed August 04, 2021.

657 Cooper Jr., W.E., Burns, N., 1987. Social significance of ventrolateral coloration in the  
658 fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Anim. Behav.* 35, 526-532.  
659 [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80277-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80277-4).

660 Cooper Jr., W.E., Greenberg, N., 1992. Reptilian colouration and behaviour, In: Crews, D.,  
661 Gans, C. (Eds.), *Biology of the Reptilian: Hormones, brain, and behaviour*, Academic  
662 Press: New York, pp. 298-422.

663 Corl, A., Davis, A.R., Kuchta, S.R., Sinervo, B., 2010. Selective loss of polymorphic  
664 mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation. *Proc.*  
665 *Natl. Acad. Sci.*, 107: 4254-4259. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909480107>.

666 Dashevsky, D., Meik, J.M., Mociño-Deloya, E., Setser, K., Schaack, S., 2013. Patterns of

667 sexual dimorphism in Mexican alligator lizards, *Barisia imbricata*. Ecol. Evol. 3, 255-261.  
668 <https://doi.org/10.1002/ece3.455>.

669 Domínguez-Godoy, M.A., Hudson, R., Montoya, B., Bastiaans, E., Díaz de la Vega-Pérez,  
670 A.H., 2022. Too cool to fight: Is ambient temperature associated with male aggressive  
671 behavior in the mesquite lizard? J. Zool. 4, 1-11. <https://doi.org/10.1111/jzo.12979>.

672 Fernández, J.B., Bastiaans, E., Medina, M., Méndez-De la Cruz, F.R., Sinervo, B.R.,  
673 Ibargüengoytía, N.R., 2018. Behavioral and physiological polymorphism in males of the  
674 austral lizard *Liolaemus sarmientoi*. J. Comp. Physiol. A. 204, 219-230.  
675 <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1233-1>.

676 Galeotti, P., Sacchi, R., Pellitteri-Rosa, D., Bellati, A., Cocca, W., Gentili, A., Scali, S.,  
677 Fasola, M., 2013. Colour polymorphism and alternative breeding strategies: effects of  
678 parent's colour morph on fitness traits in the common wall lizard. Evol. Biol. 40, 385-294.  
679 <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9222-3>.

680 García-Rosales, A., Ramírez-Bautista, A., Octavio-Aguilar, P., Armella-Villalpando, M.,  
681 2021. Aggressive sexual behaviour and spatial distribution of the polymorphic lizard  
682 *Sceloporus minor* (Squamata: Phrynosomatidae) from Central Mexico. Salamandra 57,  
683 151-161.

684 García-Rosales, A., Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B.P., Meza-Lázaro, R.N., Nieto-  
685 Montes de Oca A., 2017. Comparative morphology and genetics of two populations of  
686 spiny lizards (genus *Sceloporus*) from central Mexico. Zool. Anz. 267, 21-30.  
687 <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.01.002>.

688 Goodlett, C., Stephenson, B.P., 2019. Body color and morphological correlates of fitness in  
689 Eastern fence lizards (*Sceloporus undulatus*): A spectrophotometric approach.  
690 Herpetologica 75, 69-78. <https://doi.org/10.1655/0018-0831-75.1.69>.

691 Goodman, B.A, Hudson, S.C., Isaac, J.L., Schwarzkopf, L., 2009. The evolution of body  
692 shape in response to habitat: is reproductive output reduced in flat lizards? *Evolution* 63,  
693 1279-1291. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00621.x>.

694 González-Morales, J.C., Rivera-Rea, J., Moreno-Rueda, G., Bastiaans, E., Díaz-Albiter, H.,  
695 Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Bautista, A., Fajardo, V., 2021. To be small and dark is  
696 advantageous for gaining heat in mezquite lizards, *Sceloporus grammicus* (Squamata:  
697 Phrynosomatidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 132, 93-103.  
698 <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa176>.

699 Gray, S.M., McKinnon, J.S., 2007. Linking color polymorphism maintenance and  
700 speciation. *Trends Ecol. Evol.* 22, 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.005>.

701 Hammer, Ø., Harper, D., Ryan, P., 2001. PAST: Paleontological statistics software package  
702 for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4, 1-9.

703 Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A., Smith, G.R., 2010.  
704 Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus*  
705 (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica* 66, 12-22.  
706 <https://doi.org/10.1655/08-053.1>.

707 Hopkins, K.P., Tolley, K.A., 2011. Morphological variation in the cape dwarf chameleon  
708 (*Bradypodion pumilum*) as a consequence of spatially explicit habitat structure differences.  
709 *Biol. J. Linn. Soc.* 102, 878-888. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01618.x>.

710 Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadic, Z., Van Damme, R., 2007. Morphology,  
711 performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis*  
712 *melisellensis*. *Integr. Comp. Biol.* 47, 211-220. <https://doi.org/10.1093/icb/icm043>.

713 Köhler, G., 2012. Color catalogue for field biologists. Offenbach: Herpeton.

714 Kwon, Y.M., Vranken, N., Hoge, C., Lichak, M.R., Norovich, A.L., Francis, K.X.,

715 Camacho-García, J., Bista, I., Wood, J., McCarthy, S., Chow, W., Tan, H.H., Howe, K.,  
716 Bandara, S., von Lintig, J., Rüber, L., Durbin, R., Svardal, H., Bendesky, A., 2022.  
717 Genomic consequences of domestication of the Siamese fighting fish. *Science Advances*, 8:  
718 eabm4950. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm4950>.

719 Lattanzio, M.S., 2022. Climate mediates color morph turnover in a species exhibiting  
720 alternative reproductive strategies. *Sci. Rep.* 12, 1-13. [https://doi.org/10.1038/s41598-022-](https://doi.org/10.1038/s41598-022-12300-7)  
721 [12300-7](https://doi.org/10.1038/s41598-022-12300-7).

722 Lattanzio, M.S., Miles, D.B., 2014. Ecological divergence among colour morphs mediated  
723 by changes in spatial network structure associated with disturbance. *J. Anim. Ecol.* 83,  
724 1490-1500. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12252>.

725 Langkilde, T., Boronow, K.E., 2012. Hot boys are blue: temperature-dependent color  
726 change in male Eastern fence lizards. *J. Herpetol.* 46, 461-465. [https://doi.org/10.1670/11-](https://doi.org/10.1670/11-292)  
727 [292](https://doi.org/10.1670/11-292).

728 Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Mata-Silva, V.,  
729 Marshall, J.C., 2017. Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata:  
730 Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Integr. Zool.* 12, 198-210.  
731 <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12239>.

732 Lovich, R.E., 2012. Techniques for reptiles in difficult-to-sample habitats, In: McDiarmid,  
733 R.W., Foster, M.S., Guyer, C., Gibbons, J.W., Chernoff, N. (Eds.), *Reptile biodiversity:*  
734 *standard methods for inventory and monitoring.* University of California, pp. 167-196.

735 López, P., Martín, J., Cuadrado, M., 2003. Chemosensory cues allow male lizards  
736 *Psammodromus algirus* to override visual concealment of sexual identity by satellite males.  
737 *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54, 218-224. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0623-2>.

738 Lozano, A., Ramírez-Bautista, A., Cruz-Elizalde, R., 2020. Intraspecific variation in a

739 lizard from the Central Mexican Plateau: intersexual differences in size and shape explored.  
740 Biol. J. Linn. Soc. 3, 656-666. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa069>.

741 Maan, M.E., Hofker, K.D., van Alphen, J.J., Seehausen, O., 2006. Sensory drive in cichlid  
742 speciation. Am. Nat. 167, 947-954. <https://doi.org/10.1086/503532>.

743 Marchetti, K., 1993. Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in  
744 species divergence. Nature 362, 149-152. <https://doi.org/10.1038/362149a0>.

745 Measey, G.J., Hopkins, K., Tolley, K.A., 2009. Morphology, ornaments and performance  
746 in two chameleon ecomorphs: in the casque bigger than the bite? Zoology 112, 217-226.  
747 <https://doi.org/10.1016/j.zool.2008.09.005>.

748 McKinnon, J.S., Pierotti, M.E.R., 2010. Colour polymorphism and correlated characters:  
749 genetic mechanisms and evolution. Mol. Ecol. 19, 5101-5125.  
750 <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04846.x>.

751 McLean, C.A., Lutz, A., Rankin, K.J., Elliott, A., Moussalli, A., Stuart-Fox, D., 2019. Red  
752 carotenoids and associated gene expression explain colour variation in frillneck lizards.  
753 Proc. Natl. Acad. Sci. 286, 20191172. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1172>.

754 McLean, C.A., Lutz, A., Rankin, K.J., Stuart-Fox, D., Moussalli, A., 2017. Revealing the  
755 biochemical and genetic basis of color variation in a polymorphic lizard. Mol. Biol. Evol.  
756 34, 1924-1935. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx136>.

757 McLean, C.A., Stuart-Fox, D., 2014. Geographic variation in animal colour polymorphisms  
758 and its role in speciation. Biol. Rev. 89: 860-973. <https://doi.org/10.1111/brv.12083>.

759 McLean, C.A., Stuart-Fox, D., Moussalli, A., 2015. Environment, but not genetic  
760 divergence, influences geographic variation in colour morph frequencies in a lizard. BMC  
761 Evol. Biol. 15, 1-10. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0442-x>.

762 McNaught, M.K., Owens, I.P.F., 2002. Interspecific variation in plumage colour among

763 birds: species recognition or light environment? *J. Evol. Biol.* 15, 505-514.  
764 <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00431.x>.

765 Ng, J., Landeen, E.L., Logsdon, R.M., Glor, R.E., 2013. Correlation between *Anolis* lizard  
766 dewlap phenotype and environmental variation indicates adaptive divergence of a signal  
767 important to sexual selection and species recognition. *Evolution* 67, 573-582.  
768 <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01795.x>.

769 Pérez i de Lanuza, G.P., Carazo, P., Font, E., 2014. Colours of quality: structural (but not  
770 pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Anim. Behav.* 90,  
771 73-81. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.017>.

772 Pérez i de Lanuza, G., Sillero, N., Carretero, M.A., 2018. Climate suggest environment-  
773 dependent selection on lizard colour morphs. *J. Biogeogr.* 45, 2791-2802.  
774 <https://doi.org/10.1111/jbi.13455>.

775 Quinn, G., Keough, M., 2002. Experimental design and data analysis for biologists.  
776 Cambridge University Press, New York.

777 Plummer, M.V., Ferner, J.W., 2012. Marking reptiles, In: McDiarmid, R.W., Foster, M.S.,  
778 Guyer, C., Gibbons, J.W., Chernoff, N. (Eds.), *Reptile biodiversity: standard methods for*  
779 *inventory and monitoring*. University of California, pp. 143-150.

780 Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B.P., Lozano, A., Uribe-Rodríguez, H., Leyte-Manrique,  
781 A., 2012. Atypical reproductive cycles in a population of *Sceloporus grammicus*  
782 (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Ecol. Evol.* 2, 1903-1913.  
783 <https://doi.org/10.1002/ece3.310>.

784 Rossi, N., Benitez-Vieyra, S., Cocucci, A., Chiaraviglio, M., Cardozo, G., 2019. Sexual  
785 dichromatism and color diversity in the spiny lava lizard *Tropidurus spinulosus* using a  
786 lizard visual modelling. *Sci. Rep.* 9, 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50712-0>.

787 Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México, Primera edición digital. Comisión Nacional  
788 para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Limusa, Ciudad de México, México.

789 Sacchi, R., Pellitteri-Rosa, D., Bellati, A., Di Paoli, A., Ghitti, M., Scali, S., Galeotti, P.,  
790 Fasola, M., 2013. Colour variation in the polymorphic common wall lizard (*Podarcis*  
791 *muralis*): an analysis using the RGB colour system. Zool. Anz. 252, 431-439.  
792 <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2013.03.001>.

793 Shine, R., 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive  
794 investment constrained or optimized? Evolution 46, 828-833.  
795 <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb02088.x>.

796 Sinervo, B., Lively, C.M., 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of  
797 alternative male strategies. Nature 380, 240-243. <https://doi.org/10.1038/380240a0>.

798 Sinervo, B., Svensson, E., Comendant, T., 2000. Density cycles and an offspring quantity  
799 and quality game driven by natural selection. Nature 406, 985-988.  
800 <https://doi.org/10.1038/35023149>.

801 Sites Jr., J.W., 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of  
802 *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. Copeia 4,  
803 920-941.

804 Smith, K.R., Cadena, V., Endler, J.A., Porter, W.P., Kearney, M.R., Stuart-Fox, D., 2016.  
805 Colour change on different body regions provides thermal and signalling advantages in  
806 bearded dragon lizards. Proc. of the Royal Soc. of Lond. B: Biol. Sci. 283, 1-9.  
807 <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0626>.

808 Stuart-Fox, D., Aulsebrook, A., Rankin, J.K., Dong, C.M., McLean, C.A., 2020.  
809 Convergence and divergence in lizard colour polymorphisms. Biol. Rev. 96, 289-309.  
810 <https://doi.org/10.1111/brv.12656>.

811 Stuart-Fox, D.M., Ord, T.J., 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of  
812 dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. Proc. of the Royal Soc. of Lond.  
813 B: Biol. Sci. 271, 2249-2255. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2802>.

814 Stuart-Fox, D., Rankin, K.J., Lutz, A., Elliott, A., Hugall, A.F., McLean, C.A., Medina, I.,  
815 2021. Environmental gradients predict the ratio of environmentally acquired carotenoids to  
816 self-synthesised pteridine pigments. Ecol. Lett. 24, 2207-2218.  
817 <https://doi.org/10.1111/ele.13850>.

818 Svensson, E.I., 2017. Back to basics: using color polymorphisms to study evolutionary  
819 processes. Mol. Ecol. 26, 2204-2211. <https://doi.org/10.1111/mec.14025>.

820 Tinkle, D.W., 1967. The life and demography of the sideblotched lizard, *Uta stansburiana*.  
821 Misc. Publ. - Museum Zool. Univ. Michigan 132: 1–182.

822 Vercken, E., Clobert, J., Sinervo, B., 2010. Frequency-dependent success in female  
823 common lizards: a real-life hawk-dove-bully game? Oecologia 162: 49-58.  
824 <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1442-6>.

825 Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B., Clobert, J., 2007. Colour variation and alternative  
826 reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. J. Evol. Biol. 20,  
827 221-232. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01208.x>.

828 Weiss, S.L., 2006. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard  
829 (*Sceloporus virgatus*). Behav. Ecol. 17, 726-732. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl001>.

830 Weiss, S.L., Kennedy, E.A., Bernhard, J.A., 2009. Female-specific ornamentation predicts  
831 offspring quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). Behav. Ecol. 20, 1063-  
832 1071. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp098>.

833 Whiting, M.J., Stuart-Fox, D.M., O'Connor, D., Firth, D., Bennett, N.C., Blomberg, S.P.,  
834 2006. Ultraviolet signals ultra-agresion in a lizard. Anim. Behav. 72, 353-363.



835 <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.10.018>.

836 Whiting, M.J., Webb, J.K., Keough, J.S., 2009. Flat lizard female mimics use sexual  
837 selection deception in visual but not chemical signals. Proc. of the Royal Soc. of Lond. B:  
838 Biol. Sci., 276, 1585-1591. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1822>.

839 Zar, J.H., 2010. Biostatistical analysis, fifth ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New  
840 Jersey.–

841

842 Table 1. Environmental conditions of the four study sites of *Sceloporus grammicus* analyzed herein. Habitat type corresponds to the  
843 classification of Rzedowski (2006). Mean annual temperature (in °C) and total annual precipitation (in mm) were obtained from  
844 CONAGUA (2010).

Site number	Site name	Geographic coordinates	Vegatation type	Mean annual temperature	Total annual precipitation
1	Zacualtipán de Ángeles	20° 32' N 98° 73' W	Montane cloud forest	14.4	1325.8
2	Mineral El Chico	20° 10' N 98° 43' W	Pine-oak forest	14.3	1145.6
3	Tizayuca	19° 51' N 98° 57' W	Xeric scrubland	15	559.1
4	Coronango	19° 08' N 98° 15' W	Grassland	16.3	845.7

845

Table 2. Incidence data of males with female-like ventral coloration (FLC) of *Sceloporus grammicus* in the four habitats analyzed. Habitats: montane cloud forest (MCF), pine-oak forest (POF), xeric scrubland (XS), and grassland (GL). The FLC male color morphs are pure orange (PO), white yellow (WY) and pure yellow (PY). The numbers in parentheses are the number of male color morphs.

Habitat	Total number of males	Number of FLC males	% female mimics	FLC color morphs
MCF	33	1	3.03	PO
POF	39	1	2.56	PO
XS	36	2	5.56	WY
GL	88	11	12.50	PO (2), PY (3), WY (6)

Table 3. Descriptive statistics of morphological traits and color parameters regarding female mimicry in *Sceloporus grammicus*. Only traits and parameters that differed among groups are shown. Categories: female-like ventral coloration (FLC) males and male-like ventral coloration (MLC) males. Numbers below categories are sample sizes. Morphological traits (in mm) are snout-vent length (SVL), head length (HL), head width (HW), and tibia length (TIL). Color variables are ventral saturation (VS), ventral brightness (VB), ventral badge saturation (VBS), ventral badge hue (VBH), and throat hue (TH). Hue parameters are in degrees, and saturation and brightness parameters are in percentages.

	FLC males	MLC males	Females
n	15	181	301
SVL	47.60 ± 1.57	63.28 ± 0.60	57.91 ± 0.46
HL	11.96 ± 0.27	14.62 ± 0.12	13.14 ± 0.08
HW	8.01 ± 0.20	9.99 ± 0.10	8.82 ± 0.07
TIL	9.04 ± 0.30	11.58 ± 0.11	9.94 ± 0.08
VS	50.72 ± 2.80	44.34 ± 0.95	50.89 ± 0.66
VB	47.68 ± 1.88	40.38 ± 0.81	47.66 ± 0.56
VBS	60.68 ± 2.48	22.61 ± 0.75	61.73 ± 0.67
VBH	31.62 ± 1.47	115.06 ± 4.21	31.16 ± 0.48
TH	34.33 ± 1.97	68.20 ± 3.98	34.18 ± 0.59

Table 4. Correlation coefficients, eigenvalues, and percentage of explained variance for the first (DF1) and second (DF2) discriminant functions for male and female morphs of *Sceloporus grammicus* in central Mexico. Morphological variables are snout-vent length (SVL), tail length (TL), body mass (BM), head length (HL), head width (HW), forearm length (FOL), tibia length (TIL), and abdominal volume (AV). Color variables are dorsal hue (DH), dorsal saturation (DS), dorsal brightness (DB), ventral hue (VH), ventral saturation (VS), ventral brightness (VB), ventral badge hue (VBH), ventral badge saturation (VBS), ventral badge brightness (VBB), throat hue (TH), throat saturation (TS), throat brightness (TB), femoral region hue (FRH), femoral region saturation (FRS), femoral region brightness (FRB), flank hue (FH), flank saturation (FS), and flank brightness (FB). Significance  $P \leq 0.05^*$   $P \leq 0.01^{**}$   $P \leq 0.001^{***}$

Variables	Male color morphs		Female color morphs	
	DF 1	DF 2	DF 1	DF 2
Eigenvalue	10.35	0.87	7.44	0.91
% Exp. Var.	82.18	6.91	82.85	10.16
SVL	0.374***	0.024	0.109	0.137*
TL	0.016	-0.042	0.169**	-0.088
BM	0.123	0.025	0.068	-0.035
HL	0.046	0.242***	-0.016	0.055
HW	-0.081	0.014	-0.074	0.026
FOL	0.063	0.045	0.245***	-0.125*
TIL	0.026	0.050	0.169**	-0.136*
AV	-0.06	-0.030	-0.008	0.033
DH	0.077	-0.230**	0.023	0.117*
DS	0.243**	-0.272***	0.085	-0.206***
DB	-0.146*	-0.125	0.075	-0.078
VH	-0.149*	-0.084	0.306***	0.042
VS	-0.150*	-0.215**	0.257***	-0.249***
VB	-0.257***	-0.066	0.014	0.013
VBH	-0.106	-0.083	0.514***	0.041
VBS	0.035	-0.047	0.005	-0.282***
VBB	-0.172*	-0.029	0.072	0.118*
TH	-0.803***	0.007	0.709***	0.127*
TS	-0.838***	0.116	0.196***	-0.773***
TB	-0.413***	-0.267***	-0.112	0.159**
FRH	0.206**	-0.124	0.198***	-0.062
FRS	0.077	-0.324***	0.009	-0.235***

FRB	-0.322***	-0.352***	0.016	0.022
FH	-0.057	-0.357***	-0.005	0.179**
FS	0.332***	-0.124	0.332***	-0.107
FB	0.091	-0.040	0.357***	0.067

---

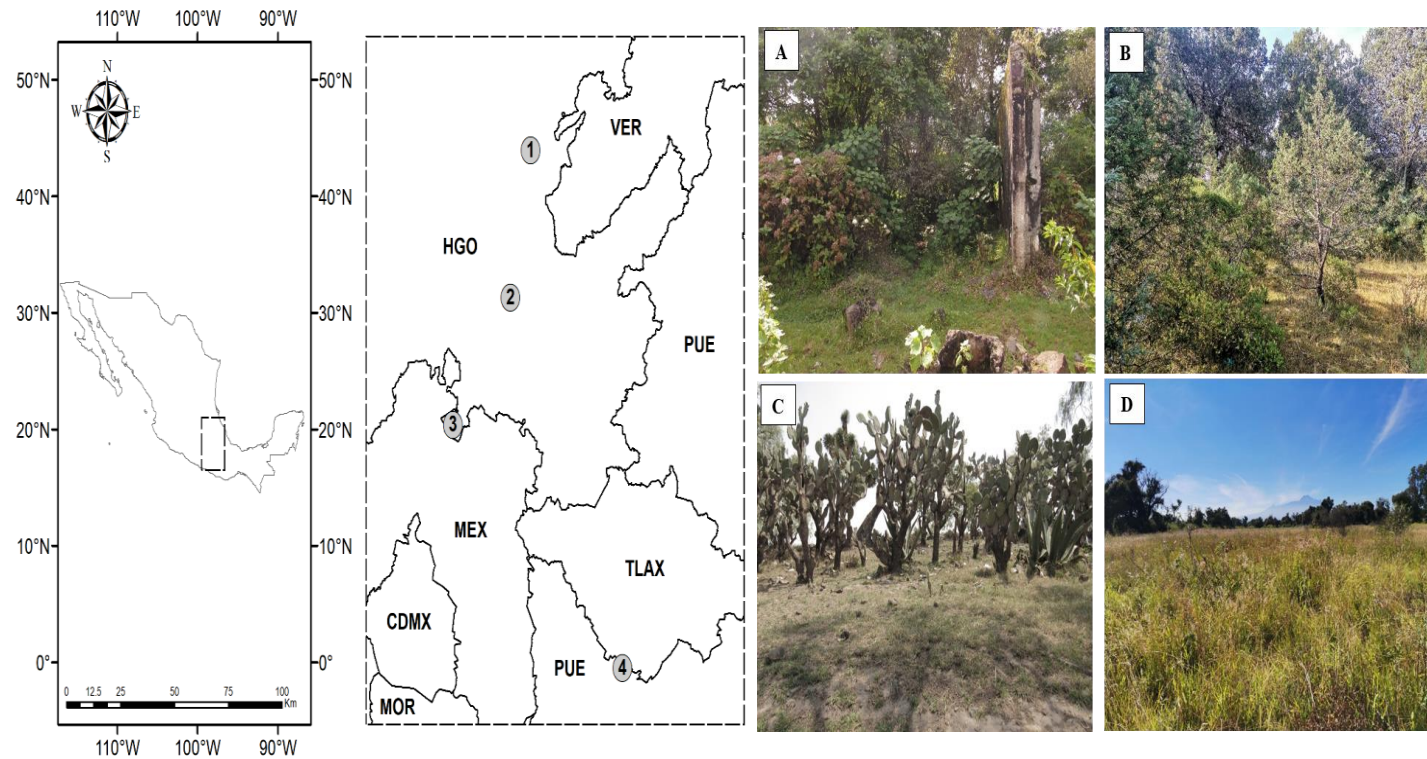


Figure 1. Left panel: Geographic location of the study sites of *Sceloporus grammicus* analyzed herein. On the left side of the map, the central region of Mexico marked by a dashed rectangle is enlarged on the right side (see Table 1 for site numbers). Mexican states are Veracruz (VER), Puebla (PUE), Hidalgo (HGO), Tlaxcala (TLAX), Estado de México (MEX), Ciudad de México (CDMX), and Morelos (MOR). Right panel: Habitat differences among study sites, showing the montane cloud forest of Site 1 (A), pine-oak forest of Site 2 (C), xeric scrubland of Site 3 (B), and grassland of Site 4 (D).

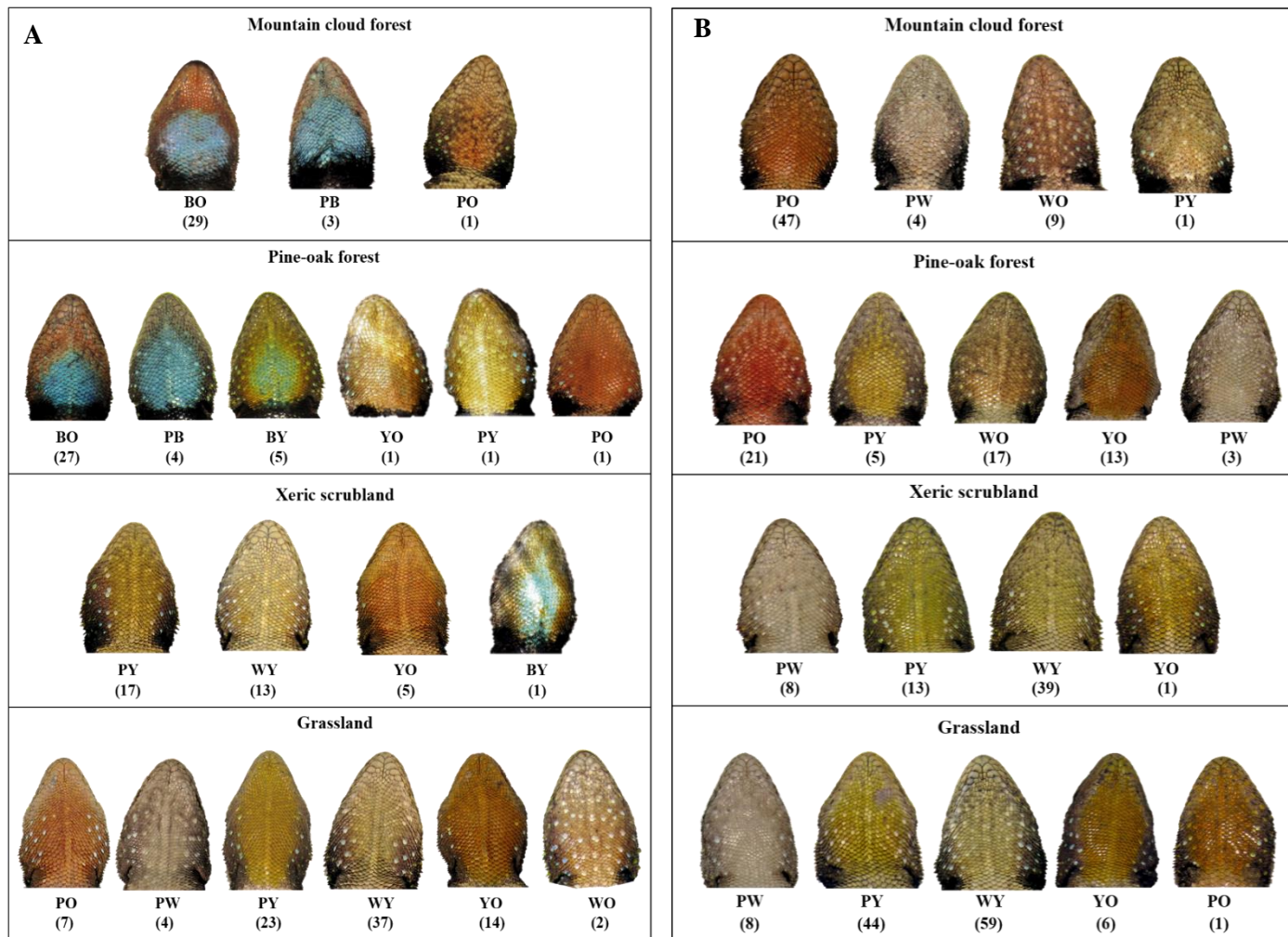


Figure 2. Diversity of male (A) and female (B) throat color morphs of *Sceloporus grammicus* in the four habitats analyzed in central Mexico. Color morphs are pure blue (PB), pure orange (PO), pure yellow (PY), pure white (PW), blue-orange (BO), blue-yellow (BY), yellow-orange (YO), white-orange (WO), and white-yellow (WY). Sample sizes are in parentheses under the photograph and abbreviation of each color morph.



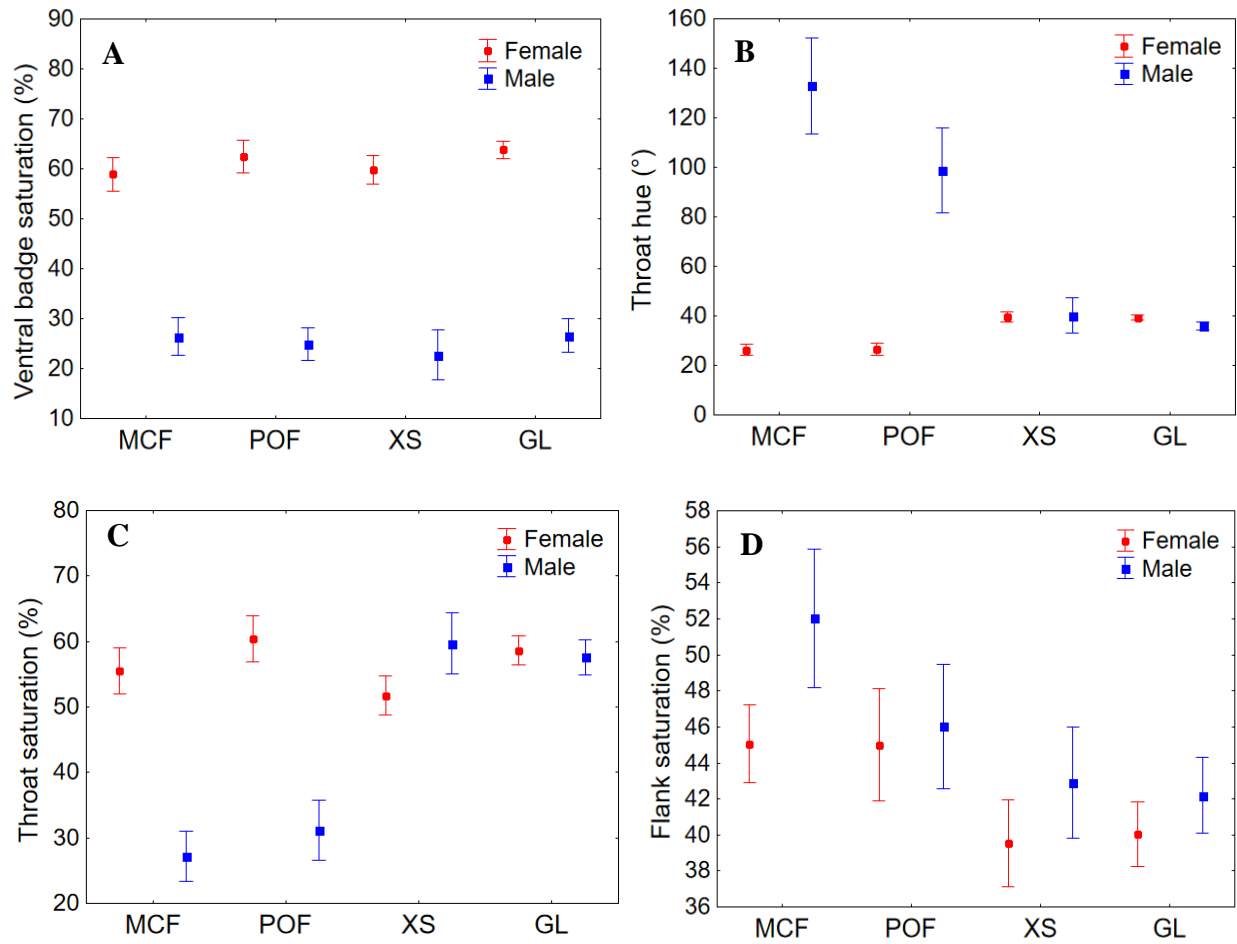


Figure 3. Patterns of variation in color variables of females and males of *Sceloporus grammicus* in central Mexico. Habitats are montane cloud forest (MCF), pine-oak forest (POF), xeric scrubland (XS), and grassland (GL). Error bars represent 95% confidence intervals.

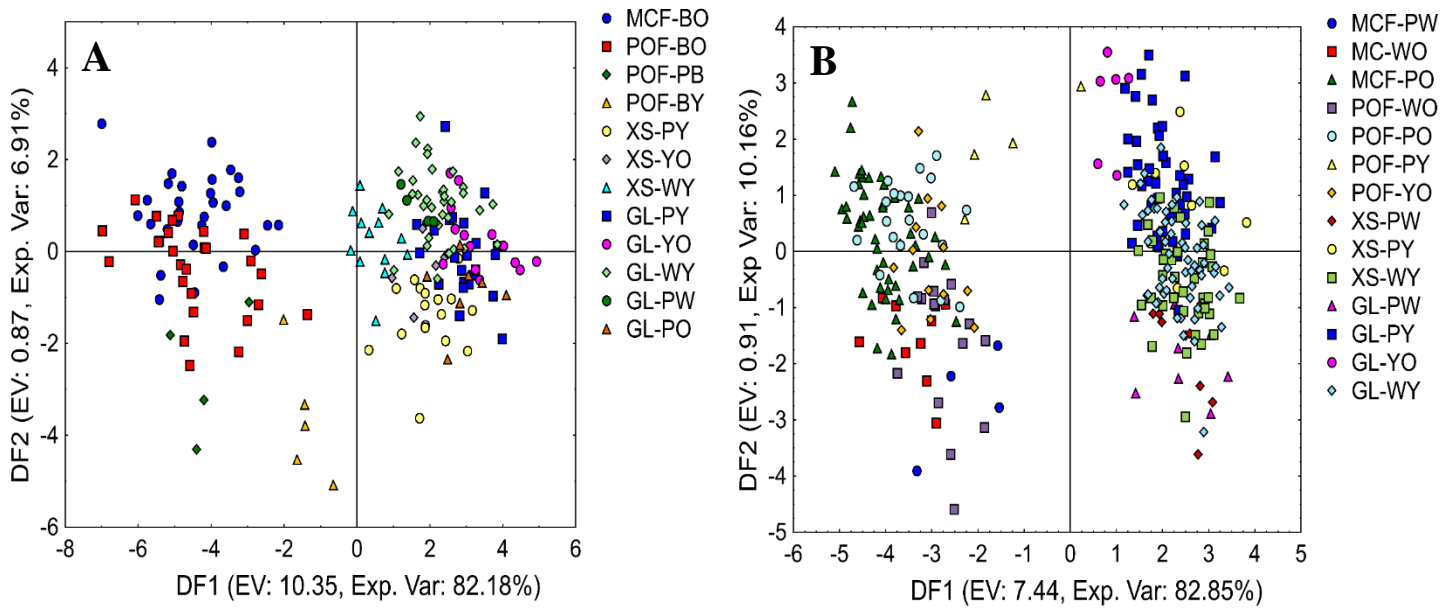


Figure 4. Scores for the first (DF1) and second (DF2) discriminant functions of the

generalized discriminant function analysis performed on morphological and color variables of male (A) and female (B) color morphs of *Sceloporus grammicus* from the four analyzed habitats. Color morph and habitat abbreviations follow those given in Figure 2 and 3, respectively. Eigenvalues (EV) and the percentage of explained variance (Exp. Var.) are indicated on each axes label. In males, DF1 was negatively correlated with TH, TS, TB, and positively correlated with SVL, while DF2 was negatively correlated with FH, FRB, and FRS. In females, DF1 was positively correlated with TH, VBH, FS, and FB, whereas DF2 was negatively correlated with TS and VBS.

**Appendix figures.** Color polymorphism in *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae):

Interaction among multiple selective forces

César A. Díaz-Marín, Aurelio Ramírez-Bautista, Aaron García-Rosales, and Pablo Octavio-Aguilar

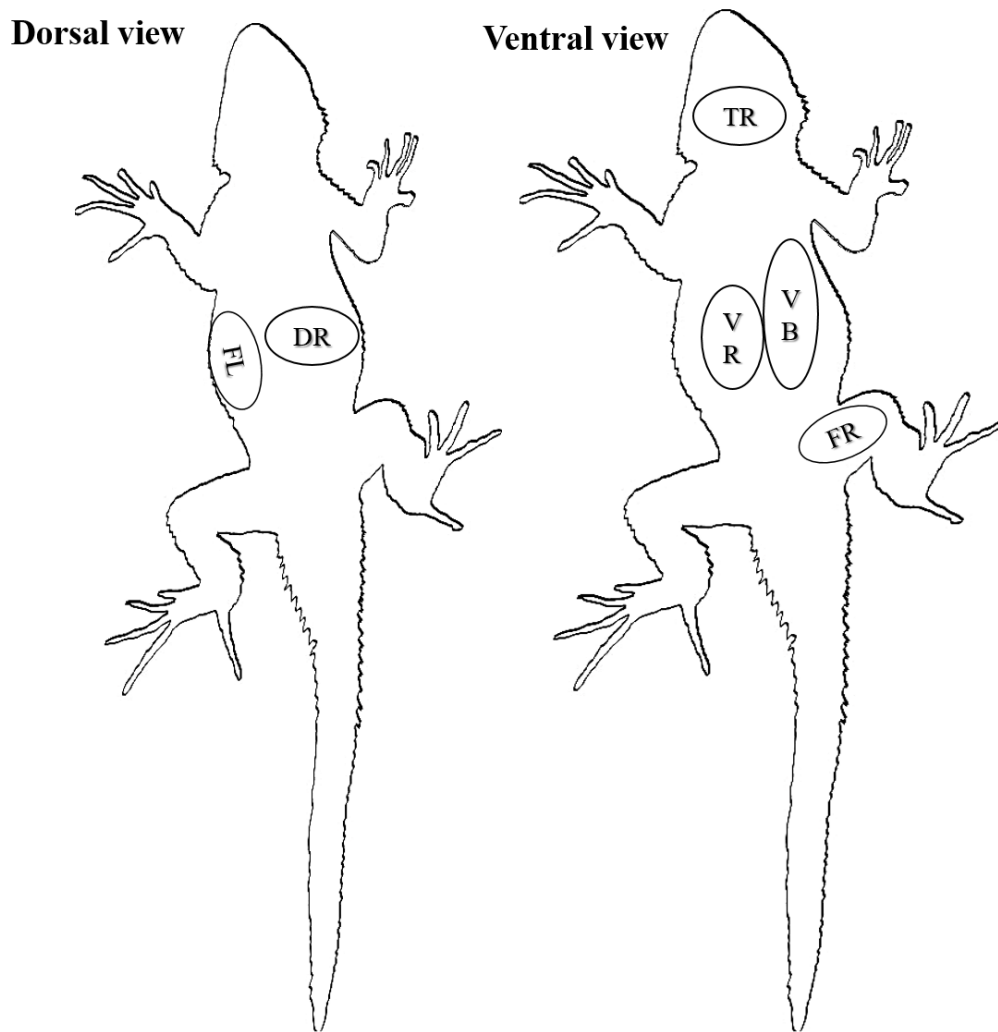


Fig. A.1. Lizard body regions used for coloration records in *Sceloporus grammicus*. DR: dorsal region, FL: flank region, TR: throat region, VR: ventral region, VB: ventral badge region, FR: femoral region.

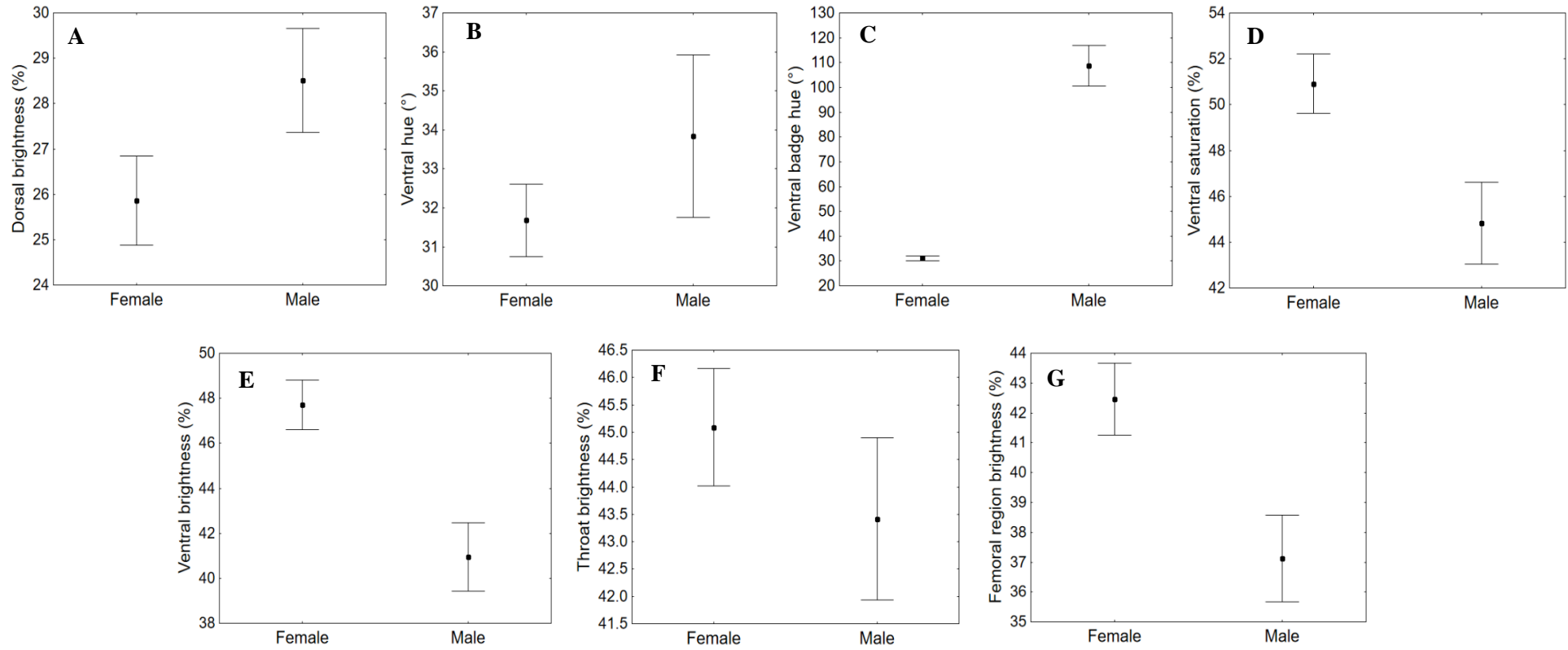


Fig. A.2. Intersexual variation in color variables of *Sceloporus grammicus* in central Mexico. Error bars represent 95% confidence intervals.

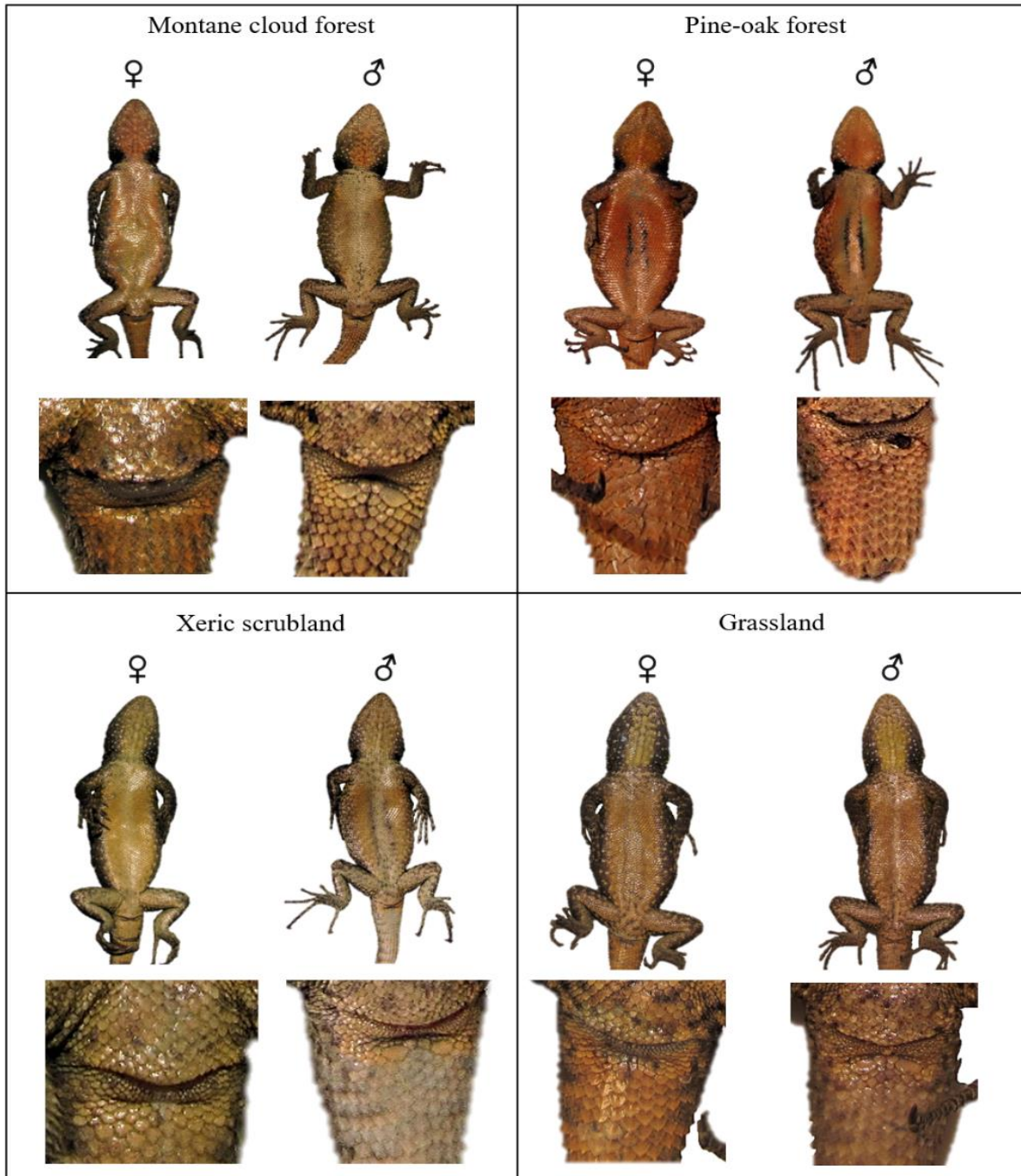


Fig. A.3. Comparative representation of females (♀) and males with female-like ventral coloration (♂) of *Sceloporus grammicus* in all habitats analyzed. Below each lizard, a close-up of the cloacal region shows the lack of (in ♀) or presence of (in ♂) enlarged postcloacal scales.

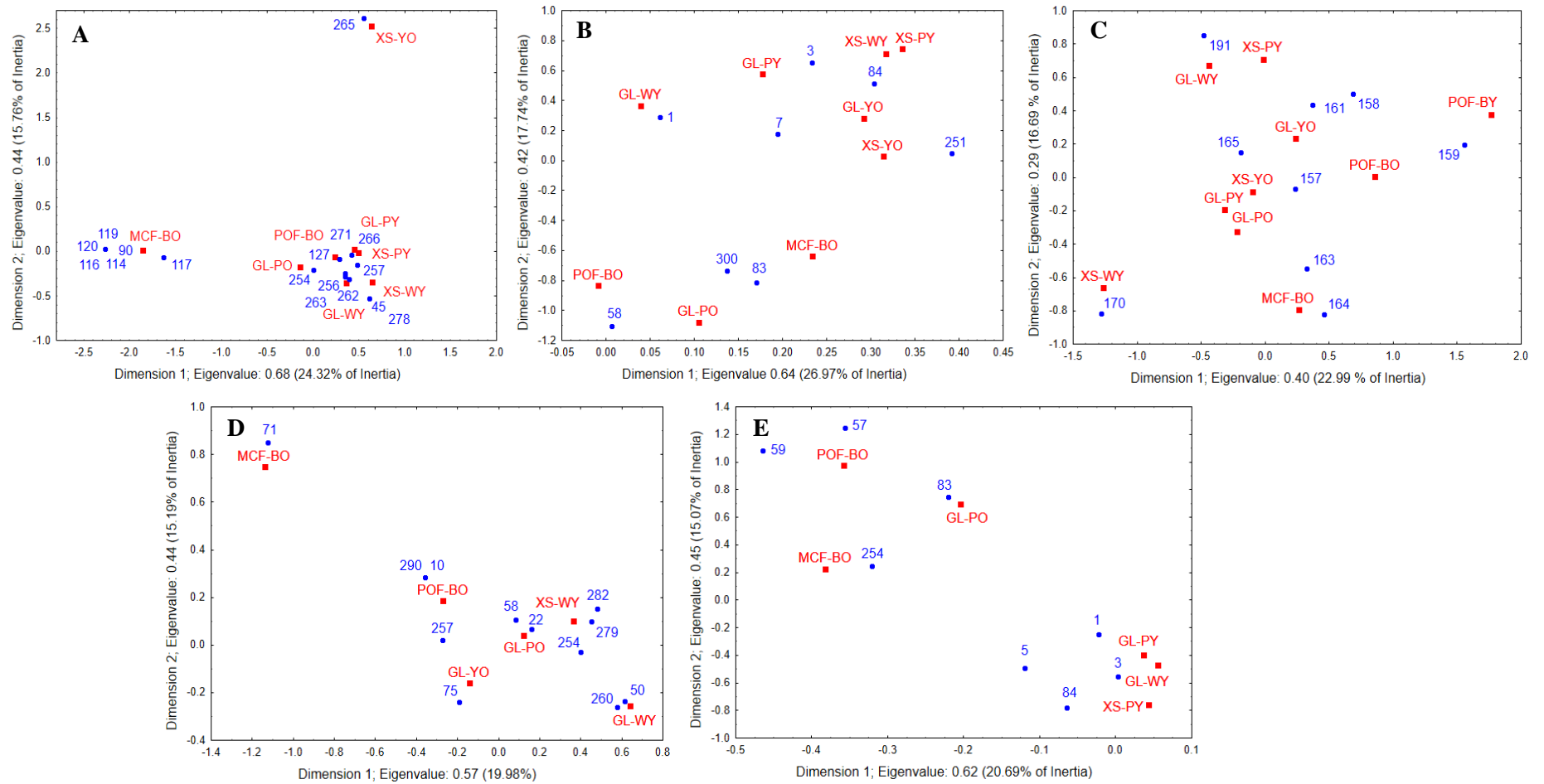


Fig. A.4. Associations among registered colors and body regions of male color morphs of *Sceloporus grammicus* of the four analyzed habitats. Code numbers for each color BO correspond to those in Table A.3. A: Dorsal Region, B: Ventral Region, C: Ventral Badge, D: Flank, E: Femoral region. Habitats are as shown in Figure 4. Color morphs are pure blue (PB), pure orange (PO), pure yellow (PY), blue-orange (BO), white-yellow (WY), and yellow-orange (YO). Only color morphs and colors that exhibited specific associations are shown.

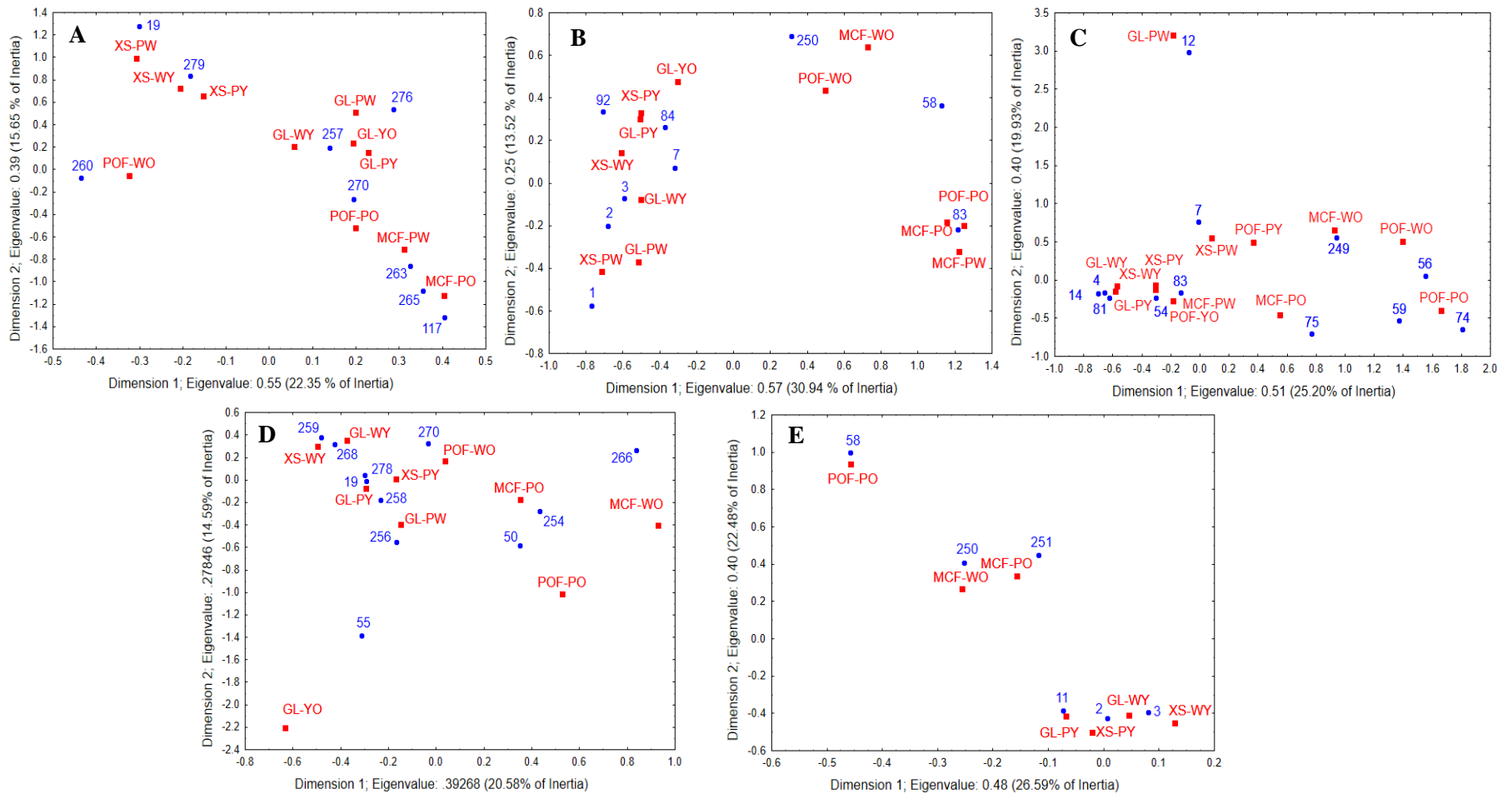


Fig. A.5. Associations among registered colors and body regions of female color morphs of *Sceloporus grammicus* of the four analyzed habitats. Code numbers for each color correspond to those in Table A.4. A: Dorsal Region, B: Ventral Region, C: Ventral Badge, D: Flank, E: Femoral region. Habitats are as shown in Figure 4. Color morphs are pure orange (PO), pure white (PW), pure yellow (PY), white-orange (WO), yellow-orange (YO), and white-yellow (WY). Only morphs and colors that exhibited specific associations are shown.

**Appendix tables.** Color polymorphism in *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae): Interaction among multiple selective forces

César A. Díaz-Marín, Aurelio Ramírez-Bautista, Aaron García-Rosales, and Pablo Octavio-Aguilar



Table A.1. Multiple nonlinear regression of color parameters among habitats and between sexes in *Sceloporus grammicus*. DH = dorsal hue, DS = dorsal saturation, DB = dorsal brightness, VH = ventral hue, VS = ventral saturation, VB = ventral brightness, VBH = ventral badge hue, VBS = ventral badge saturation, VBB = ventral badge brightness, TH = throat hue, TS = throat saturation, TB = throat brightness, FRH = femoral region hue, FRS = femoral region saturation, FRB = femoral region brightness, FH = flank hue, FS = flank saturation, FB = flank brightness.  $\beta$  = standardized regression coefficient,  $t$  = obtained t-test value,  $P$  = obtained significance value.

	DH			DS			DB			VH			VS			VB			VBH			VBS			VBB		
	$R^2 = 0.01 P = 0.18$			$R^2 = 0.01 P = 0.20$			$R^2 = 0.03 P = 0.002$			$R^2 = 0.02 P = 0.02$			$R^2 = 0.06 P < 0.0001$			$R^2 = 0.10 P < 0.0001$			$R^2 = 0.51 P < 0.0001$			$R^2 = 0.65 P < 0.0001$			$R^2 = 0.004 P = 0.36$		
	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$
Intercept		-0.38	0.70		2.41	0.02		4.42	< 0.0001		-1.27	0.20		-4.15	< 0.0001		-5.74	< 0.0001		-20.93	< 0.0001		-27.12	< 0.0001		-0.16	0.87
Habitat	-0.07	-1.58	0.12	0.01	0.18	0.86	0.01	0.12	0.90	-0.09	-2.01	0.04	-0.05	-1.11	0.27	-0.03	-0.77	0.44	-0.02	-0.57	0.57	-0.06	-2.40	0.02	0.06	1.30	0.20
Sex	0.05	1.08	0.28	-0.08	-1.81	0.07	-0.16	-3.59	0.0004	0.10	2.21	0.03	0.24	5.58	< 0.0001	0.31	7.26	< 0.0001	0.71	22.49	< 0.0001	0.81	30.48	< 0.0001	0.02	0.53	0.59

Table A.1. Continued.

	TH			TS			TB			FRH			FRS			FRB			FH			FS			FB		
	$R^2 = 0.22 P < 0.0001$			$R^2 = 0.15 P < 0.0001$			$R^2 = 0.02 P = 0.005$			$R^2 = 0.01 P = 0.12$			$R^2 = 0.01 P = 0.11$			$R^2 = 0.06 P < 0.0001$			$R^2 = 0.0001 P = 0.97$			$R^2 = 0.05 P < 0.0001$			$R^2 = 0.03 P = 0.0002$		
	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$	$\beta$	$t$	$P$
Intercept		-7.82	< 0.0001		-3.56	0.0004		0.04	0.96		0.72	0.47		0.19	0.85		-4.72	< 0.0001		0.22	0.82		2.15	0.03		-0.69	0.49
Habitat	-0.23	-5.81	< 0.0001	-0.26	-6.34	< 0.0001	-0.12	-2.74	0.006	0.07	1.57	0.12	-0.08	-1.74	0.08	0.04	0.90	0.37	-0.01	-0.18	0.86	0.18	4.08	< 0.0001	0.18	4.17	< 0.0001
Sex	0.43	10.80	< 0.0001	0.29	6.99	< 0.0001	0.09	2.01	0.05	-0.06	-1.44	0.15	0.06	1.27	0.20	0.24	5.48	< 0.0001	-0.01	-0.16	0.87	-0.14	-3.18	0.002	-0.001	-0.02	0.99

Table A.2. Non-significant results of the one-way PERMANOVA on morphological traits and qualitative color parameters between female-like coloration males, male-like coloration males, and females in *Sceloporus grammicus*. Morphological traits are tail length (TL), body mass (BM), and forearm length (FOL). Color parameters are DH, DS, DB, VH, VBB, TS, TB, FRH, FRS, FRB, FH, FS, and FB (abbreviations given in Table A.1).

Variable	Wilks lambda	F <sub>2, 470</sub>	P
TL	0.99	2.16	0.12
BM	1	0.03	0.97
FOL	1	0.91	0.41
DH	0.99	1.28	0.28
DS	1.00	0.95	0.39
DB	0.99	1.35	0.26
VH	1.00	0.05	0.95
VBB	1.00	0.15	0.86
TS	0.99	1.84	0.16
TB	0.99	2.17	0.12
FRH	1.00	0.60	0.55
FRS	0.99	2.83	0.06
FRB	0.99	2.06	0.13
FH	0.99	1.22	0.30
FS	1.00	0.01	0.99
FB	0.99	1.35	0.26

Table A.3. Registered colors that showed an association with body regions of male morphs of *Sceloporus grammicus* in the four analyzed habitats. Code numbers follow Köhler (2012) and correspond to those in Fig. A.4.

Color	Code	Body region
Dark drab	45	Dorsal
Olive sulphur yellow	90	Dorsal
Medium lime green	114	Dorsal
Lime green	116	Dorsal
Olive yellow	117	Dorsal
Citrine	119	Dorsal
Bunting green	120	Dorsal
Dark brownish olive	127	Dorsal
Beige	254	Dorsal
Drab gray	256	Dorsal
Medium fawn color	257	Dorsal
Pearl gray	262	Dorsal
Light smoke gray	263	Dorsal
Olive-gray	265	Dorsal
Smoke gray	266	Dorsal
Greenish glaucous	271	Dorsal
Olive-brown	278	Dorsal
Pale buff	1	Ventral
Pale pinkish buff	3	Ventral
Light orange yellow	7	Ventral
Salmon color	58	Ventral
Salmon color	83	Ventral
Chamois	84	Ventral
Salmon color	251	Ventral
Jet black	300	Ventral
Pale cyan	157	Ventral badges
Light cyan	158	Ventral badges
Light cyan	159	Ventral badges
Robin's egg blue	161	Ventral badges
Light caribbean blue	163	Ventral badges
Light medium blue	164	Ventral badges
Light venetian blue	165	Ventral badges
Venetian blue	170	Ventral badges
Light sky blue	191	Ventral badges
Burnt orange	10	Flank

Raw umber	22	Flank
Cinnamon-drab	50	Flank
Salmon color	58	Flank
Light pratt's rufous	71	Flank
Medium chrome orange	75	Flank
Beige	254	Flank
Medium fawn color	257	Flank
True cinnamon	260	Flank
Sepia	279	Flank
Vandyke brown	282	Flank
Dark pearl gray	290	Flank
Pale buff	1	Femoral
Pale pinkish buff	3	Femoral
Buff	5	Femoral
Flesh ocher	57	Femoral
Dark salmon color	59	Femoral
Salmon color	83	Femoral
Chamois	84	Femoral
Beige	254	Femoral

---

Table A.4. Registered colors that showed an association with body regions of female morphs of *Sceloporus grammicus* in the four analyzed habitats. Code numbers follow Köhler (2012) and correspond to those in Fig. A.5.

Color	Code	Body region
Drab	19	Dorsal
Olive yellow	117	Dorsal
Medium fawn color	257	Dorsal
True cinnamon	260	Dorsal
Light smoke gray	263	Dorsal
Olive-gray	265	Dorsal
Ground cinnamon	270	Dorsal
Brownish olive	276	Dorsal
Sepia	279	Dorsal
Pale buff	1	Ventral
Light buff	2	Ventral
Pale pinkish buff	3	Ventral
Light orange yellow	7	Ventral
Salmon color	58	Ventral
Salmon color	83	Ventral
Chamois	84	Ventral
Pale sulphur yellow	92	Ventral
Light flesh color	250	Ventral
Warm buff	4	Ventral badges
Light orange yellow	7	Ventral badges
Cream color	12	Ventral badges
Yellow ocher	14	Ventral badges
Dark yellow buff	54	Ventral badges
Orange-rufous	56	Ventral badges
Dark salmon color	59	Ventral badges
Chrome orange	74	Ventral badges
Medium chrome orange	75	Ventral badges
Trogon yellow	81	Ventral badges
Salmon color	83	Ventral badges
Flesh color	249	Ventral badges
Drab	19	Flank
Cinnamon-Drab	50	Flank
Pale cinnamon	55	Flank
Beige	254	Flank
Drab-Gray	256	Flank
Fawn color	258	Flank
Cinnamon drab	259	Flank
Smoke gray	266	Flank
Grayish horn color	268	Flank
Ground cinnamon	270	Flank
Olive-Brown	278	Flank

Light buff	2	Femoral
Pale pinkish buff	3	Femoral
Pale horn color	11	Femoral
Salmon color	58	Femoral
Light flesh color	250	Femoral
Salmon color	251	Femoral

---

# **CAPÍTULO II A**



## Life history variation in four populations of the Graphic Spiny Lizard, *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae), in central Mexico

CÉSAR A. DÍAZ-MARÍN<sup>1</sup>, ABRAHAM LOZANO<sup>2</sup> & AURELIO RAMÍREZ-BAUTISTA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>) Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, km 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo, 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México

<sup>2</sup>) CIIDIR Unidad Durango, Instituto Politécnico Nacional, Durango, México

\*Corresponding author: AURELIO RAMÍREZ-BAUTISTA, e-mail: ramibautistaa@gmail.com

Manuscript received: 24 January 2022

Accepted: 22 August 2022 by ALEXANDER KUPFER

**Abstract.** Widely distributed lizard species that occur in contrasting habitats generally show distinctive morphological and thermal traits that are the results of local adaptations via sexual and natural selection. Here, we assessed the effect of sex and seasonality on morphology, thermal ecology, and perch height of *Sceloporus grammicus* of four populations in central Mexico. In all populations, males had larger body sizes, heads, and limbs than females. Females had larger abdominal volumes than males in two of the four populations. Females and males of the tree–boulder population were smaller than those of the cactus and grassland populations. Females of the tree–boulder population were also lighter in weight, with shorter forearms, than those of the cactus and grassland populations. Assessing thermal ecology, we found sex-specific differences in body temperature and behavioural thermoregulation in the grassland population, and seasonal variation in these thermal traits for lizards in the cactus, tree–boulder, and grassland populations. Lizards in habitats with closed canopy cover had lower body temperatures than lizards in more open habitats. Perch height did not vary between sexes or seasons in three of the four populations. We found that the intensity of fecundity advantage varies between female populations, and that thermal characteristics of lizards show specific relationships with perch height in each population, which is a signal of local adaptation of behavioural thermoregulation.

**Key words.** Abdominal volume, body temperature, intraspecific variation, *Sceloporus*, sexual dimorphism, widespread lizard.

### Introduction

Populations of widely distributed lizard species use different habitat types and therefore experience diverse environmental regimes and selective pressures (e.g., LATTANZIO et al. 2020). Habitats vary spatially and temporally in their physical structure, providing different gradients of abiotic and biotic conditions (SMITH & BALLINGER 2001, WILLIAMS & McBRAYER 2015). Additionally, selective pressures, such as sexual and natural selection, may differ also between habitat types, and these may then shape population-specific, contrasting patterns of male and female traits, such as morphology (e.g., HERREL et al. 2001), thermal ecology (KIEFER et al. 2005), and microhabitat use (e.g., WILLIAMS & McBRAYER 2015, LEYTE-MANRIQUE et al. 2017).

Lizards occupying habitats with dense canopy cover are expected to have small heads, slim and long bodies, long tails, and relatively short limbs (HERREL et al. 2001).

On the other hand, lizards living in habitats with an open canopy can be expected to have flat bodies and longer hindlimbs and toes (e.g., GARLAND & LOSOS 1994; HERREL et al. 2001). Furthermore, selective pressures are likely to affect the anatomy of male and female lizards differently, resulting in sexual size dimorphism (SSD; SHINE 1989, SCHARF & MEIRI 2013). For instance, in females, natural selection can act through a fecundity advantage, favouring a greater body size or abdominal cavity volume, which may enhance the capacity for producing larger clutches or young (e.g., SCHARF & MEIRI 2013).

The thermal ecology of lizards is influenced directly or indirectly by intrinsic and extrinsic factors (HUEY 1991, ANDREWS 1998). Although some males and females lizards do not differ in body temperature or behavioural thermoregulation (e.g., ADOLPH 1990, HUEY & PIANKA 2007), others exhibit intersexual variation in such thermal traits (KIEFER et al. 2005). This latter pattern could arise because of differences in sex-specific social behaviour (ANDREWS



1971) and the degree of SSD, which influences the capacity of heat retention and gain (i.e., thermal inertia) of each sex (CAROTHERS et al. 1998). For instance, territorial male lizards may have access to higher ambient temperatures than females and thus achieve higher body temperatures (CAROTHERS et al. 1998, BEAL et al. 2014). Considering that microhabitat temperatures are generally higher in habitats with an open canopy than in those with closed canopies (VITT et al. 2007), lizards in the former might maintain a higher degree of behavioural thermoregulation than lizards living in the latter because of the greater availability of basking sites. In addition, seasonal variation in body temperature and the behavioural thermoregulation of lizards could arise from their seasonal use of different microhabitat types and biotic interactions (HUEY & PIANKA 1977, ADOLPH 1990, LOSOS 2009).

Lizard microhabitat use frequently differs across and within populations, and this variation has been attributed to ecomorphological associations (LOSOS et al. 1994, LATTANZIO et al. 2020), perch height selection (RAMÍREZ-BAUTISTA & BENABIB 2001, ASBURY & ADOLPH 2007), differences in thermal environment (ORTEGA et al. 2019), or territoriality (ANDREWS 1971, GARCÍA et al. 2010). Intraspecific variation in ecomorphological associations could influence the thermal environment as is experienced by lizards through perch height selection, and consequently their degree of behavioural thermoregulation (ADOLPH 1990, LATTANZIO et al. 2020). For instance, some lizard species that inhabit closed-canopy habitats use lower perches and achieve lower body temperatures than lizards in more open-canopy habitats (HUEY 1974, TERRA et al. 2018).

*Sceloporus grammicus* (WIEGMANN, 1828) is the third most widely distributed lizard species of the genus *Sceloporus*, ranging from southern Texas in the United States to northern Oaxaca in Mexico (SITES 1982). Previous studies have detected variation in morphology and SSD between populations that inhabit different habitat types (HERNÁNDEZ-SALINAS et al. 2010, LOZANO et al. 2020). Despite that, it is as yet unknown whether sexual differences in abdominal volume exist in this species and if that might be the outcome of a stronger fecundity advantage on the females of some populations than in others. Thermal ecology evaluations in this species have been carried out in populations that inhabit high-altitude environments (LEMONS-ESPINAL & BALLINGER 1995, ANDREWS et al. 1997, DÍAZ DE LA VEGA-PÉREZ et al. 2019) and urban areas (WOOLRICH-PIÑA et al. 2006). Despite using contrasting structural and seasonal environments, it has been stated that the genus *Sceloporus* exhibits a conservative pattern in its thermal biology (ANDREWS 1998). Thus, studies comparing multiple populations that inhabit contrasting habitats would permit support for, or the rejection of, this hypothesis. Regarding microhabitat use, a previous study found similarities in these ecological traits between populations using different habitat types (LEYTE-MANRIQUE et al. 2017). Nevertheless, it is unknown whether there is a relationship between morphological and thermal characteristics and the selection of specific perch heights.

Here, we analysed sexual differences in morphology, thermal ecology and perch height use across four populations of *S. grammicus* in central Mexico. The four populations occur in habitats that are clearly structurally different (see Study area, below). For morphology, we predicted that within populations, (1) males would have larger body sizes and heads, and longer limbs than females, while (2) females would have larger abdominal volumes than males. Between populations, we expected that (3) lizards in habitats with more open canopy cover would have shorter bodies, as well as longer heads and limbs than their conspecifics in closed-canopy habitats. Regarding thermal ecology, we expected that (4) males would have higher body temperatures and greater levels of behavioural thermoregulation than females. Within populations, we predicted (5) seasonal variation in body temperature and behavioural thermoregulation as a result of seasonal variation in micro-environmental temperatures. Between populations, we predicted that (6) lizards in open-canopy habitats would reach higher body temperatures and greater levels of behavioural thermoregulation than lizards in closed-canopy habitats. With respect to perch height, we expected (7) that males would use higher perches than females, and (8) seasonal variation in this trait might be associated with the variation in the thermal and hydric environment. Within each population, we predicted that (9) morphological (body size and length of fore and hind limbs) and thermal variables (body, air, and substrate temperatures) would be positively correlated with perch height; between populations, (10) lizards in open habitats would use higher perches than lizards in closed-canopy habitats.

## Materials and methods

### Study area

Fieldwork was carried out in three localities in Hidalgo state, Mexico: Zacualtipán (20°32' N, 98°73' W, 2017 m a.s.l.), Tizayuca (19°51' N, 98°57' W, 2277 m a.s.l.), and Mineral El Chico (20°10' N, 98°43' W, 2362 m a.s.l.); and one in Puebla state, Mexico: Coronango (19°08' N, 98°15' W, 2183 m a.s.l.). In Zacualtipán (hereafter referred to as the 'tree population' [TP], Fig. S1A), the mean annual temperature and total annual precipitation were 14.4°C and 1325.8 mm, respectively (CONAGUA 2010). The climate is humid temperate, with a wet season from June through October and a dry season from November through May (GARCÍA 2004, CONAGUA 2010). The vegetation type here is a cloud forest dominated by *Quercus affinis*, *Pinus patula*, and *Liquidambar macrophylla* (RZEDOWSKI 2006). In Tizayuca (hereafter 'cactus population' [CP], Fig. S1B), the mean annual temperature and total annual precipitation were 15.0°C and 559.1 mm, respectively (CONAGUA 2010). The climate in this locale is semi-arid, with a wet season from May through October and a dry season from November through April (GARCÍA 2004, CONAGUA 2010). The vegetation type is xeric scrubland, with less than 50% tree cover, and the ground between shrubs is exposed for

most of the year (RZEDOWSKI 2006). This location is mainly dominated by species of *Opuntia*, *Yucca*, and *Agave* (RZEDOWSKI 2006). In Mineral El Chico (hereafter 'tree-boulder population' [TBP], Fig. S1C), the mean annual temperature and total annual precipitation were 14.3°C and 1145.6 mm, respectively. The climate at this site is subhumid temperate, with a wet season from May through October and dry one from November through April (GARCÍA 2004, CONAGUA 2010). The vegetation type is pine-oak forest, characterized by *Abies religiosa*, *Pinus rudis*, and *Quercus rugosa* (RZEDOWSKI 2006). In Coronango (hereafter 'grassland population' [GP], Fig. S1D), the mean annual temperature and total annual precipitation were 16.3°C and 845.7 mm, respectively (CONAGUA 2010). The climate is subhumid temperate, with a wet season from May through October and a dry season from November through April (GARCÍA 2004, CONAGUA 2010). The vegetation type is grassland, mainly dominated by *Bothriochloa laguroides*, *Paspalum dilatatum*, and *Setaria parviflora* (FLORES-HUITZIL et al. 2020). All study sites consisted of several zones that covered areas between 1.0 and 1.5 km<sup>2</sup>. In terms of relative openness of canopy, we consider TP and TBP as closed-canopy habitats and CP and GP as open-canopy habitats (Fig. S1).

#### Data collection

We collected data from all populations from March 2018 to December 2019. Visits to the study areas were made on a bimonthly basis. During each visit, we conducted visual encounter surveys (LOVICH 2012) from 09:00 through 18:30 h, ensuring that most of the surveys occurred on sunny days, when the lizards would have higher activity levels. Lizards were captured by hand or after stunning them with rubber bands (LOVICH 2012). This study was conducted according to the ethics and regulations for animal research of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo and Guidelines for the Use of Animals (2012).

For this study, only adult females and males ( $\geq 40$  mm snout-vent length [SVL]; SITES 1982) were considered. The captured lizards were sexed by the presence of enlarged postcloacal scales in males and their absence in females (SITES 1982). All morphometric measurements were taken in the field using a digital calliper ( $\pm 0.01$  mm; Mitutoyo), and body mass was obtained with a spring scale ( $\pm 0.02$  g; Pesola). We followed LEYTE-MANRIQUE et al. (2017) for the recording of all these measurements. Because body shape differs between groups of lizards, we modified the cylinder formula originally established by SHINE (1992) and GOODMAN et al. (2009) to adjust it to lizards of the genus *Sceloporus*. Therefore, abdominal volume (AV) was obtained through the formula:  $V = \pi r^2 h$ , where 'r' is half of the average of three cross-sectional measures; 1) width at the middle of the body (i.e., the widest region of the abdomen), 2) width of the pectoral girdle (region where the forelimbs are inserted), and 3) width of the pelvic girdle (region where the hindlimbs are inserted); and 'h' is the length of the abdomen (measured from the neck to the anterior

margin of the cloaca). We decided to measure 'h' from the neck region because embryos were found in this region in previous dissections of females of *Sceloporus grammicus* (A. RAMÍREZ-BAUTISTA pers. comm.). These variables were measured with the same digital calliper ( $\pm 0.01$  mm; Mitutoyo) as the other morphometric characters.

Body temperature ( $T_b$ ) was recorded within 15 seconds after the capture of a lizard, using a Miller-Weber rapid registering thermometer ( $\pm 0.2^\circ\text{C}$ ; VITT et al. 2008). To avoid heat gain from the collector's hand, lizards were held by the head while  $T_b$  was measured (VITT et al. 2003). We then recorded the temperature ( $T_s$ ) in the substrate where that lizards had been found and the air temperature ( $T_a$ ) in the shade at 1 m above the ground with the same Miller-Weber thermometer (RAMÍREZ-BAUTISTA & BENABIB 2001, VITT et al. 2008). Additionally, we measured perch height with a tape measure ( $\pm 0.1$  cm) as the vertical distance from the ground to the point where the lizard had first been seen (RAMÍREZ-BAUTISTA & BENABIB 2001).

To avoid pseudoreplication, we marked each lizard in two ways: painting a small temporary mark of nail polish on the dorsum at the hindlimb level, and permanent toe-clipping according to TINKLE (1967). After measuring morphological and thermal characteristics, we released each lizard at the point where it was first observed. We collected data from 336 adult lizards, of which 50 were females and 23 were males from the TP, 45 females and 28 males from the CP, 36 females and 20 males from the TBP, and 69 females and 65 males from the GP. From these samples, all lizards that had required more than 2 minutes from first sighting to capture were excluded from the thermal ecology analyses. Lizards found on the ground were not included in the perch height analyses.

#### Data analyses

To remove the effect of size (SVL), we regressed all morphological variables against SVL and obtained residuals for males and females in each population. Then we used these residuals in subsequent analyses as SVL-adjusted variables. To assess whether there is SSD in each population, we employed the two-tailed Student t-test to compare morphological variables between sexes (ZAR 2010). To detect interpopulational differences in morphological variables in females and males, we applied a one-way multivariate nonparametric analysis (PERMANOVA) using the Gower similarity distance, with 9999 random permutations, and Bonferroni probability adjustment (ANDERSON 2001, QUINN & KEOUGH 2002).

To quantify the degree of behavioural thermoregulation ( $\Delta T$ ), we calculated the absolute values of the difference between  $T_b$  and environmental temperatures ( $T_a$  and  $T_s$ ), where  $\Delta T_a = (T_b - T_a)$  and  $\Delta T_s = (T_b - T_s)$  (VRCIBRADIC & ROCHA 1998, KIEFER et al. 2007, MAIA-CARNEIRO & ROCHA 2013, 2020). Higher absolute values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_s$  indicate higher degrees of thermoregulation (active thermoregulation) in relation to environmental temperatures

(KIEFER et al. 2007, MAIA-CARNEIRO & ROCHA 2020). Additionally, the degree of behavioural thermoregulation was evaluated by calculating the percentage of negative values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_s$ , which indicates the frequency at which body temperatures were lower than the environmental temperatures (KIEFER et al. 2007, MAIA-CARNEIRO & ROCHA 2013, 2020). Low percentages of negative values would indicate a lower level of behavioural thermoregulation, whereas higher percentages suggest a higher degree of active thermoregulation (MAIA-CARNEIRO & ROCHA 2013, 2020). The interpretation of the degree of behavioural thermoregulation through  $\Delta T$  and percentage of negative values relies on knowing which are the main behavioural mechanisms for thermoregulation and how they influence the difference between  $T_b$  and environmental temperatures ( $T_a$  and  $T_s$ ) (MAIA-CARNEIRO & ROCHA 2020).

To evaluate the effects of seasonality and sex on  $T_b$ , environmental temperatures ( $T_a$  and  $T_s$ ), and behavioural thermoregulation ( $\Delta T_a$  and  $\Delta T_s$ ) within each population, we performed a two-way PERMANOVA with Gower distances calculated from raw data with 9999 random permutations and a multiple nonlinear regression with season and sex as factors (ANDERSON 2001, QUINN & KEOUGH 2002). To identify the relationships between  $T_b$  and environmental temperatures, and  $T_b$  and SVL, we carried out Spearman correlation analyses between these variables (ZAR 2010). Because thermal variables did not differ between sexes (in three out of four populations) but did differ between seasons in some populations (see Thermal ecology, below), we used a two-way PERMANOVA with similar characteristics and a multiple nonlinear regression with season and population as factors (ANDERSON 2001, QUINN & KEOUGH 2002).

To assess the effects of seasonality and sex on perch height within each population, we used a two-way analysis of variance (ANOVA) with season and sex as independent categorical variables, and perch height as the dependent variable (ZAR 2010). To identify the relationships between morphological and thermal variables and perch height, we carried out Pearson correlation analyses between these variables with Bonferroni probability adjustment (ZAR 2010). Because perch height did not differ between sexes nor seasons in three out of the four populations (see Perch height below), we carried out a one-way ANOVA to establish interpopulational differences in perch height (ZAR 2010). Our results are presented as means  $\pm$  SE unless indicated otherwise. We considered differences with an  $\alpha$  value of 0.05 to be significant. Statistical analyses were computed in Past 4.0 (HAMMER et al. 2001) and Statistica 10.0 (Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

## Results

### Morphology

In the TP, males had larger heads and longer femurs (FL) and tibiae (TL) than females (Supplementary Table S1). However, females had greater abdominal volumes than

males (Supplementary Table S1). In the CP and TBP, males were larger than females in all traits except body mass and abdominal volume (Supplementary Table S1). In the GP, males had a larger SVL, larger and wider heads, and longer FL and TL than females (Supplementary Table S1); females had greater abdominal volumes than males (Supplementary Table S1). The PERMANOVA showed up differences between female populations ( $F_{3,196} = 4.708$ ,  $P \leq 0.001$ ). Females of the TBP were smaller and had shorter forearm lengths (FOL) than females of the TP (SVL:  $P \leq 0.001$ , FOL:  $P = 0.024$ ), CP (SVL:  $P \leq 0.01$ , FOL:  $P \leq 0.05$ ) and GP (SVL:  $P \leq 0.001$ , FOL:  $P \leq 0.001$ , Supplementary Table S1). Females of the TBP were lighter in weight than those of the TP ( $P \leq 0.01$ ) and GP ( $P \leq 0.001$ ). Females of the CP had narrower heads than females of the TP ( $P \leq 0.001$ ) and GP ( $P \leq 0.01$ ; Supplementary Table S1). The PERMANOVA also revealed differences between male populations ( $F_{3,132} = 2.196$ ,  $P \leq 0.01$ ). Males of the TBP were smaller than those of the CP ( $P \leq 0.01$ ) and GP ( $P \leq 0.001$ ). Males of the CP had narrower heads than those of the TP ( $P \leq 0.05$ ) and GP ( $P \leq 0.01$ , Supplementary Table S1).

### Thermal ecology

In the TP, neither the effect of season ( $F_{2,67} = 0.55$ ,  $P = 0.25$ ) or sex ( $F_{1,67} = 0.71$ ,  $P = 0.18$ ) nor the interaction between them ( $F_{2,67} = -20.75$ ,  $P = 0.98$ ) on the thermal variables (Table 1) turned out to be significant. In both seasons, the percentage of negative values of  $\Delta T_a$  were female-biased (Fig. 1A), whereas those of  $\Delta T_s$  were male-biased (Fig. 2A). The  $T_b$  of both sexes was positively correlated with  $T_a$  ( $r_s = 0.57$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 73$ ) and  $T_s$  ( $r_s = 0.65$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 73$ ) but not significantly correlated with SVL ( $r_s = 0.02$ ,  $P = 0.89$ ,  $n = 73$ ). Compared to the TP, the CP experienced a significant effect of season ( $F_{2,60} = 3.60$ ,  $P \leq 0.001$ ), but not sex ( $F_{1,60} = 0.39$ ,  $P = 0.48$ ), on thermal variables, and the interaction between them again was not significant ( $F_{2,60} = -14.46$ ,  $P = 0.85$ ). Mean  $T_b$ ,  $T_a$ ,  $T_s$ , and  $\Delta T_a$  varied interseasonally but not intersexually (see Tables 1 and S2); lizards had higher values of  $T_b$ ,  $T_a$ , and  $T_s$  in the dry than in the wet season, whilst they had higher values of  $\Delta T_s$  in the wet than in the dry season (Table 1). However,  $\Delta T_s$  did not differ seasonally or sexually (Tables 1 and S2). Percentages of negative values of  $\Delta T_a$  were male-biased in both seasons (Fig. 1B). On the other hand, those of  $\Delta T_s$  were female-biased and male-biased in the wet season and dry season, respectively (Fig. 2B). The  $T_b$  of both sexes was positively correlated with  $T_a$  ( $r_s = 0.66$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 66$ ) and  $T_s$  ( $r_s = 0.73$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 66$ ), but not significantly correlated with SVL ( $r_s = -0.08$ ,  $P = 0.53$ ,  $n = 66$ ).

In the TBP, a significant effect of season ( $F_{3,46} = 0.89$ ,  $P \leq 0.05$ ), but not sex ( $F_{1,46} = 1.01$ ,  $P = 0.06$ ) or the interaction between them ( $F_{3,46} = -9.64$ ,  $P = 0.93$ ), on the thermal variables was found (Table 1). The  $T_s$  was higher in females than in males in the dry season, whereas the  $\Delta T_s$  of both sexes was higher in the wet season than in the dry season (Tables 1 and S3). The percentages of negative

Life history variation of *Sceloporus grammicus*

Table 1. Summary of thermal characteristics of female and male *Sceloporus grammicus* of four populations in central Mexico sorted by season. Ranges for each group are shown below mean  $\pm$  SE. All variables are given in  $^{\circ}\text{C}$ . Abbreviations: TP, 'tree population'; CP, 'cactus population'; TBP, 'tree-boulder population'; GP, 'grassland population'; n, sample size;  $T_b$ , body temperature;  $T_a$ , air temperature;  $T_s$ , substrate temperature;  $\Delta T_a$ , absolute difference between body and air temperatures;  $\Delta T_s$ , absolute difference between body and substrate temperatures.

	$T_b$	$T_a$	$T_s$	$\Delta T_a$	$\Delta T_s$	n
TP						
Wet season						
Females	28.58 $\pm$ 1.43 21.80–34.40	24.22 $\pm$ 0.99 20.20–28.20	24.18 $\pm$ 0.82 20.20–27.80	4.88 $\pm$ 1.08 0.00–9.40	4.64 $\pm$ 0.90 0.60–9.00	10
Males	29.13 $\pm$ 1.59 20.20–33.00	24.35 $\pm$ 1.21 16.80–27.40	24.08 $\pm$ 1.05 17.80–26.80	5.03 $\pm$ 1.06 1.00–9.40	5.05 $\pm$ 0.80 1.00–8.00	8
Dry Season						
Females	27.02 $\pm$ 1.02 14.00–33.60	22.93 $\pm$ 0.82 12.60–32.00	22.84 $\pm$ 0.81 13.60–31.60	4.45 $\pm$ 0.49 0.40–13.00	4.52 $\pm$ 0.58 0.00–14.00	40
Males	29.55 $\pm$ 1.42 15.40–35.00	25.95 $\pm$ 1.45 12.00–32.00	26.21 $\pm$ 1.30 14.00–34.60	4.53 $\pm$ 0.80 0.60–9.40	3.95 $\pm$ 0.62 1.00–8.20	15
CP						
Wet season						
Females	28.27 $\pm$ 0.92 18.80–34.80	24.57 $\pm$ 0.61 19.80–32.80	25.13 $\pm$ 0.66 18.60–31.80	4.53 $\pm$ 0.60 0.00–11.20	3.98 $\pm$ 0.47 0.20–9.80	26
Males	29.72 $\pm$ 1.10 19.20–38.00	24.85 $\pm$ 0.90 17.20–36.00	25.31 $\pm$ 0.90 16.80–34.60	5.54 $\pm$ 0.70 0.00–11.40	5.09 $\pm$ 0.58 0.80–10.80	21
Dry Season						
Females	32.90 $\pm$ 0.50 29.80–36.40	30.47 $\pm$ 0.95 23.80–36.00	30.21 $\pm$ 0.79 25.00–35.60	3.26 $\pm$ 0.56 0.80–8.60	3.31 $\pm$ 0.56 0.00–7.40	14
Males	31.08 $\pm$ 2.05 26.40–36.00	30.68 $\pm$ 1.62 26.80–34.00	29.16 $\pm$ 1.69 25.00–33.00	2.00 $\pm$ 0.74 0.20–3.60	2.96 $\pm$ 0.77 1.40–5.60	5
TBP						
Wet season						
Females	29.39 $\pm$ 0.64 24.00–34.00	24.24 $\pm$ 0.65 20.00–30.00	25.24 $\pm$ 0.85 18.80–31.20	5.86 $\pm$ 0.67 0.00–10.20	5.52 $\pm$ 0.61 1.20–11.40	17
Males	30.13 $\pm$ 0.98 26.20–33.20	24.50 $\pm$ 0.84 21.60–27.20	25.10 $\pm$ 0.82 22.80–28.00	5.63 $\pm$ 1.12 2.20–8.80	5.03 $\pm$ 1.32 1.00–8.60	6
Dry Season						
Females	30.55 $\pm$ 0.92 21.00–34.80	26.39 $\pm$ 0.98 20.00–32.40	27.48 $\pm$ 0.78 21.00–32.20	4.56 $\pm$ 0.95 0.20–13.00	3.45 $\pm$ 0.57 0.80–8.40	17
Males	27.43 $\pm$ 1.22 21.00–34.80	23.41 $\pm$ 0.90 19.00–29.40	23.47 $\pm$ 1.20 18.40–32.20	4.01 $\pm$ 0.98 1.00–14.40	4.24 $\pm$ 0.96 0.20–14.00	14
GP						
Wet season						
Females	32.34 $\pm$ 0.42 25.80–35.60	26.05 $\pm$ 0.51 20.40–31.00	26.81 $\pm$ 0.49 22.40–34.00	6.34 $\pm$ 0.56 0.00–13.20	5.68 $\pm$ 0.52 0.40–11.60	37
Males	33.48 $\pm$ 0.35 28.80–37.00	26.21 $\pm$ 0.66 20.00–34.60	27.78 $\pm$ 0.55 21.20–34.40	7.29 $\pm$ 0.75 0.00–15.00	5.87 $\pm$ 0.67 0.00–14.40	34
Dry Season						
Females	30.19 $\pm$ 0.55 22.00–35.40	25.34 $\pm$ 0.59 19.00–30.40	25.53 $\pm$ 0.54 18.60–30.40	5.23 $\pm$ 0.46 0.60–10.60	4.76 $\pm$ 0.43 0.40–12.00	32
Males	31.45 $\pm$ 0.61 23.20–37.40	25.38 $\pm$ 0.62 20.00–31.60	25.90 $\pm$ 0.65 20.20–33.20	6.48 $\pm$ 0.58 1.80–11.80	5.75 $\pm$ 0.60 0.60–12.80	31

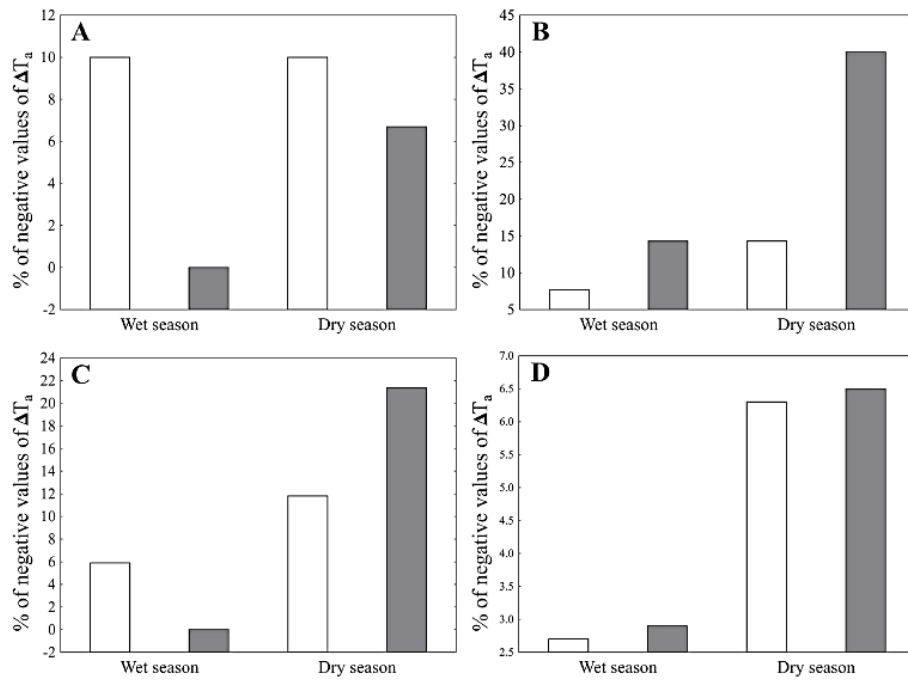


Figure 1. Percentages (%) of negative values of  $\Delta T_a$  for female (white bars) and male (gray bars) *Sceloporus grammicus* of four populations in central Mexico sorted by season. Populations: 'tree population' (TP, A), 'cactus population' (CP, B), 'tree-boulder population' (TBP, C), and 'grassland population' (GL, D).

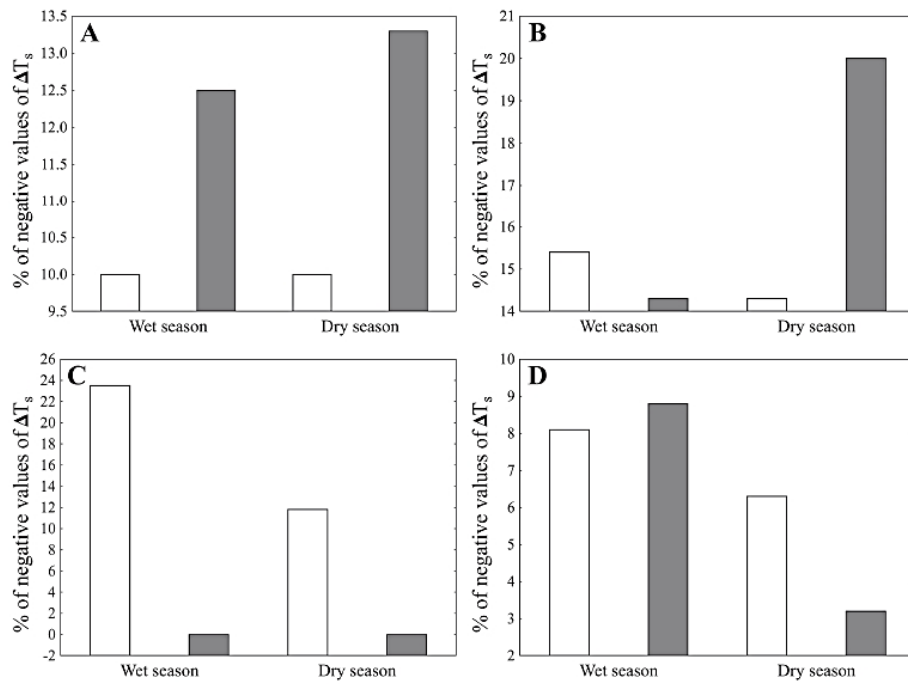


Figure 2. Percentages (%) of negative values of  $\Delta T_s$  for female (white bars) and male (gray bars) *Sceloporus grammicus* of four populations in central Mexico sorted by season. Populations: as in Figure 1.

values of  $\Delta T_a$  were female-biased in the wet season, whilst they were male-biased in the dry season (Fig. 1C). Conversely, those of  $\Delta T_s$  were female-biased in both seasons (Fig. 2C). The  $T_b$  of both sexes was positively correlated with  $T_a$  ( $r_s = 0.39$ ,  $P \leq 0.01$ ,  $n = 54$ ) and  $T_s$  ( $r_s = 0.48$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 54$ ), but not significantly correlated with SVL ( $r_s = -0.01$ ,  $P = 0.95$ ,  $n = 54$ ). In the GP, the effect of season was significant on thermal variables ( $F_{1,130} = 5.08$ ,  $P \leq 0.01$ ), but neither on sex ( $F_{1,130} = 1.82$ ,  $P = 0.15$ ) nor the interaction between them ( $F_{1,130} = -2.06$ ,  $P = 0.62$ ). However,  $T_b$  and  $T_s$  varied between seasons, but only  $T_b$  differed between sexes (Supplementary Table S4). Mean  $T_b$  and  $T_s$  were higher in the wet season than in the dry season, and in both seasons males had a higher  $T_b$  than females (Table 1). In both seasons, the percentages of negative values of  $\Delta T_a$  were slightly male-biased (Fig. 1D). Those of  $\Delta T_s$  were, however, male-biased in the wet season, but female-biased in the dry season (Fig. 2D). As in the other populations, the  $T_b$  of both sexes was positively correlated with  $T_a$  ( $r_s = 0.23$ ,  $P \leq 0.01$ ,  $n = 134$ ) and  $T_s$  ( $r_s = 0.31$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 134$ ), but not significantly correlated with SVL ( $r_s = 0.08$ ,  $P = 0.36$ ,  $n = 134$ ).

Highly significant effects of population ( $F_{3,311} = 3.70$ ,  $P \leq 0.001$ ) and season ( $F_{3,311} = 2.96$ ,  $P \leq 0.001$ ) on thermal variables were detected in all populations, but the interaction between them was not significant ( $F_{9,311} = -18.77$ ,  $P = 0.45$ ). All but one thermal variables varied interpopulationally, with only  $T_a$  indicating a trend towards significance (Supplementary Table S5). Mean  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_s$  differed interseasonally as well (Supplementary Table S5). Lizards from the

GP had a higher  $T_b$  than lizards in the other populations (Supplementary Table S6, Fig. 3A). Environmental temperatures ( $T_s$  and  $T_a$ ) were higher in the GP and CP than in the TP (Supplementary Table S6, Figs 3B–C). In both seasons, mean  $\Delta T_a$  was higher in the GP than in the CP (Supplementary Table S6). Across populations, mean  $\Delta T_a$  was higher in the GP than in the other populations (Supplementary Table S6, Fig. 3D). Mean  $\Delta T_s$  was higher in the GP compared with CP (Fig. 3E). Considering all populations, both thermoregulation indices were higher in the wet ( $\Delta T_a$ :  $5.91 \pm 0.28$ ;  $\Delta T_s$ :  $5.23 \pm 0.24$ ; for both variables  $n = 159$ ) than in the dry season ( $\Delta T_a$ :  $4.78 \pm 0.25$ ;  $\Delta T_s$ :  $4.46 \pm 0.23$ ; for both variables  $n = 168$ ;  $P \leq 0.01$  for  $\Delta T_a$  and  $P \leq 0.05$  for  $\Delta T_s$ ). The highest percentages of negative values of  $\Delta T_a$  were found in the TP and the CP during the wet season and dry season, respectively (Supplementary Table S6). Considering both seasons, CP lizards showed the highest percentages of negative values of  $\Delta T_a$  (Supplementary Table S6). The lizards of TBP and CP had the highest percentages of negative values of  $\Delta T_s$  in the wet season and dry season, respectively (Supplementary Table S6). When pooling both seasons, TBP lizards showed the highest percentages of negative values of  $\Delta T_s$  (Supplementary Table S6).

#### Perch height

Mean perch height did not differ between sexes and seasons in the TP (season effect:  $F_{1,56} = 0.41$ ,  $P = 0.11$ ; sex effect:  $F_{1,56} = 2.71$ ,  $P = 0.11$ ; interaction:  $F_{1,56} = 0.96$ ,  $P = 0.33$ ), CP

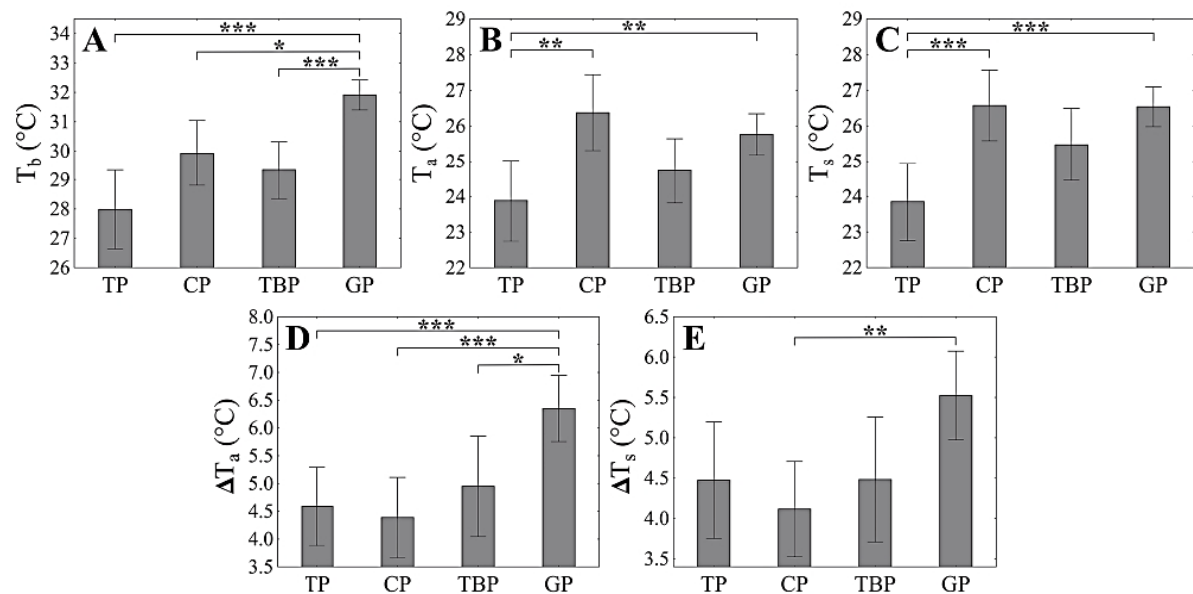


Figure 3. Summary of the variation in body (A), air (B), and substrate (C) temperatures, differences between body temperature and air temperature ( $\Delta T_a$ , D) and differences between body temperature and substrate temperature ( $\Delta T_s$ , E) between populations of *Sceloporus grammicus*. Populations: as in Figure 1. Asterisks between bars indicate significant differences between groups (\* $P \leq 0.05$ , \*\* $P \leq 0.01$ , \*\*\* $P \leq 0.001$ ). Error bars represent a 95% confidence intervals.

Table 2. Perch height (cm) of female and male *Sceloporus grammicus* of four populations in central Mexico sorted by season in central Mexico. Ranges for each group are shown below mean  $\pm$  SE. Abbreviations are as in Table 1.

	Females	n	Males	n
<b>TP</b>				
Wet season	170.00 $\pm$ 16.81	6	104.16 $\pm$ 26.30	7
	115.00–210.00		37.00–209.00	
Dry season	161.59 $\pm$ 12.88	35	144.83 $\pm$ 27.55	12
	16.00–320.00		19.00–290.00	
<b>CP</b>				
Wet season	87.85 $\pm$ 15.27	17	87.56 $\pm$ 14.88	15
	25.60–204.50		15.50–198.10	
Dry season	115.56 $\pm$ 15.42	10	109.96 $\pm$ 51.68	5
	43.10–190.00		30.00–300.00	
<b>TBP</b>				
Wet season	124.79 $\pm$ 19.33	13	154.67 $\pm$ 13.37	6
	23.60–220.00		110.00–192.00	
Dry season	164.79 $\pm$ 14.60	15	121.41 $\pm$ 17.86	11
	77.00–256.00		40.50–224.00	
<b>GP</b>				
Wet season	90.95 $\pm$ 8.06	36	87.15 $\pm$ 8.58	32
	28.50–209.10		10.00–223.00	
Dry season	128.88 $\pm$ 11.68	30	93.55 $\pm$ 10.55	24
	20.00–323.00		32.00–199.50	

(season effect:  $F_{1,43} = 1.37$ ,  $P = 0.25$ ; sex effect:  $F_{1,43} = 0.02$ ,  $P = 0.89$ ; interaction:  $F_{1,43} = 0.02$ ,  $P = 0.90$ ), and TBP (season effect:  $F_{1,41} = 0.03$ ,  $P = 0.86$ ; sex effect:  $F_{1,41} = 0.13$ ,  $P = 0.72$ ; interaction:  $F_{1,41} = 3.82$ ,  $P = 0.06$ ) (Table 2). In the TP, the snout-vent, forearm, and femur lengths of lizards did not correlate with perch height, but tibia length was negatively correlated with perch height (Table 3). None of the thermal variables were correlated with perch height in lizards of this population (Table 3). Similarly, in the CP and TBP, the morphological variables of the lizards did not correlate with perch height (Table 3). Regarding the relationship with thermal variables in the CP, all of them were positively correlated with perch height (Table 3). On the other hand, the  $T_b$  of lizards in the TBP was positively correlated with perch height, whilst  $T_a$  and  $T_s$  were not (Table 3). In the GP, females used higher perches in the dry than in the wet season ( $F_{1,118} = 5.17$ ,  $P \leq 0.05$ ), and they used marginally higher perches than males ( $F_{1,118} = 4.03$ ,  $P \leq 0.05$ ), but the interaction between both factors was not significant ( $F_{1,118} = 2.61$ ,  $P = 0.11$ ) (Table 2). Morphological variables of the GP lizards did not correlate (Table 3), but all thermal variables were negatively correlated with perch height (Table 3). Additionally, perch height differed between populations ( $F_{3,270} = 13.22$ ,  $P \leq 0.001$ ). Lizards of the TP ( $152.38 \pm 10.04$  cm,  $n = 60$ ) and TBP ( $141.28 \pm 9.01$  cm,  $n = 45$ ) used higher perches than lizards in the CP ( $96.01 \pm 9.42$  cm,  $n = 47$ ) and in the GP ( $99.79 \pm 5.00$  cm,  $n = 122$ ) (see also Fig. 4).

Table 3. Pearson correlation coefficients (r) between perch height and morphological and thermal variables in four populations of *Sceloporus grammicus* in central Mexico. Morphological variables are SVL, FOL, FL, and TL; all are in mm. Thermal variables are  $T_b$ ,  $T_a$ ,  $T_s$ ; all are in  $^{\circ}$ C. Abbreviations for morphological characteristics: SVL, snout-vent length; FOL, forearm length; FL, femur length; TL, tibia length. Abbreviations for populations and thermal characteristics follow Table 1. n, sample size. \* $P \leq 0.05$ , \*\* $P \leq 0.01$ .

	TP	CP	TBP	GP
Trait / n	60	47	45	122
SVL	0.08	0.19	0.22	0.08
FOL	-0.14	-0.24	0.04	-0.09
FL	-0.04	-0.01	-0.19	-0.13
TL	-0.26 *	-0.20	0.01	-0.11
$T_b$	0.03	0.40 **	0.36 *	-0.26 **
$T_a$	-0.07	0.29 *	0.09	-0.19 *
$T_s$	-0.13	0.35 *	0.29	-0.27 **

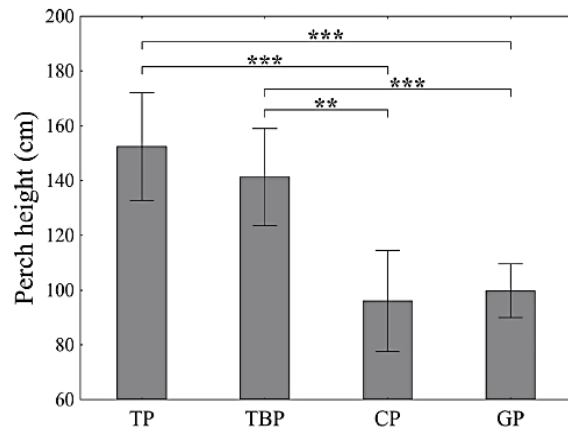


Figure 4. Variation in perch height between four populations of *Sceloporus grammicus*. Abbreviations follow Figure 1. Asterisks between bars indicate significant differences between groups according to Bonferroni post hoc tests (\*\* $P \leq 0.01$ , \*\*\* $P \leq 0.001$ ). Error bars represent a 95% confidence intervals.

## Discussion

### Morphology

Sexual size dimorphism (SSD) was apparent in all lizard populations examined and this result fully supports our first prediction, but the second prediction only partially. Despite differences in habitat use, our analyses indicate that the direction of sexual selection in males is similar in all populations. However, the intensity of the fecundity advantage might be greater in females of the TP and GP than those in the CP and TBP. In the Asian lacertid lizard *Takydromus septentrionalis*, female populations differ

in abdominal length, i.e., those that have shorter abdomens produce eggs with lower egg masses (DU et al. 2005). In addition, body size and reproductive traits in the Asian agamid *Phrynocephalus przewalskii* are related to food availability in that larger females produce more and larger eggs in localities with higher food availability than those where less food is available (ZENG et al. 2013). Hence, our results might be indirect evidence of a greater food availability in the TP and the GP, which potentially promotes female reproductive trait variation in *S. grammicus*; however, this assumption still remains to be tested. Despite that, our results about intersexual variation in abdominal volume should be taken with certain caution, given that, in some cases, we could not clearly identify (by abdominal palpation) the reproductive status of females with greater abdominal volumes.

Males and females of the TBP were smaller, had shorter forearm lengths and were lighter in weight than those from the other populations. These results partially support our third prediction and are consistent with the findings of previous studies of *S. grammicus* (LOZANO et al. 2020) and other lizard species (HERREL et al. 2002, HOPKINS & TOLLEY 2011, LATTANZIO et al. 2020), i.e., that lizards in open habitats have longer forearms, which enhances their performance in climbing on irregular and three-dimensional substrates (MELVILLE & SWAIN 2000) and moving about in sparsely vegetated areas (HOPKINS & TOLLEY 2011). Large-bodied and long-limbed females of the TP, CP, and GP would be able to have improved sprint speeds, enhancing their predation success on specific prey types or escaping from potential predators (MELVILLE & SWAIN 2000, LOSOS et al. 2006). Conversely, short-limbed females of the TBP probably would not run faster, but could be expected to leap farther than their counterparts in the other populations. The larger body sizes of males in the open-canopy habitats (CP and GP) might be the outcome of the dryness and seasonality of these environments, which promotes a high intensity of competition for resources (e.g., females, shelters, and basking sites) among males, as occurs in *Anolis* lizards (LOSOS 2009).

#### Thermal ecology

The results of sexual variation in  $T_b$  of the GP partially support our fourth and fifth predictions. Two contrasting sexual patterns were found in  $T_b$  of *S. grammicus*: one in which males attain higher  $T_b$  than females (ANDREWS et al. 1997, WOOLRICH-PIÑA et al. 2006) and another in which there is no substantial intersexual variation in  $T_b$  (LEMONS-ESPINAL & BALLINGER 1995, ANDREWS et al. 1997, DÍAZ DE LA VEGA-PÉREZ et al. 2019). Our results from the GP fit the first pattern, whereas those of the TP, CP, and TBP fit the second pattern. Although lizards within the same population are generally exposed to similar thermal environments, they will often select specific microclimatic conditions. For example, territorial males of *S. jarrovi* have better or more access than females to microhabitats

with higher thermal quality for thermoregulation, thus this circumstance contributes to intersexual differences in  $T_b$  (BEAL et al. 2014). The similarity in  $T_b$  between the sexes in the other three populations concurs with the fact that females had higher percentages of negative values of  $\Delta T_s$  and  $\Delta T_a$  than males, suggesting that they actively thermoregulate in a manner similar to males (VRCIBRADIC & ROCHA 1998, KIEFER et al. 2007, MAIA-CARNEIRO & ROCHA 2013).

In all populations, the  $T_b$  of lizards was positively correlated with  $T_a$  and  $T_s$ , but the relationship was always stronger with  $T_s$ . Additionally, the correlation coefficients of both relationships were higher in the TP and CP than in the TBP and GP. Our results confirm that the heat gain strategy of *S. grammicus* consists of both thigmothermy and heliothermy, as occurs in populations of urban areas (WOOLRICH-PIÑA et al. 2006) and of high-altitude habitats (DÍAZ DE LA VEGA-PÉREZ et al. 2019). During the coolest periods of the day, many lizard species assume body postures that maximize heat gain (either from thigmothermy or heliothermy), whereas in the hottest periods, they adopt postures that favour heat loss (GILLIS 1991, MCCONNACHIE et al. 2009). Although we did not directly evaluate body posture and sun exposure of lizards, our study may support the idea that the thigmothermic strategy of *S. grammicus* may vary between populations inhabiting contrasting habitats, as has been noted in other lizard species (GILLIS 1991, MCCONNACHIE et al. 2009).

The results of interpopulational variation in  $T_b$ , environmental temperatures ( $T_s$  and  $T_a$ ) and behavioural thermoregulation ( $\Delta T_s$  and  $\Delta T_a$ ) partially support our sixth expectation and are consistent with previous studies of different lizard genera, which have found that lizards from open-canopy habitats are generally exposed to higher environmental temperatures and thus achieve higher body temperatures than conspecifics in closed-canopy habitats (HUEY 1974, WILLIAMS & MCBRAYER 2015, TERRA et al. 2018). On the other hand, this intraspecific variation contrasts with the conservative pattern of thermal ecology found in studies of *Sceloporus* and other lizard genera, probably reflecting an ancestral condition (GILLIS 1991, ANDREWS 1998). This conservative pattern in thermal ecology across populations of the same species has been observed even though they are found in differently structured habitats and experience contrasting thermal environments (ANDREWS 1998, SALES & FREIRE 2019). In sum, we demonstrated that *S. grammicus* is relatively plastic in its thermal traits, and the way it behaviourally thermoregulates will depend on the structure of the habitat it uses.

Throughout our comparative approach, we found that most of the morphological and thermal characteristics are subject to conspicuous intraspecific variation in *S. grammicus*. Previous studies in *Anolis* and *Sceloporus* lizards have uncovered different patterns across species and populations: 1) thermal biology exhibits more divergence than does morphology, 2) diversification of thermal biology often follows diversification in morphology, and 3) thermal biology is similar but morphology diverges conspicuously



(GUNDERSON et al. 2018, MUÑOZ & LOSOS 2018, LATTANZIO et al. 2020). In this manner, multiple contrasting selective pressures (natural and sexual) can operate simultaneously, promoting patterns of both similarity and divergence, and behaviour may be the bridge that links these outcomes (MUÑOZ & LOSOS 2018). Despite being larger in many morphological characteristics, males did not necessarily attain a higher  $T_b$  than females, except in the GP. In fact, percentages of negative values of  $\Delta T_s$  and  $\Delta T_a$  indicated that the behavioural thermoregulation of females is sometimes similar to, or even as precise as, the behavioural thermoregulation of males (SALES & FREIRE 2019). This is particularly relevant considering that the  $T_b$  of females will enhance offspring fitness by accelerating embryogenesis and thus parturition (SHINE & DOWNES 1999). Thereby, the ability of *S. grammicus* to take advantage of its available thermal environments depends on the way it behaviourally makes the most of its morphology, which in turn affects the preferred type and height of its perch.

#### Perch height

The results of the effects of sex and season on perch height did not confirm our seventh prediction, but weakly supported our eighth prediction. Both patterns are consistent with those found in *S. melanorhinus*, in which females use higher perches than males and there is no seasonal variation in perch height (GARCÍA et al. 2010). Hence, the females and males of *S. grammicus* in our study used the same perch height throughout the year for foraging, social interactions, and in some instances for thermoregulation (see next paragraph). The seasonal variation in perch height by females of the GP could be linked to the seasonal foraging rate, avoidance of certain social interactions or potential predators, or even to remain close to specific refuges, as occurs in other lizard species (GARCÍA et al. 2010). Considering the unique relationship between perch height and  $T_b$  found in each studied population, it is possible that each of these aspects is enhanced in females and males if they attain or maintain a higher and/or stable  $T_b$ .

In all populations, the morphological variables of our studied lizards were not correlated with perch height. Thus, our ninth expectation is not fulfilled. On the other hand, each population exhibited a unique pattern of relationship between thermal variables and perch height. These patterns are similar to those found in *S. occidentalis*, in which the body and environmental temperatures of some populations were independent of perch height (ADOLPH 1990), whereas in others, thermal characteristics were a primary factor modulating perch use (ASBURY & ADOLPH 2007). Our studied lizards of the GP used higher perches (up to two metres above ground) to behaviourally lower their  $T_b$  (especially around midday when the ambient temperature is higher on the ground), whereas lizards in the CP and TBP used higher perches (two metres above ground) to attain a higher  $T_b$  (during the

morning when the environment is cooler on the ground; STEVENSON 1985).

Results of interpopulational variation in perch height failed to confirm our tenth expectation and match a pattern found in *Anolis aeneus*, which was found to perch higher in a closed forest than it would in more open habitats, because of better access to insolation in the former that is not available at lower heights in that habitat (HARRIS et al. 2004). As mentioned previously, each population selects a specific perch height according to their thermal environment (except in the TP), which directly affects their  $T_b$ . Comparative and experimental studies in other *Anolis* species have found that lizard perch height also changes with the habitat in the presence of conspecifics and potential predators, triggering changes in behaviour and morphology, both of which improve its chances of survival (LOSOS et al. 1993, 2004). *Sceloporus grammicus* shares its habitat with three lizard species and one snake species in the TP, whereas six lizards and two snakes co-occur in the TBP, just one lizard and two snakes in the CP, and two lizards and three snakes in the GP (Supplementary Table S7). Thus, it is likely that the intensity of competition and predation on *S. grammicus* would vary between the studied populations, and as a result, the lizards respond by perching at a height that allows them to avoid or diminish these biotic interactions as to enhance their chances of survival. Nonetheless, other behaviours such as scanning for specific prey, searching for mates, and territoriality, could be determinants of the height at which *S. grammicus* perch in each population, as occurs in other lizard species (ANDREWS 1971).

In conclusion, throughout its wide distribution range, *S. grammicus* encounters a great variety of combinations of environmental factors, suggesting that not all populations experience the same degree of selective pressures. Therefore, we could not expect that different types of traits will diverge in the same trajectory. Our morphological comparisons demonstrated that the direction of sexual selection in males is similar in all populations, while the intensity of fecundity advantage is greater in females of the TP and GP than those in the CP and TBP. This latter selective pressure is of remarkable importance to population dynamics, which finally determines its own persistence over time and space. Our thermal ecology analyses demonstrate that intersexual variation is the exception rather than the rule and, despite marked interpopulational differences in morphology, seasonality and habitat type play a more relevant role in the thermoregulation of this lizard species. In this regard, the plasticity of thermal traits in *S. grammicus* is complex and could be beneficial in the face of the current events of climate change and global warming. Perch height usage is not influenced by sex or by season, but exceptions do occur even if they are rare, as our results indicate. Overall, these results improve our knowledge of the ecology of a widely distributed lizard species, especially of the genus *Sceloporus*, of which many species continue to be little known to herpetologists despite their being quite diverse and abundant in North America.

## Acknowledgements

We thank H. A. PÉREZ-MENDOZA, N. P. PAVÓN, and P. OCTAVIO-AGUILAR for providing helpful comments on an earlier draft of this manuscript, as well as the authorities and landowners in the study areas for giving permission to enter their lands and even providing accommodation during our fieldwork. We also thank I. MAGNO-BENÍTEZ, R. CRUZ-ELIZALDE, I. REAÑO-HERNÁNDEZ, C. BERRIOZABAL-ISLAS, I. MORENO, J. HERNÁNDEZ, D. LARA-TUFIÑO, B. LARA, L. TORRES, A. GARCÍA-ROSALES, A. ARANDA, A. MARTÍN, M. RAMÍREZ, S. ALDAPE, J. O. DÍAZ-MARÍN, M. E. MARÍN-DE GANTE, and R. LURÍA-MANZANO for their assistance in the field. This study is part of the PhD research of the senior author (CÉSAR A. DÍAZ-MARÍN), in the program Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to CÉSAR A. DÍAZ-MARÍN (Number 771295) by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Fieldwork was approved under collecting permits SGPA/DGVS/06181/17 and SGPA/DGVS/004007/18 issued by the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. We are grateful to A. KUPFER and an anonymous reviewer for their useful comments that improved our manuscript.

## References

- ADOLPH, S. C. (1990): Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. – *Ecology*, **71**: 315–327.
- ANDERSON, M. J. (2001): A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. – *Austral Ecology*, **26**: 32–46.
- ANDREWS, R. M. (1971): Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. – *Ecology*, **52**: 262–270.
- ANDREWS, R. M. (1998): Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. – *Journal of Thermal Biology*, **23**: 329–334.
- ANDREWS, R. M., F. R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ & M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ (1997): Body temperatures of female *Sceloporus grammicus*: thermal stress or impaired mobility? – *Copeia*, **1997**: 108–115.
- ASBURY, D. A. & S. C. ADOLPH (2007): Behavioural plasticity in an ecological generalist: microhabitat use by western fence lizards. – *Evolutionary Ecology Research*, **9**: 801–815.
- BEAL, M. S., M. S. LATTANZIO & D. B. MILES (2014): Differences in thermal physiology of adult Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) in relation sex and body size. – *Ecology and Evolution*, **4**: 4220–4229.
- CAROTHERS, J. H., P. A. MARQUET & F. M. JAKSIC (1998): Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. – *Revista Chilena de Historia Natural*, **71**: 39–50.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua) (2010): Información climatológica del Servicio Meteorológico Nacional. – Available at <http://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica>, accessed Oct 16, 2020.
- DÍAZ DE LA VEGA-PÉREZ, A. H., R. BARRIOS-MONTIEL, V. H. JIMÉNEZ-ARCOS, A. BAUTISTA & E. BASTIAANS (2019): High-mountain altitudinal gradient influences thermal ecology of the Mesquite Lizard (*Sceloporus grammicus*). – *Canadian Journal of Zoology*, **97**: 659–668.
- DU, W. G., X. JI, Y. P. ZHANG, X. F. XU & R. SHINE (2005): Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). – *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**: 443–453.
- FLORES-HUITZIL, E., A. J. COOMBES & J. L. VILLASEÑOR (2020): Las angiospermas ruderales del municipio de Coronango, Puebla, México. – *Acta Botánica Mexicana*, **127**: e1601.
- GARCÍA, E. (2004): Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Quinta edición. – Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- GARCÍA, A., M. VALTIERRA-AZOTLA & B. C. LISTER (2010): Behavioral responses to seasonality by two Sceloporine lizard species from a tropical dry forest. – *Animal Biology*, **60**: 97–113.
- GARLAND, JR. T., & J. B. LOSOS (1994): Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles – pp. 240–302 in: WAINWRIGHT, P. C. & S. M. REILLY (eds): *Ecological morphology: integrative organismal biology*. – University of Chicago Press.
- GILLIS, R. (1991): Thermal biology of two populations of red-chinned lizards (*Sceloporus undulatus erythrocheilus*) living in different habitats in Southcentral Colorado. – *Journal of Herpetology*, **25**: 18–23.
- GOODMAN, B. A., S. C. HUDSON, J. L. ISAAC & L. SCHWARZKOPF (2009): The evolution of body shape in response to habitat: is reproductive output reduced in flat lizards? – *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, **63**: 1279–1291.
- Guidelines for the Use of Animals (2012): Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. – *Animal Behaviour*, **83**: 301–309.
- GUNDERSON, A. R., D. L. MAHLER, & M. LEAL (2018): Thermal niche evolution across replicated *Anolis* lizard adaptive radiations. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**: 20172241.
- HAMMER, Ø., D. HARPER & P. RYAN (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1–9.
- HARRIS, B. R., D. T. YORKS, C. A. BOHNERT, J. S. PARMERLEE JR. & R. POWELL (2004): Population densities and structural habitats in lowland populations of *Anolis* lizards in Granada. – *Caribbean Journal of Science*, **40**: 31–40.
- HERNÁNDEZ-SALINAS, U., A. RAMÍREZ-BAUTISTA, A. LEYTE-MANRIQUE & G. R. SMITH (2010): Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. – *Herpetologica*, **66**: 12–22.
- HERREL, A., J. J. MEYERS & B. VANHOODYONCK (2001): Correlations between habitat use and body shape in a phrynosomatid lizard (*Urosaurus ornatus*): a population-level analysis. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **74**: 305–314.
- HERREL, A., J. J. MEYERS & B. VANHOODYONCK (2002): Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **77**: 149–163.
- HOPKINS, K. P. & K. A. TOLLEY (2011): Morphological variation in the cape dwarf chameleon (*Bradypodion pumilum*) as a consequence of spatially explicit habitat structure differences. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **102**: 878–888.

- HUEY, R. B. (1974): Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. – *Science*, **184**: 1001–1003.
- HUEY, R. B. (1991): Physiological consequences of habitat selection. – *The American Naturalist*, **137**: 91–115.
- HUEY, R. B. & E. R. PIANKA (1977): Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, **58**: 1066–1075.
- HUEY, R. B. & E. R. PIANKA (2007): Lizard thermal biology: do genders differ? *The American Naturalist*, **170**: 473–478.
- KIEFER, M. C., M. VAN SLUYS & C. F. D. ROCHA (2005): Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: Do body temperatures vary along their geographic range? – *Journal of Thermal Biology*, **30**: 449–456.
- KIEFER, M. C., M. VAN SLUYS & C. F. D. ROCHA (2007): Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. – *Acta Zoologica*, **88**: 81–87.
- LATTANZIO, M. S., M. J. MCCANN & M. MANION (2020): Geographic variation in the ecomorphology and thermal ecology of a widespread lizard. – *Herpetologica*, **76**: 31–42.
- LEMOES-ESPINAL, J. A. & R. E. BALLINGER (1995): Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. – *Canadian Journal of Zoology*, **73**: 2184–2191.
- LEYTE-MANRIQUE, A., U. HERNÁNDEZ-SALINAS, A. RAMÍREZ-BAUTISTA, V. MATA-SILVA & J. C. MARSHALL (2017): Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. – *Integrative Zoology*, **12**: 198–210.
- LOSOS, J. B. (2009): Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. – Berkeley, California, University of California Press.
- LOSOS, J. B., D. J. IRSCHICK, & T. W. SCHOENER (1994): Adaptation and constraint in the evolution of specialization of Bahamian *Anolis* lizards. – *Evolution*, **48**: 1786–1798.
- LOSOS, J. B., J. C. MARKS & T. W. SCHOENER (1993): Habitat use and ecological interactions of an introduced and a native species of *Anolis* lizard on Grand Cayman, with a review of the outcomes of anole introductions. – *Oecologia*, **95**: 525–532.
- LOSOS, J. B., T. W. SCHOENER, R. B. LANGERHANS, D. A. SPILLER (2006): Rapid temporal reversal in predator-driven natural selection. – *Science*, **314**: 1111.
- LOSOS, J. B., T. W. SCHOENER, & D. A. SPILLER (2004): Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. – *Nature*, **432**: 505–508.
- LOVICH, R. E. (2012): Techniques for reptiles in difficult-to-sample habitats. – pp. 167–196 in: McDIARMID, R. W., M. S. FOSTER, C. GUYER, J. W. GIBBONS & N. CHERNOFF (eds): Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring. – University of California Press.
- LOZANO, A., A. RAMÍREZ-BAUTISTA & R. CRUZ-ELIZALDE (2020): Intraspecific variation in a lizard from the Central Mexican Plateau: intersexual differences in size and shape explored. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **131**: 656–666.
- MAIA-CARNEIRO, T. & C. F. D. ROCHA (2013): Seasonal variations in behaviour of thermoregulation in juveniles and adults *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a remnant of Brazilian restinga. – *Behavioural Processes*, **100**: 48–53.
- MAIA-CARNEIRO, T. & C. F. D. ROCHA (2020): Diverging temporal and thermal niche dimensions favor syntopy of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae). – *Biologia*, **76**: 1–14.
- MCCONNACHIE, S., G. J. ALEXANDER & M. J. WHITING (2009): Selected body temperature and thermoregulatory behavior in the sit-and-wait foraging lizard *Pseudocordylus melanotus*. – *Herpetological Monographs*, **23**: 108–122.
- MELVILLE, J. & R. SWAIN (2000): Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). – *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**: 667–683.
- MUÑOZ, M. M. & J. B. LOSOS (2018): Thermoregulatory behavior simultaneously promotes and forestalls evolution in a tropical lizard. *The American Naturalist*, **191**: 15–26.
- ORTEGA, Z., A. MENCÍA, K. MARTINS, P. SOARES, V. L. FERREIRA & L. G. OLIVEIRA-SANTOS (2019): Disentangling the role of heat sources on microhabitat selection of two Neotropical lizard species. – *Journal of Tropical Ecology*, **35**: 149–156.
- QUINN, G. & M. KEOUGH (2002): Experimental design and data analysis for biologists. – Cambridge University Press, New York.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., & M. BENABIB (2001): Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of Mexico: effect of the reproductive season. – *Copeia*, **2001**: 187–193.
- RZEDOWSKI, J. (2006): Vegetación de México, 1ra edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. – Limusa, Ciudad de México, México.
- SALES, R. F. D. & E. M. X. FREIRE (2019): Behavioral adaptations in *Ameivula ocellifera* (Squamata: Teiidae) in response to thermal environmental changes. – *Phyllomedusa*, **18**: 225–240.
- SCHARF, I. & S. MEIRI (2013): Sexual dimorphism of heads and abdomens: Different approaches to “being large” in female and male lizards. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **110**: 665–673.
- SHINE, R. (1989): Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. – *The Quarterly Review of Biology*, **64**: 419–461.
- SHINE, R. (1992): Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? – *Evolution*, **46**: 828–833.
- SHINE, R. & S. J. DOWNES (1999): Can pregnant lizards adjust their offspring phenotypes to environmental conditions? – *Oecologia*, **119**: 1–8.
- SITES, J. W. JR. (1982): Morphological variation within and among three chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. – *Copeia*, **1982**: 920–941.
- SMITH, G. R. & R. E. BALLINGER (2001): The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. – *Contemporary Herpetology*, **2001**: 1–28.
- STEVENSON, R. D. (1985): Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. – *The American Naturalist*, **125**: 102–117.
- TERRA, J. S., Z. ORTEGA & V. L. FERREIRA (2018): Thermal ecology and microhabitat use of an arboreal lizard in two different Pantanal wetland phytophysionomies (Brazil). – *Journal of Thermal Biology*, **75**: 81–87.

- TINKLE, D. W. (1967): The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. – Miscellaneous Publications, University of Michigan Museum Zoology, **132**: 1–182.
- VITT, L. J., T. C. S. AVILA-PIRES, M. C. ESPÓSITO, S. S. SARTORIUS & P. A. ZANI (2003): Sharing Amazonian rain-forest trees: ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae). – Journal of Herpetology, **37**: 276–285.
- VITT, L. J., G. R. COLLI, J. P. CALDWELL, D. O. MESQUITA, A. A. GARDA & G. R. FRANCA (2007): Detecting variation in micro-habitat use in low-diversity assemblages across small-scale habitat gradients. – Journal of Herpetology, **41**: 654–663.
- VITT, L. J., D. B. SHEPARD, G. H. C. VIEIRA, J. P. CALDWELL, C. R. COLLI & D. O. MESQUITA (2008): Ecology of *Anolis nitens brasiliensis* in Cerrado Woodlands of Cantão. – Copeia, **2008**: 144–153.
- VRCIBRADIC, D. & C. F. D. ROCHA (1998): The ecology of the skink *Mabuya frenata* in an area of rock outcrops in south-eastern Brazil. – Journal of Herpetology, **32**: 229–237.
- WILLIAMS, S. C. & L. D. MCBRAYER (2015): Behavioral and ecological differences of the Florida scrub lizard (*Sceloporus woodi*) in scrub and sandhill habitat. – Florida Scientist, **78**: 95–110.
- WOOLRICH-PIÑA, G. A., J. A. LEMOS-ESPINAL, L. OLIVER-LÓPEZ, M. E. CALDERÓN-MÉNDEZ, J. E. GONZÁLEZ-ESPINOZA, F. CORRREA-SÁNCHEZ & R. MONTOYA-AYALA (2006): Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. – Acta Zoológica Mexicana, **22**: 137–150.
- ZAR, J. H. (2010): Biostatistical analysis. – Prentice Hall, –Upper Saddle River, New Jersey, United States.
- ZENG, Z. G., J. M. ZHAO & B. J. SUN (2013): Life history variation among geographically close populations of the toad-headed lizards (*Phrynocephalus przewalskii*): Exploring environmental and physiological associations. – Acta Oecologica, **51**: 28–33.

Supplementary Figure S1. Structural differences between habitats used by the central Mexican *Sceloporus grammicus* populations analysed.

### Supplementary data

The following data are available online:

Supplementary Table S1. Sexual dimorphism in morphological characteristics of four populations of *Sceloporus grammicus* in central Mexico.

Supplementary Table S2. Multiple nonlinear regression between seasons and sexes of the thermal characteristics of the cactus population.

Supplementary Table S3. Multiple nonlinear regression between seasons and sexes of the thermal characteristics of the tree–boulder population.

Supplementary Table S4. Multiple nonlinear regression between seasons and sexes of the thermal characteristics of the grassland population.

Supplementary Table S5. Multiple nonlinear regression across populations and between seasons of the thermal characteristics of *Sceloporus grammicus*.

Supplementary Table S6. Thermal characteristics of four populations of *Sceloporus grammicus* by season in central Mexico.

Supplementary Table S7. Field records of the lizard and snake species that occur in sympatry with *Sceloporus grammicus* in the analysed populations.

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

## **CAPÍTULO II B**

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24 **Thermal divergence in a color polymorphic lizard inhabiting contrasting**  
25 **environments in central Mexico**

26 César A. Díaz-Marín<sup>1,\*</sup>, Aurelio Ramírez-Bautista<sup>1,\*</sup>, Hibrain A. Pérez-Mendoza<sup>2</sup>,  
27 Aaron García-Rosales<sup>3</sup> and Christopher K. Akcali<sup>2</sup>

28 <sup>1</sup>Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas,  
29 Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de  
30 Hidalgo, km 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo, 42184, Mineral de La Reforma,  
31 Hidalgo, México. Correspondence: [cesaardm@hotmail.com](mailto:cesaardm@hotmail.com),  
32 [ramibautistaa@gmail.com](mailto:ramibautistaa@gmail.com).

33 <sup>2</sup>Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México,  
34 Av. De Los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, 54090, Tlalnepantla de Baz, Estado  
35 de México, México.

36 <sup>3</sup>Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal, Departamento de Biología,  
37 Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No.  
38 186, Vicentina, Iztapalapa, 09340, Ciudad de México, México.

39  
40  
41

42 The niche partitioning hypothesis predicts differential use of resources among morphs  
43 depending on resource dynamics and morph frequencies. Additionally, morphs might  
44 select microhabitats favorable for the regulation of body temperature through behavioral  
45 mechanisms. Intra- and intersexual social interactions among morphs can also affect  
46 patterns of niche partitioning among morphs. Here, we evaluated whether body size,  
47 thermal traits (body and environmental temperatures, and behavioral thermoregulation),  
48 microhabitat use, and perch height differ among male and female throat color morphs of  
49 the lizard *Sceloporus grammicus* in four different habitat types. Color morphs of both  
50 sexes differed in body size, thermal traits, and perch height but not microhabitat use.  
51 Lizards of grassland and xeric scrubland were larger, and had greater values of thermal  
52 traits but exhibited lower perch height than lizards of mountain cloud forest and pine-  
53 oak forest. We found clear evidence of thermal niche partitioning and partial space

54 niche partitioning among color morphs of both sexes of *S. grammicus* in central  
55 Mexico. These results improve our knowledge of the ecology of color polymorphic  
56 vertebrate species and show that color morphs of each sex have specific trait  
57 combinations to facilitate the use of thermal resources.

58 **Keywords:** Behavioral thermoregulation, microhabitat use, perch height, polymorphism,  
59 thermal niche partitioning.

60  
61

## 62 **BACKGROUND**

63 Many ectothermic species show conspicuous color morphs that often differ in  
64 morphology and behavior (reviewed in McKinnon and Pierotti 2010; Wellenreuther et  
65 al. 2014; Stuart-Fox et al. 2021) which might affect their thermal properties and the  
66 ultimately color morph fitness (Smith and Ballinger 2001; Ord and Stamps 2017;  
67 McLean and Stuart-Fox 2014). The niche partitioning hypothesis has been implied as  
68 one of the main mechanisms that maintain relative equal fitness of color morphs  
69 through intermorph differentiation in resource use (e.g., thermal environment,  
70 microhabitats, and perch height; Van Valen 1965; Van Valen and Grant 1970).  
71 Alternatively, natural and sexual selection can also affect the presence and absence of  
72 certain morphs within and among populations (Chunco et al. 2007; Corl et al. 2010b;  
73 Wellenreuther et al. 2014; Stuart-Fox et al. 2021), and subsequently, the degree of niche  
74 partitioning in each environment.

75 The niche partitioning hypothesis considers that color morphs (of either sex)  
76 might possess a set of morphological (e.g., body size and body condition) and  
77 behavioral traits (e.g., aggressiveness and territoriality) that enable them to exploit  
78 different resources (e.g., thermal environments and microhabitats) based on their  
79 ecological requirements (Skúlason and Smith 1995; Chunco et al. 2007; Paterson and  
80 Blouin-Demers 2018; Stuart-Fox et al. 2021). Within each population, some color  
81 morphs might use a greater variety of thermal environments, microhabitats, and perch  
82 height than others, where each morph is occupying a unique ecological niche (Van  
83 Valen 1965; Van Valen and Grant 1970). Hence, body temperature and performance  
84 might show intermorph variation depending on the distribution, density, and availability  
85 of these resources, as well as the frequency of occurrence of each morph within each  
86 population (Skúlason and Smith 1995; Chunco et al. 2007). Additionally, the usage of  
87 specific microhabitats and perches might be determined by those that favor active

88 regulation of body temperature through behavioral mechanisms (i.e. behavioral  
89 thermoregulation; Huey 1991; Carothers et al. 1998) or more mates that enhance morph  
90 reproductive success (Sinervo and Lively 1996).

91 For instance, in the lizards *Ctenophorus decresii*, *Liolaemus sarmientoi*, and *Uta*  
92 *stansburiana*, the orange morph is larger, more aggressive, and has greater endurance  
93 than the other color morphs, which provides them with a competitive advantage in  
94 controlling territories with better quality resources, excluding or limiting the access to  
95 the other color morphs (Sinervo et al. 2000b; Calsbeek et al. 2010; Corl et al. 2010a;  
96 McLean et al. 2015; Fernández et al. 2018). Additionally, spatial variation in selection  
97 and local adaptation promote climatic affinities of color morphs (McLean et al. 2015;  
98 Pérez i de Lanuza et al. 2018; Stuart-Fox et al. 2021; Lattanzio 2022), which in turn  
99 reflects geographic variation in morph composition within a specie's range (Corl et al.  
100 2010b; McLean et al. 2015; Stuart-Fox et al. 2021). Recent research has demonstrated  
101 that in male of *Urosaurus ornatus*, blue morphs use habitats with wetter and cooler  
102 environments, while orange and yellow morphs usage more seasonal conditions and  
103 drier and warmer environments (Lattanzio 2022). Likewise, in the color morphs of  
104 *Podarcis muralis*, yellow and yellow-orange morphs occupy environments with high  
105 temperature seasonality and precipitation compared to white, orange, and white-orange  
106 morphs which are more widely distributed across climatic regions (Pérez i de Lanuza et  
107 al. 2018). At a local scale, however, the orange morph utilizes more vegetated and  
108 wetter microhabitats (Pérez i de Lanuza and Carretero 2018).

109 In both cases, the space niche partitioning is accomplished through divergence  
110 on physiological tolerance, morphological traits, and microhabitat usage of each color  
111 morph, leading to the occupation of a specific space niche (Skúlason and Smith 1995;  
112 Chunco et al. 2007). However, few studies have assessed whether color morphs of  
113 polymorphic lizard species show thermal niche partitioning (Gvoždík 2018) potentially  
114 associated with space niche partitioning (e.g., Fernández et al. 2018; Paterson and  
115 Blouin-Demers 2018). Both niche dimensions are relevant in the face of  
116 macroecological current and future events, such as morphic speciation, global warming,  
117 and climate change, which highlights the necessity of integrative assessments in color  
118 polymorphic species.

119 Here we evaluate the niche partitioning hypothesis in the thermal (i.e. field body  
120 and environmental temperatures, as well as behavioral thermoregulation) and spatial  
121 (i.e. microhabitat use and perch height) dimensions of male and female color throat



122 morphs of the lizard *Sceloporus grammicus* in four different habitats in central Mexico.  
123 Our main goal was to investigate whether body size, body temperature, behavioral  
124 thermoregulation, microhabitat use, and perch height vary among male and female  
125 throat color morphs of *Sceloporus grammicus* in four different habitats. Specifically, we  
126 were interested to detect differences in body size, thermal traits, and perch height within  
127 and among habitats and color morphs of each sex. While comparisons of microhabitat  
128 use were restricted to evaluations among color morphs of each sex within analyzed  
129 habitats.

## 130 MATERIAL AND METHODS

### 131 Study species

132 *Sceloporus grammicus* is a small-sized, sexually dimorphic phrynosomatid  
133 lizard found in diverse habitat types from the southern United States to central-south  
134 Mexico (Sites 1982). In both sexes, color morphs show three main throat colors: orange,  
135 yellow, and white, and their combinations; however, males also exhibit blue instead of  
136 white (Bastiaans et al. 2013 2014). Additionally, color combinations and the frequency  
137 of morph occurrence might vary within and across populations (Bastiaans et al. 2013  
138 2014).

139 The polychromatism and wide distribution of *S. grammicus* make it a good  
140 system for testing different hypotheses and predictions relating to thermal and space  
141 niche partitioning. Previous work on lizard thermal ecology have shown that body  
142 temperature represents the outcome of the joint effect of body size, behaviour, and the  
143 structural properties of their thermal environment (Huey 1991; Grover 1996; Carothers  
144 et al. 1998; Gvoždík 2002; Goerge and Miles 2023). Hence, largest and more  
145 aggressive, dominant, and territorial lizards competitively exclude other ones from  
146 thermal microhabitats and perches, which in turn would affect their degree of behavioral  
147 thermoregulation and their body temperatures (Yewers et al. 2017; Fernández et al.  
148 2018). Considering this background and the climatic affinities, physiological tolerance,  
149 and behavior of color morphs in phrynosomatid lizards, we expect that the most  
150 dominant color morphs of *S. grammicus* (yellow and orange morphs in both sexes)  
151 would be larger possibly leading to a competitive exclusion of the other color morphs  
152 from suitable thermal microhabitats and perches, which in turn would affect their degree  
153 of behavioral thermoregulation and body temperatures.

154 Additionally, lizards of open canopy habitats (e.g. deserts and grasslands) use  
155 higher perches that expose them to higher environmental temperatures than those of

156 closed canopy habitats (e.g. forests and rainforests), and as a result, they achieve higher  
157 body temperatures, which necessitates an increase in the degree of behavioral  
158 thermoregulation (either increases or decreases in body temperature; Huey 1974 1991;  
159 Gunderson et al. 2018; Terra et al. 2018). Hence, we predict that each male and female  
160 color morph would use a specific array of microhabitats, associated either with  
161 competitive exclusion, preference or physiological tolerance within each habitat.  
162 Finally, lizards of open canopy habitats would be larger, achieve higher body  
163 temperatures, show greater degrees of behavioral thermoregulation, and use higher  
164 perches than lizards of closed canopy habitats.

### 165 **Study area, lizard sampling, and data collection**

166 Fieldwork was carried out at four localities in the states of Hidalgo and Puebla,  
167 Mexico (Figure 1). We selected these sites because they represent good examples of the  
168 main habitats in which *S. grammicus* occurs (Figure 1; Leyte-Manrique et al. 2017).  
169 Hence, each site was referred to by its predominant habitat type (i.e. the broad-scale site  
170 used by an individual, Smith and Ballinger, 2001; Chunco et al. 2007; Table 1).  
171 Additionally, we considered mountain cloud forest (MCF) and pine-oak forest (POF) as  
172 closed canopy cover habitats and xeric scrubland (XS) and grassland (GL) as open  
173 canopy cover habitats (Figure 1; Table 1). All studied localities consisted of different  
174 vegetation patches that encompassed a polygon with an area between 1.0 and 1.5 km<sup>2</sup>.  
175 We visited each locality one day every two months from March 2018 to December 2019  
176 and from January 2021 to August 2021. Additional data were collected monthly from  
177 September 2020 to December 2020. We used the same sampling method and data  
178 collection procedures for all periods. During our visits, we conducted visual encounter  
179 surveys (Lovich 2012) from 09:00 to 18:30 hours mainly on sunny days (the main  
180 activity cycle of this species). Lizards were captured by hand or with rubber bands  
181 (Lovich 2012). All fieldwork was carried out following the Guidelines for Use of Live  
182 Amphibians and Reptiles in Field and Laboratory Research (ASIH 2004) and  
183 Guidelines for the Use of Animals (2012).

184 We restricted our sampling to adult females and males only ( $\geq 40$  mm snout–  
185 vent length [SVL]; Sites 1982). Lizards were sexed based on the presence of enlarged  
186 postcloacal scales in males (Sites 1982). In addition, we recorded the throat coloration  
187 of each lizard based on a color catalogue (Köhler 2012) in light of previously described  
188 color morph variation in male and female *S. grammicus* (Bastiaans et al. 2013 2014).  
189 Within 15 s after capture, we used Miller-Weber rapid-read thermometers ( $\pm 0.2^\circ\text{C}$ ) to

190 measure body ( $T_b$ , gently inserting the thermometer's bulb into the cloaca of the lizard),  
191 air ( $T_a$ , in shade at 1 m above ground level), and microhabitat ( $T_m$ , measured in the  
192 substrate where lizards were found) temperatures (Vitt and Zani 1996; Ramírez-Bautista  
193 and Benabib 2001). While  $T_b$  was measured, lizards were held by the head to avoid heat  
194 transfer from the collector's hand (Vitt and Zani 1996). We also used digital calipers ( $\pm$   
195 0.01 mm; Mitutoyo) to measure SVL from the tip of the snout to the cloacal region  
196 (Leyte-Manrique et al. 2017). In addition, we measured perch height with a tape  
197 measure ( $\pm$  0.1 cm) as the vertical distance from the ground to the point where the  
198 lizards was first seen (Ramírez-Bautista and Benabib 2001). We also recorded the  
199 microhabitat type (i.e. the fine-scale site used by an individual, Pianka 1973; Chunco et  
200 al. 2007; Atencia et al. 2020) used by the lizard when we saw it for the first time (Vitt et  
201 al. 2008). These data were used to quantify and determine the microhabitat types the  
202 lizards used in each analyzed habitat.

203         After collecting all of the aforementioned data, each lizard was marked with one  
204 permanent method and one temporary method to ensure that the same individual was  
205 not measured twice. The permanent method consisted of toe-clipping following the  
206 code of Tinkle (1967), and the temporary method involved, painting a small mark of  
207 nail polish on the dorsum at the level of the hindlimb. We released each lizard at the site  
208 where it was first observed. We obtained data from 447 adult lizards, and the proportion  
209 of male and female throat color morphs varied in our sample (Figure 2). Thus,  
210 comparisons were made within localities and between lizards of the same morph in  
211 different localities, for groups with sufficient sample size ( $\geq$  4 individuals). Lizards that  
212 required more than 2 min from first sighting to capture were excluded from thermal  
213 ecology analyses. For perch height analyses, we did not consider lizards that were found  
214 at ground level.

## 215 **Data analyses**

216         Although we recaptured several lizards, only data from the first capture were  
217 used for all analyses. All statistical procedures were conducted separately for each sex  
218 because males and females of *S. grammicus* differ in body size (Hernández-Salinas et  
219 al. 2010; Lozano et al. 2020) and behavior (Bastiaans et al. 2013 2014). All analyses  
220 were performed in RStudio 4.0.3 (R Core Team 2020). Behavioral thermoregulation  
221 ( $\Delta T$ ) was estimated considering the absolute differences between body temperature and  
222 environmental temperatures ( $T_a$  and  $T_m$ ), where  $\Delta T_a = (T_b - T_a)$  and  $\Delta T_m = (T_b - T_m)$   
223 (Vrcibradic and Rocha 1998; Kiefer et al. 2007; Sousa and Freire 2011; Maia-Carneiro

224 and Rocha 2013 2020). Active thermoregulation implies that a lizard maintains its  $T_b$   
225 (appropriate for its physiological processes) that does not simply reflect the  
226 environmental temperatures that they experienced (Kiefer et al. 2007; Maia-Carneiro  
227 and Rocha 2013). Conversely, passive thermoregulation occurs when a lizard maintains  
228 a  $T_b$  similar to the environmental temperatures experienced during activity (Kiefer et al.  
229 2007; Maia-Carneiro and Rocha 2013). Thus, larger absolute values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$   
230 correspond to greater behavioral thermoregulation (i.e., active thermoregulation)  
231 relative to environmental temperatures (air and microhabitat temperatures, respectively)  
232 (Vrcibradic and Rocha 1998; Kiefer et al. 2007; Sousa and Freire 2011; Maia-Carneiro  
233 and Rocha 2020). To evaluate whether SVL,  $T_b$ , environmental temperatures,  
234 behavioral thermoregulation ( $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$ ), and perch height of color morphs differed  
235 among and within habitats, we performed generalized linear models (GLM) with a  
236 Poisson distribution for all models and variables (Quinn and Keough 2002).  
237 Generalized linear models were carried out using the `glm` function in the package ‘stats’  
238 (R Core Team 2020). Additionally, we included SVL as a covariate in all models  
239 because it influences thermal characteristics and perch height use of lizards (Stevenson  
240 1985; Garrick 2008). In every instance, we performed models with all explanatory  
241 variables and interactions between predictors (habitat and morph). However,  
242 interactions of predictors were not significant (results not shown), and hence they were  
243 no longer included in the final models. Finally, we corroborated GLM results using  
244 bivariate non-parametric analyses, such as Kruskal-Wallis test with `kruskal.test` function  
245 and Spearman’s rank correlation with `cor.test`, both in the package ‘stats’ (R Core Team  
246 2020). When Kruskal-Wallis tests turned out significant, we used the `dunnTest` function  
247 in the package ‘FSA’ (Ogle et al. 2022) to perform pair-wise comparisons using Dunn  
248 tests with p-values adjusted with the Bonferroni method (Quinn and Keough 2002).

249         Additionally, behavioral thermoregulation was evaluated by calculating the  
250 percentages of negative values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$ , which indicate the frequencies that  
251 body temperatures were lower than environmental temperatures (Kiefer et al. 2007;  
252 Sousa and Freire 2011; Maia-Carneiro and Rocha 2020). Higher percentages of negative  
253 values would hence indicate greater behavioral thermoregulation relative to  
254 environmental temperatures (Kiefer et al. 2007; Sousa and Freire 2011; Maia-Carneiro  
255 and Rocha 2020). Interpretations of the estimation of behavioral thermoregulation  
256 through  $\Delta T$  and percentages of negative values depend on knowledge of body  
257 temperatures and the main thermal sources for thermoregulation (Maia-Carneiro and

258 Rocha 2020). Thus, they allow comparison of the relative importance of each  
259 microenvironmental temperature on the regulation of  $T_b$  (Vicente Liz et al. 2019), which  
260 allows us to test each of our predictions.

261 Finally, we performed correspondence analyses within each habitat to evaluate  
262 the association of female and male color morphs to their respective microhabitats  
263 (Quinn and Keough 2002). Correspondence analyses were conducted using the function  
264 CA in the package ‘FactoMineR’ (Lê et al. 2008). The total inertia of those analyses  
265 was calculated by summing the row inertia obtained from the function `get_ca_row` in  
266 the package ‘factoextra’ (Kassambara and Mundt 2020). All graphs were made using  
267 the package ‘ggplot2’ (Wickham 2016). Data were presented as means  $\pm$  SE. Results  
268 were considered significant at  $P \leq 0.05$ .

## 269 RESULTS

### 270 Male color morphs

271 Snout-vent length, thermal traits, and perch height of males differed among habitats and  
272 color morphs (Table 2 and Table S1). Among habitats, POF males (SVL:  $55.63 \pm 1.44$   
273 mm,  $n = 24$ ) were smaller than MCF males (SVL:  $62.36 \pm 1.57$  mm,  $n = 25$ ;  $P = 0.04$ ),  
274 XS males (SVL:  $64.80 \pm 1.49$  mm,  $n = 29$ ;  $P = 0.0003$ ) and GL males (SVL:  $64.31 \pm$   
275  $0.96$  mm,  $n = 83$ ;  $P < 0.0001$ ). Additionally, the latter had higher  $T_b$  than males of MCF  
276 and POF (Figure 3A). Males of GL and XS experienced higher  $T_m$  than POF males  
277 (Figure 3B). Moreover, GL males attained higher values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$  than xeric  
278 scrubland males (Figure 3C-D). However, MCF males ( $148.97 \pm 18.55$  cm,  $n = 21$ ) and  
279 POF males ( $144.42 \pm 14.40$  cm,  $n = 21$ ) used higher perches than those of GL ( $90.93 \pm$   
280  $5.89$  cm,  $n = 75$ ;  $P = 0.03$  for MCF-GL;  $P = 0.008$  for POF-GL) and XS ( $91.17 \pm 14.31$   
281 cm,  $n = 24$ ;  $P = 0.04$  for MCF-XS;  $P = 0.02$  for POF-XS). Among color morphs,  
282 yellow-orange males were larger than white-yellow and blue-orange males, and these  
283 latter were also smaller than yellow males (Figure 4A). Additionally, orange and yellow  
284 males achieved higher  $T_b$  than blue-orange ones (Figure 4B), which could be associated  
285 with the fact that one of the former (yellow) experienced higher  $T_m$  than the latter (blue-  
286 orange, Figure 4C). Conversely, blue-orange males perched higher than white-yellow  
287 and yellow-orange ones (Figure 4D). Additionally,  $T_b$  was related to environmental  
288 temperatures ( $T_a$ :  $r_s = 0.455$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 161$ ;  $T_m$ :  $r_s = 0.534$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 161$ )  
289 and both thermoregulation indices ( $\Delta T_a$ :  $r_s = 0.508$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 161$ ;  $\Delta T_m$ :  $r_s = 0.528$ ,  
290  $P < 0.0001$ ,  $n = 161$ ; Table 2 and Table S1). Similarly, environmental temperatures  
291 were negatively related to their respective thermoregulation indices ( $T_a - \Delta T_a$ :  $r_s = -0.372$ ,

292  $P < 0.0001$ ,  $n = 161$ ;  $T_m - \Delta T_m$ :  $r_s = -0.278$ ,  $P = 0.0004$ ,  $n = 161$ ; Table 2 and Table S1).

293 Within habitats, the percentages of negative values of both indices were highest  
294 in yellow-orange and yellow morphs of XS and GL, respectively (Table 3). Among  
295 habitats, the percentages of negative values of  $\Delta T_a$  were higher, but those of  $\Delta T_m$  were  
296 lower in blue-orange males of MCF than in those of POF (Table 3). The percentages of  
297 negative values of both indices were higher in yellow, white-yellow, and yellow-orange  
298 males of XS than those of GL (Table 3). Comparisons of microhabitat use in MCF and  
299 POF were not carried out because the sample size of the other male morphs was not  
300 similar or greater to that of the blue-orange morph. Male color morphs did not show any  
301 specific association with their respective microhabitats in either XS (Total inertia =  
302 0.62,  $df = 20$ ,  $X^2 = 17.99$ ,  $P = 0.59$ ) or GL (Total inertia = 0.17,  $df = 20$ ,  $X^2 = 14.42$ ,  $P =$   
303 0.81; Figure 5A-B).

#### 304 **Female color morphs**

305 Snout-vent length,  $T_m$ ,  $\Delta T_m$ , and perch height of females varied among habitats and  
306 color morphs (Table 4 and Table S1). However,  $T_b$ ,  $T_a$ , and  $\Delta T_a$  only differed among  
307 habitats (Table 4 and Table S1). Females of GL (SVL:  $60.67 \pm 0.76$  mm,  $n = 118$ ) and  
308 MCF (SVL:  $59.83 \pm 1.02$  mm,  $n = 53$ ) were larger than those of POF (SVL:  $53.08 \pm$   
309  $0.80$  mm,  $n = 49$ ;  $P < 0.0001$  for both GL-POF and MCF-POF) and XS (SVL:  $56.36 \pm$   
310  $0.87$ ,  $n = 48$ ;  $P = 0.002$  for GL-XS;  $P = 0.05$  for MCF-XS). Additionally, females of GL  
311 had higher  $T_b$  than those of MCF and POF (Figure 6A). However, the former  
312 experienced lower environmental temperatures ( $T_a$  and  $T_m$ ) than those of XS (Figure  
313 6B-C). Despite that, GL females had higher values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$  than XS females  
314 (Figure 6D-E). Conversely, females of MCF ( $166.38 \pm 12.31$  cm,  $n = 49$ ) and POF  
315 ( $134.49 \pm 11.05$  cm,  $n = 44$ ) used higher perches than those of XS ( $90.61 \pm 9.56$  cm,  $n =$   
316  $34$ ;  $P = 0.0001$  for MCF-XS;  $P = 0.04$  for POF-XS), but only MCF females perched  
317 higher than GL females ( $104.68 \pm 5.55$  cm,  $n = 112$ ;  $P = 0.0001$ ). Among color morphs,  
318 yellow and white-yellow females were larger than white-orange females (Figure 7A).  
319 Conversely, orange females perched higher than white, yellow, and white-yellow  
320 females (Figure 7B). Female  $T_b$  was related to environmental temperatures ( $T_a$ :  $r_s =$   
321  $0.420$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 268$ ;  $T_m$ :  $r_s = 0.493$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 268$ ) and both  
322 thermoregulation indices ( $\Delta T_a$ :  $r_s = 0.419$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 268$ ;  $\Delta T_m$ :  $r_s = 0.426$ ,  $P <$   
323  $0.0001$ ,  $n = 268$ ; Table 4 and Table S1). Environmental temperatures were negatively  
324 related to their respective thermoregulation indices ( $T_a - \Delta T_a$ :  $r_s = -0.530$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n =$   
325  $268$ ;  $T_m - \Delta T_m$ :  $r_s = -0.440$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 268$ ; Table 4 and Table S1).

326 Within habitats, the percentages of negative values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$  were highest  
327 in orange, white-orange, white-yellow, and white morphs of MCF, POF, XS, and GL,  
328 respectively (Table 3). Among habitats, the percentages of negative values of  $\Delta T_a$  were  
329 similar between orange females of MCF and POF but the latter had higher percentages  
330 of  $\Delta T_m$  (Table 3). In white females, the percentages of both indices were higher in XS  
331 than in MCF and GL, while for white-orange females, percentages of both indices were  
332 higher in POF than in MCF (Table 3). In yellow-orange females, the percentage of  
333 negative values of  $\Delta T_a$  was similar between POF and GL but the former had higher a  
334 percentage of  $\Delta T_m$  (Table 3). Percentages of negative values of  $\Delta T_a$  for yellow females  
335 were higher in GL than in XS but the latter had higher percentages of  $\Delta T_m$ , whilst, for  
336 white-yellow females, percentages of both indices were higher in XS than in GL (Table  
337 3). Female color morphs did not show any specific association with microhabitat type in  
338 any habitat (mountain cloud forest: total inertia = 0.18, df = 12,  $X^2 = 9.31$ ,  $P = 0.68$ ;  
339 pine-oak forest: total inertia = 0.53, df = 16,  $X^2 = 25.88$ ,  $P = 0.06$ ; xeric scrubland: total  
340 inertia = 0.62, df = 22,  $X^2 = 31.50$ ,  $P = 0.09$ ; grassland: total inertia = 0.18, df = 18,  $X^2 =$   
341 21.82,  $P = 0.24$ ; Figure 5C-F).

## 342 DISCUSSION

343 Although our models did not reveal a significant interaction among factors (habitat and  
344 color morph) in either sex of *S. grammicus*, the results indicated that yellow and yellow-  
345 orange males were larger than blue-orange males, while orange and yellow males  
346 achieved higher  $T_b$  than the latter because yellow males experienced higher  $T_m$ .  
347 However, blue-orange males perched higher than white-yellow and yellow-orange  
348 males despite no intermorph divergence in microhabitat use. Thus, our first prediction  
349 was partially verified but not in the manner it was originally formulated (i.e. morph  
350 thermal niche partitioning within specific habitats). As in some other polychromatic  
351 lizard species (e.g., *U. stansburiana*: Sinervo and Lively 1996; *C. pictus*: Yewers et al.  
352 2017; *L. sarmiointoi*: Fernández et al. 2018), yellow and orange males of *S. grammicus*  
353 are more aggressive in certain populations (Bastianns et al. 2013) where they might  
354 exclude other male morphs from suitable thermal microenvironments that affect their  
355 degree of behavioral thermoregulation and  $T_b$ . In this study, we found that orange,  
356 yellow and yellow-orange male morphs were more frequent in open canopy habitats  
357 than in closed canopy habitats and hence our results might be the outcome of morph  
358 frequency associated with habitat type, as occurred in other *Sceloporus* lizards (Wiens  
359 et al. 1999).

360 This pattern is intriguing given that orange, yellow and yellow-orange morphs  
361 are less frequent than the white-yellow male morphs, even when pooling morphs of  
362 both open canopy habitats. As has been observed in different color polymorphic lizard  
363 species (e.g., *U. ornatus*: Goerge and Miles 2023; *Pogona vitticeps*: Smith et al. 2016),  
364 male morphs of *S. grammicus* might diverge in other aspects that have not been  
365 considered in this study, such as aggressive behavior and dorsal coloration, which  
366 synergistically affect behavioral thermoregulation and  $T_b$ . Therefore, future studies that  
367 evaluate the aggressive behavior, thermal ecology, and dorsal coloration of lizards in  
368 habitats with similar male morph frequencies could provide more support for these  
369 hypotheses.

370 Yellow and white-yellow females were larger than white-orange females, while  
371 orange females perched higher than some other color morphs. In spite of all this, female  
372 morphs did not diverge in their microhabitat use. Previous studies in some lizard  
373 species have shown that female color morphs enhance their fitness through alternative  
374 behavioral strategies that also vary depending on their population density and  
375 reproductive status (Sinervo et al. 2000a; Vercken and Clobert 2008). In *Zootoca*  
376 *vivipara*, orange and yellow-orange females can be more aggressive and competitively  
377 exclude other female morphs from better quality resources only when yellow females  
378 are present (Vercken and Clobert 2008). However, we found that yellow females of *S.*  
379 *grammicus* did not necessarily have higher  $T_b$  and used higher perches despite being  
380 larger than white-orange females.

381 In light of the frequency of occurrence, and the reproductive cycle of females in  
382 closed canopy habitats (seasonal in mountain cloud forest [Lozano et al. 2014] and  
383 continuous in pine-oak forest [Díaz-Marín C. A. unpubl. data]), orange females might  
384 increase their degree of behavioral thermoregulation and perch height use to accelerated  
385 embryogenesis and decreased the length of the gestation period (Schwarzkopf and Shine  
386 1991) while protecting themselves from potential predators (Batabyal et al. 2017). This  
387 in turn might explain the small body size that was found in lizards of both sexes from  
388 pine-oak forest, given that in many organisms, faster embryogenesis leads to smaller  
389 body size at birth (Begon et al. 2006). Additionally, differences in perching behavior  
390 among female morphs of *S. grammicus* might also be associated with male-like dorsal  
391 coloration patterns and the need to avoid excessive courtship or forced copulation  
392 attempts by males, as occurs in other lizard species (Moon and Kamath 2019).

393 In this study, we found two contrasting patterns regarding space use, a clear inter



394 morph and habitat variation in perch height use but no divergence in microhabitat use  
395 among color morphs of *S. grammicus*, and hence this might indicate a partial space  
396 niche partitioning. The microhabitat use patterns found here are consistent with a  
397 previous study (Leyte-Manrique et al. 2017) suggesting that this species is a  
398 microhabitat generalist when all morphs are pooled. Theoretical models suggest that  
399 species in which color morphs exploit and use different environmental resources (e.g.,  
400 microhabitat types) are less vulnerable to environmental change and extinction and have  
401 higher rates of colonization success and population persistence (Forsman et al. 2008).  
402 Conversely, our results showed that all color morphs of *S. grammicus* (of both sexes)  
403 use the same wide diversity of microhabitats, and this likely indicates that populations  
404 of this species might persist throughout time and space and consequently cope with  
405 environmental change and extinction risk. Thus, consideration of this pattern of  
406 microhabitat use in future studies evaluating the vulnerability of this species to climate  
407 change and extinction could shed light on how the behavior of *S. grammicus* might  
408 buffer it from the consequences of climate change under different scenarios.

409 Our results partially support the third prediction because lizards (all color  
410 morphs of both sexes) in open canopy habitats were larger with higher  $T_b$  associated  
411 with higher environmental temperatures and greater degrees of behavioral  
412 thermoregulation ( $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$ ) but perched at lower heights than conspecifics in  
413 closed canopy habitats. However, vegetation height differed among the analyzed  
414 habitats, and it was greater in mountain cloud forest (between 15 to 35 m) and pine-oak  
415 forest (around 1 and 25 m) than in xeric scrubland (0.15 to 10 m) and grassland (1 and 6  
416 m) (Rzedowski 2006). Additionally, the height of walls (i.e. artificial, human-built  
417 structures in all habitats surveyed) varies between 1 to 5 m. Lizards of all localities are  
418 thus using a subset of available perch heights in their respective habitats. Nevertheless,  
419 the perching behavior of *S. grammicus* is similar to that observed in *Anolis* lizards  
420 (Harris et al. 2004; Muñoz and Losos 2018), in which lizards inhabiting closed habitats  
421 use higher perches than those inhabiting open habitats to have greater access to  
422 insolation. This is also consistent with the positive relationships between perch height  
423 and thermal traits ( $T_b$ ,  $T_a$ ,  $T_m$  and both  $\Delta T$  indices) found in this study. Therefore, this  
424 indicates that selection of perch height in *S. grammicus* is an important behavioral  
425 mechanism in the thermoregulation process (mainly to increase  $T_b$ ), as occurs in other  
426 *Sceloporus* species (Adolph 1990; Grover 1996).

427 Taken all in consideration, our results have shown two contrasting groups: one

428 consisting of warm-niche lizards from open canopy habitats and another of temperate-  
429 niche lizards from closed canopy habitats (Gunderson et al. 2018; Lattanzio 2022).  
430 Hence, warm-niche lizards have a greater usage of lower perches and higher body  
431 temperatures, potentially associated with high heat tolerance (Gunderson et al. 2018)  
432 and variation in environmental temperature, compared to temperate-niche lizards  
433 (Lattanzio 2022). These is also consistent with previous patterns found in male color  
434 morphs of *U. ornatus*, *P. muralis*, *S. minor*, and *S. jarrovi* where blue morphs use wetter  
435 and temperate environments compared to orange and yellow morphs, which use more  
436 seasonal, drier, and warmer environments (Wiens et al. 1999; Pérez i de Lanuza et al.  
437 2018; Lattanzio 2022). Additionally, given that display rate is positively related to  $T_b$   
438 and environmental temperature in lizards (Ord and Stamps 2017; Goerge and Miles  
439 2023), is possible that within these groups, orange and yellow males might have a  
440 higher display rate compared to other color male morphs, which is also consistent with  
441 previous records of aggressiveness and territoriality in these morphs (Bastiaans et al.  
442 2013).

### 443 CONCLUSIONS

444 We obtained evidence of clear thermal niche partitioning and partial space niche  
445 partitioning among color morphs of males and females of *S. grammicus* in central  
446 Mexico. Hence, we document unknown thermal ecology patterns for this color  
447 polymorphic lizard species that are more related to morph frequency and habitat type  
448 than microhabitat use. Additionally, the positive relationship between perch height and  
449 thermal traits reveals the importance of the former in the thermoregulation process of  
450 this lizard species. In sum, these results improve our knowledge of the ecology of  
451 polychromatic vertebrate species and show how color morphs of each sex have specific  
452 trait combinations to facilitate the use of thermal resources.

453 **List of abbreviations:** Color morphs: BO blue-orange; BY blue-yellow, PB pure blue,  
454 PO pure orange, PW pure white, PY pure yellow, WO white-orange, WY white-yellow,  
455 YO yellow-orange; GL grassland; Habitats: MCF mountain cloud forest; POF pine-oak  
456 forest; XS xeric scrubland; Variables:  $T_b$  body temperature;  $T_a$  air temperature;  $T_m$   
457 microhabitat temperature;  $\Delta T_a$  absolute difference between body and air temperatures;  
458  $\Delta T_m$  absolute difference between body and microhabitat temperatures; SVL snout-vent  
459 length; PH perch height.

460 **Acknowledgments:** We thank N. P. Pavón and P. Octavio-Aguilar for their helpful  
461 comments on an earlier draft of this manuscript, as well as several authorities and land-

462 owners for providing permission and accommodation during fieldwork. We also thank  
463 I. Magno-Benítez, R. Cruz-Elizalde, I. Reaño-Hernández, C. Berriozabal-Islas, I.  
464 Moreno, J. Hernández, D. Lara-Tufiño, B. Lara, L. Torres, A. Aranda, A. Martín, M.  
465 Ramírez, S. Aldape, J. O. Díaz-Marín, M. E. Marín-De Gante, R. Luría-Manzano, F.  
466 Torres-Ángeles, R. Hernández-Austria, and I. Herrera-Tellez for their help in the field.  
467 This study is part of the PhD research of the senior author (CADM) in the program  
468 Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,  
469 México. A scholarship was granted to CADM (Number 771295) by Consejo Nacional  
470 de Ciencia y Tecnología (CONACyT). CKA is grateful to DGPA for the scholarship for  
471 postdoctoral studies. Fieldwork was approved under collecting permits  
472 SGPA/DGVS/06181/17, SGPA/DGVS/004007/18, and SGPA/DGVS/2970/20 issued  
473 by Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.

#### 474 REFERENCES

- 475 Adolph SC. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two  
476 *Sceloporus* lizards. *Ecology* **71**:315–327. doi.org/10.2307/1940271.
- 477 ASIH (American Society of Ichthyologist and Herpetologists). 2004. Guidelines for use  
478 of live amphibians and reptiles in field and laboratory research. American Society of  
479 Ichthyologists and Herpetologists.  
480 <https://asih.org/sites/default/files/documents/resources/guidelinesherpsresearch2004.pdf>  
481 . Accessed 23 Jan 2023.
- 482 Atencia PL, Castillo CJ, Montes LF. 2020. Use of microhabitat and activity patterns of  
483 two lizard species from a seasonal dry forest in northern Colombia. *Neotrop Biol*  
484 *Conserv* **15**:153–164. doi.org/10.3897/neotropical.15.e49713.
- 485 Batabyal A, Balakrishna S, Thaker M. 2017. A multivariate approach to understanding  
486 shifts in escape strategies of urban lizards. *Behav Ecol Sociobiol* **71**: 83.  
487 doi.org/10.1007/s00265-017-2307-3.
- 488 Bastiaans E, Bastiaans MJ, Morinaga G, Castañeda-Gaytán JG, Marshall JC, Bane B,  
489 Méndez-De La Cruz F, Sinervo B. 2014. Female preference for sympatric vs. allopatric  
490 male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species  
491 complex. *PLoS ONE* **9**: e93197. doi.org/10.1371/journal.pone.0093197.
- 492 Bastiaans E, Morinaga G, Castañeda-Gaytán JG, Marshall JC, Sinervo B. 2013. Male  
493 aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard.  
494 *Behav Ecol* **24**:968–981. doi.org/10.1093/beheco/art010.
- 495 Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems.*

496 Fourth edition. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford, UK.

497 Calsbeek B, Hasselquist D, Clobert J. 2010. Multivariate phenotypes and the potential  
 498 for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour  
 499 morphs. *J Evol Biol* **23**:1138–1147. doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01978.x.

500 Carothers JH, Marquet PA, Jaksic FM. 1998. Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard  
 501 assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. *Rev Chil Hist Nat* **71**:39–50.

502 Chunco AJ, McKinnon JS, Servedio MR. 2007. Microhabitat variation and sexual  
 503 selection can maintain color polymorphisms. *Evolution* **61**:2504–2515.  
 504 doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00213.x.

505 CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). 2010. Servicio Meteorológico Nacional.  
 506 [https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-](https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica)  
 507 [estadistica-climatologica](https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica). Accessed 1 March 2018.

508 Corl A, Davis AR, Kuchta SR, Comendant T, Sinervo B. 2010a. Alternative mating  
 509 strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta*  
 510 *stansburiana*: a population-level comparative analysis. *Evolution* **64**:79–96.  
 511 doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00791.x.

512 Corl A, Davis AR, Kuchta SR, Sinervo B. 2010b. Selective loss of polymorphic mating  
 513 types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation. *Proc*  
 514 *Natl Acad Sci USA* **107**:4254–4259. doi.org/10.1073/pnas.0909480107.

515 Fernández JB, Bastiaans E, Medina M, Méndez-De La Cruz FR, Sinervo BR,  
 516 Ibargüengoytía NR. 2018. Behavioral and physiological polymorphism in males of the  
 517 austral lizard *Liolaemus sarmientoi*. *J Comp Physiol A* **204**:219–230.  
 518 doi.org/10.1007/s00359-017-1233-1.

519 Forsman A, Ahnesjö J, Caesar J, Karlsson M. 2008. A model of ecological and  
 520 evolutionary consequences of color polymorphism. *Ecology* **89**:34–40.  
 521 doi.org/10.1890/07-0572.1.

522 García E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Quinta  
 523 Edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de  
 524 México, MX.

525 Garrick D. 2008. Body surface temperature and length in relation to the thermal biology  
 526 of lizards. *Biosci Horiz* **1**:136–142. doi.org/10.1093/biohorizons/hzn014.

527 Goerge TM, Miles DB. 2023. Habitat use and body temperature influence push-up  
 528 display rate in the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. *Behaviour* **160**:145–168. doi:  
 529 doi.org/10.1163/1568539X-bja10193.

530 Grover MC. 1996. Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric  
531 *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. *J Herpetol* **30**:152–160.  
532 doi.org/10.2307/1565506.

533 Guidelines for the Use of Animals. 2012. Guidelines for the treatment of animals in  
534 behavioral research and teaching. *Anim Behav* **83**:301–309.  
535 doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.031.

536 Gunderson AR, Mahler DL, Leal M. 2018. Thermal niche evolution across replicated  
537 *Anolis* lizard adaptive radiations. *Proc R Soc B* **285**:20172241.  
538 doi.org/10.1098/rspb.2017.2241.

539 Gvoždík L. 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca*  
540 *vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal  
541 gradient. *Can J Zool* **80**:479–492. doi.org/10.1139/z02-015.

542 Gvoždík L. 2018. Just what is the thermal niche? *Oikos* **127**:1701–1710.  
543 doi.org/10.1111/oik.05563.

544 Harris BR, Yorks DT, Bohnert CA, Parmerlee JS Jr, Powell R. 2004. Population  
545 densities and structural habitats in lowland populations of *Anolis* lizards in Granada.  
546 *Caribb J Sci* **40**:31–40.

547 Hernández-Salinas U, Ramírez-Bautista A, Leyte-Manrique A, Smith GR. 2010.  
548 Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus*  
549 (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica* **66**:12–22.  
550 doi.org/10.1655/08-053.1.

551 Huey RB. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs.  
552 *Science* **184**:1001–1003. doi.org/10.1126/science.184.4140.1001.

553 Huey RB. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *Am Nat* **137**:S91–  
554 S115. doi.org/10.1086/285141.

555 Kassambara A, Mundt F. 2020. Factoextra: extract and visualize the results of  
556 multivariate data analyses. R package version 1.0.7.

557 Kiefer MC, Van Sluys, Rocha CFD. 2007. Thermoregulatory behavior in *Tropidurus*  
558 *torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: An estimate of  
559 passive and active thermoregulation in lizards. *Act Zool* **88**:81–87.  
560 doi.org/10.1111/j.1463-6395.2007.00254.x.

561 Köhler G. 2012. Color catalogue for field biologists. Offenbach, Herpeton. Germany.

562 Lattanzio MS. 2022. Climate mediates color morph turnover in a species exhibiting  
563 alternative reproductive strategies. *Sci Rep* **12**:8474. doi.org/10.1038/s41598-022-

564 12300-7.

565 Lê S, Josse J, Husson F. 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *J*  
566 *Stat Softw* **25**:1–18. doi.org/10.18637/jss.v025.i01.

567 Leyte-Manrique A, Hernández-Salinas U, Ramírez-Bautista A, Mata-Silva V, Marshall  
568 JC. 2017. Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata:  
569 Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Integr Zool* **12**:198–210.

570 Lovich RE. 2012. Techniques for reptiles in difficult-to-sample habitats. *In*: McDiarmid  
571 RW, Foster MS, Guyer C, Gibbons JW, Chernoff N (ed) *Reptile biodiversity: standard*  
572 *methods for inventory and monitoring*. University of California, pp. 167–196.

573 Lozano A, Ramírez-Bautista A, Cruz-Elizalde R. 2020. Intraspecific variation in a  
574 lizard from the Central Mexican Plateau: intersexual differences in size and shape  
575 explored. *Biol J Linn Soc* **131**:656–666. doi.org/10.1093/biolinnean/blaa069.

576 Lozano A, Ramírez-Bautista A, Uribe MC. 2014. Oogenesis and ovarian histology in  
577 two populations of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata:  
578 Phrynosomatidae) from the central Mexican plateau. *J Morphol* **275**:949–960.  
579 doi.org/10.1002/jmor.20275.

580 Maia-Carneiro T, Rocha CFD. 2013. Seasonal variations in behavior of  
581 thermoregulation in juveniles and adults *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a  
582 remnant of Brazilian resting. *Behav Processes* **100**:48–53.  
583 doi.org/10.1016/j.beproc.2013.08.001.

584 Maia-Carneiro T, Rocha CFD. 2020. Diverging temporal and thermal niche dimensions  
585 favor syntopy of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata:  
586 Tropiduridae). *Biologia* **76**:133–146. doi.org/10.2478/s11756-020-00523-w.

587 McKinnon JS, Pierotti MER. 2010. Colour polymorphism and correlated characters:  
588 genetic mechanisms and evolution. *Mol Ecol* **19**:5101–5125. doi.org/10.1111/j.1365-  
589 294X.2010.04846.x.

590 McLean CA, Stuart-Fox D. 2014. Geographic variation in animal colour  
591 polymorphisms and its role in speciation. *Biol Rev* **89**:60–973.  
592 doi.org/10.1111/brv.12083.

593 McLean CA, Stuart-Fox D, Moussalli A. 2015. Environment, but not genetic  
594 divergence, influences geographic variation in colour morph frequencies in a lizard.  
595 *BMC Evol Biol* **15**:1–10.

596 Moon RM, Kamath A. 2019. Re-examining escape behavior and habitat use as  
597 correlates of dorsal pattern variation in female brown anole lizards, *Anolis sagrei*

598 (Squamata: Dactyloidae). *Biol J Linn Soc* **126**:783–795.  
599 doi.org/10.1093/biolinnean/blz006.

600 Muñoz MM, Losos JB. 2018. Thermoregulatory behavior simultaneously promotes and  
601 forestalls evolution in a tropical lizard. *Am Nat* **191**:E15–E26. doi.org/10.1086/694779.

602 Ogle DH, Doll JC, Wheeler P, Dinno A. 2022. FSA: Fisheries Stock Analysis. R  
603 package 0.9.3.

604 Ord TJ, Stamps JA. 2017. Why does the rate of signal production in ectotherms vary  
605 with temperature? *Behav Ecol* **38**:1272–1282. doi.org/10.1093/beheco/axx089.

606 Paterson JE, Blouin-Demers G. 2018. Male throat colour polymorphism is related to  
607 differences in space use and habitat selection in tree lizards. *J Zool* **306**:101–109.

608 Pérez i de Lanuza G, Carretero MA. 2018. Partial divergence in microhabitat use  
609 suggests environmental-dependent selection on a colour polymorphic lizard. *Behav*  
610 *Ecol Sociobiol* **72**:138. doi.org/10.1007/s00265-018-2550-2.

611 Pérez i de Lanuza G, Sillero N, Carretero MA. 2018. Climate suggests environment-  
612 dependent selection on lizard color morphs. *J Biogeogr* **45**:2791–2802.  
613 doi.org/10.1111/jbi.13455.

614 Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annu Rev of Ecol Evol Sys*  
615 **4**:53–74. doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413.

616 Quinn G, Keough M. 2002. Experimental design and data analysis for biologists.  
617 Cambridge University Press, New York, USA.

618 R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R  
619 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. [https://www.R-](https://www.R-project.org/)  
620 [project.org/](https://www.R-project.org/). Accessed 1 Mar 2018.

621 Ramírez-Bautista A, Benabib M. 2001. Perch height of the arboreal lizard *Anolis*  
622 *nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of Mexico: Effect of the  
623 reproductive season. *Copeia* **2001**:187–193. doi.org/10.1643/0045-  
624 8511(2001)001[0187:PHOTAL]2.0.CO;2.

625 Rzedowski J. 2006. Vegetación de México, 1ra edición digital. Comisión Nacional para  
626 el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Limusa, Ciudad de México, México.

627 Schwarzkopf L, Shine R. 1991. Thermal biology of reproduction in viviparous skins,  
628 *Eulamprus tympanum*: why do gravid females bask more? *Oecologia* **88**:562–569.  
629 doi.org/10.1007/BF00317720.

630 Sinervo B, Lively CM. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of  
631 alternative male strategies. *Nature* **380**:240–243. doi.org/10.1038/380240a0.

632 Sinervo B, Svensson E, Comendant T. 2000a. Density cycles and an offspring quantity  
633 and quality game driven by natural selection. *Nature* **406**:985–988.  
634 doi.org/10.1038/35023149.

635 Sinervo B, Miles DB, Frankino A, Klukowski M, DeNardo DF. 2000b. Testosterone,  
636 endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological  
637 bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Horm Behav* **38**:222–233.  
638 doi.org/10.1006/hbeh.2000.1622.

639 Sites JW Jr. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races  
640 of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range.  
641 *Copeia* **1982**:920–941. doi.org/10.2307/1444102.

642 Skúlason S, Smith TB. 1995. Resource polymorphism in vertebrates. *Trends Ecol Evol*  
643 **10**:366–370. doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89135-1.

644 Smith GR, Ballinger RE. 2001. The ecological consequences of habitat and  
645 microhabitat use in lizards: a review. *Contemp Herpetol* **3**:1–13.  
646 doi.org/10.17161/ch.vi1.11957.

647 Smith KR, Cadena V, Endler JA, Porter WP, Kearney MR, Stuart-Fox D. 2016. Colour  
648 change on different body regions provides thermal and signaling advantages in bearded  
649 dragon lizards. *Proc R Soc B* **283**:20160626. doi.org/10.1098/rspb.2016.0626.

650 Sousa PAG, Freire EMX. 2011. Thermal ecology and thermoregulatory behavior of  
651 *Coleodactylus natalensis* (Squamata: Sphaerodactylidae), in a fragment of the Atlantic  
652 forest of northeastern, Brazil. *Zoologia* **28**:693–700. doi.org/10.1590/S1984-  
653 46702011000600001.

654 Stevenson RD. 1985. Body size and limits to the daily range of body temperature in  
655 terrestrial ectotherms. *Am Nat* **125**:102–117. doi.org/10.1086/284330.

656 Stuart-Fox D, Aulsebrook A, Rankin JK, Dong CM, McLean CA. 2021. Convergence  
657 and divergence in lizard colour polymorphisms. *Biol Rev* **96**:289–309.  
658 doi.org/10.1111/brv.12656.

659 Terra JS, Ortega Z, Ferreira VL. 2018. Thermal ecology and microhabitat use of an  
660 arboreal lizard in two different Pantanal wetland phytophysionomies (Brazil). *J Therm*  
661 *Biol* **75**:81–87. doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.06.004.

662 Tinkle DW. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta*  
663 *stansburiana*. *Misc Pub Mus Zool Univ Michigan* **132**:1–182.

664 Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Am Nat*  
665 **99**:377–390. doi.org/10.1086/282379.



666 Van Valen L, Grant PR. 1970. Variation and niche width reexamined. *Am Nat*  
667 **104**:589–590. doi.org/10.1086/282695.

668 Vercken E, Clobert J. 2008. Ventral colour polymorphism correlates with alternative  
669 behavioral patterns in female common lizards (*Lacerta vivipara*). *Ecoscience* **15**:320–  
670 326. doi.org/10.2980/15-3-3135.

671 Vicente Liz A, Santos V, Ribeiro T, Guimarães M, Verrastro L. 2019. Are lizards  
672 sensitive to anomalous seasonal temperatures? Long-term thermobiological variability  
673 in a subtropical species. *PLoS ONE* **14**:e0226399.  
674 doi.org/10.1371/journal.pone.0226399.

675 Vitt LJ, Zani PA. 1996. Ecology of the South American lizard *Norops chrysolepis*  
676 (Polychrotidae). *Copeia* **1996**:56–68. doi.org/10.2307/1446941.

677 Vitt LJ, Shepard DB, Vieira GHC, Caldwell JP, Colli JP, Mesquita DO. 2008. Ecology  
678 of *Anolis nitens brasiliensis* in Cerrado Woodlands of Cantão. *Copeia* **2008**:144–153.  
679 doi.org/10.1643/CP-06-251.

680 Vrcibradic D, Rocha CFD. 1998. The ecology of the skink *Mabuya frenata* in an area of  
681 rock outcrops in southeastern Brazil. *J Herpetol* **32**:229–237. doi.org/10.2307/1565302.

682 Wellenreuther M, Svensson EI, Hansson B. 2014. Sexual selection and genetic colour  
683 polymorphisms in animals. *Mol Ecol* **23**:5398–5414. doi.org/10.1111/mec.12935.

684 Wiens JJ, Reeder TW, Nieto-Montes De Oca A. 1999. Molecular phylogenetics and  
685 evolution of sexual dichromatism among populations of the yarrow’s spiny lizard  
686 (*Sceloporus jarrovii*). *Evolution* **53**:1884–1897. doi.org/10.1111/j.1558-  
687 5646.1999.tb04570.x.

688 Wickham H. 2016. *ggplot 2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag, New  
689 York, USA.

690 Yewers MSC, Jessop TS, Stuart-Fox D. 2017. Endocrine differences among colour  
691 morphs in a lizard with alternative behavioural strategies. *Horm Behav* **93**: 118–127.  
692 doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.05.001.

693

694 **Supporting information**

695 **Figure legends**

696 Figure 1. Left section: geographic distribution of the four localities of *Sceloporus*  
697 *grammicus* analyzed in this study. Localities: Zacualtipán de Ángeles (ZAC), Mineral  
698 El Chico (MREC), Tizayuca (TIZ), Coronango (COR). Political states: Veracruz  
699 (VER), Puebla (PUE), Hidalgo (HGO), Tlaxcala (TLAX), Estado de México (MEX),  
700 Ciudad de México (CDMX), Morelos (MOR). The central region of Mexico outlined by  
701 a solid rectangle is shown in the right upper side of the map. Right section: habitat  
702 differences among localities, showing the mountain cloud forest of Zacualtipán de  
703 Ángeles (A), the pine-oak forest of Mineral El Chico (B), the xeric scrubland of  
704 Tizayuca (C), and the grassland of Coronango (D).

705

706 Figure 2. Male and female throat color morphs of *Sceloporus gramicus* at the four  
707 habitats analyzed in central México. Throat color morphs: Blue-orange (BO), blue-  
708 yellow (BY), pure blue (PB), pure orange (PO), pure white (PW), pure yellow (PY),  
709 white-orange (WO), white-yellow (WY), and yellow-orange (YO). Sample sizes are  
710 shown between parentheses below morph abbreviations. Groups with sufficient sample  
711 size ( $\geq 4$  individuals) were considered for comparisons within and among habitats.

712

713 Figure 3. Habitat divergence in thermal traits between males of *Sceloporus gramicus*  
714 in central Mexico. Habitat abbreviations and sample sizes (n): grassland (GL, n = 83),  
715 mountain cloud forest (MCF, n = 25), pine-oak forest (POF, n = 24), and xeric  
716 scrubland (XS, n = 29). Thermal traits abbreviations: body temperature ( $T_b$ , A),  
717 microhabitat temperature ( $T_m$ , B), the absolute difference between  $T_b$  and air  
718 temperature ( $\Delta T_a$ , C), the absolute difference between  $T_b$  and  $T_m$  ( $\Delta T_m$ , D). Error bars  
719 represent 95% confidence intervals. Asterisks between bars indicate significant  
720 differences between groups (\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ ).

721

722 Figure 4. Variation in body size, thermal traits, and perch height among male color  
723 morphs of *Sceloporus gramicus* in central Mexico. For visual clarity, only statistically  
724 significant differences are shown. Color morph abbreviations and sample sizes (n):  
725 blue-orange (BO, n = 49), pure orange (PO, n = 8), pure yellow (PY, n = 34), white-  
726 yellow (WY, n = 47), and yellow-orange (YO, n = 19). Traits abbreviations: snout-vent  
727 length (SVL, A), body temperature ( $T_b$ , B), microhabitat temperature ( $T_m$ , C), and perch

728 height (PH, D). Error bars represent 95% confidence intervals. Asterisks between bars  
729 indicate significant differences between groups (\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq 0.001$ ).

730

731 Figure 5. Microhabitat use of male and female color morphs of *Sceloporus grammicus*  
732 in each analyzed habitat. Habitat comparisons: xeric scrubland males (A), grassland  
733 males (B), mountain cloud forest females (C), pine-oak forest females (D), xeric  
734 scrubland females (E), grassland females (F). Microhabitat types: between logs (BL),  
735 between rocks (BR), in crevice (IC), in grass (IG), lamppost (LP), on *Agave sp.* (OA),  
736 on cactus (OC), on ground (OG), on log (OL), on rock (OR), on tables (OT), on shrub  
737 (OS), on tree (TR), under log (UL), under metal sheet (UMS), under rock (UR), under  
738 tire (UT), and wall (WA).

739

740 Figure 6. Habitat divergence in thermal traits between females of *Sceloporus*  
741 *grammicus* in central Mexico. Habitat abbreviations and sample sizes (n): grassland  
742 (GL, n = 118), mountain cloud forest (MCF, n = 53), pine-oak forest (POF, n = 49), and  
743 xeric scrubland (XS, n = 48). Thermal traits abbreviations: body temperature ( $T_b$ , A), air  
744 temperature ( $T_a$ , B), microhabitat temperature ( $T_m$ , C), the absolute difference between  
745  $T_b$  and  $T_a$  ( $\Delta T_a$ , D), the absolute difference between  $T_b$  and  $T_m$  ( $\Delta T_m$ , E). Error bars  
746 represent 95% confidence intervals. Asterisks between bars indicate significant  
747 differences between groups (\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq 0.001$ ).

748

749 Figure 7. Variation in body size and perch height among female color morphs of  
750 *Sceloporus grammicus* in central Mexico. For visual clarity, only statistically significant  
751 differences are shown. Color morph abbreviations and sample sizes (n): pure orange  
752 (PO, n = 63), pure yellow (PY, n = 52), pure white (PW, n = 21), white-orange (WO, n  
753 = 23), white-yellow (WY, n = 92). Traits abbreviations: snout-vent length (SVL, A) and  
754 perch height (PH, B). Error bars represent 95% confidence intervals. Asterisks between  
755 bars indicate significant differences between groups (\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq$   
756 0.001).

757

758

759 Table 1. Environmental data for the four localities of *Sceloporus grammicus* analyzed. Habitat type was assigned according to Rzedowski (2006).  
 760 Total annual precipitation and mean annual temperature data were obtained from CONAGUA (2010). Climate information was obtained from  
 761 García (2004).  
 762

Locality name	Geographic coordinates	Vegatation type	Elevation (masl)	Rainfall (mm)	Environmental temperature (°C)	Climate
Zacualtipán de Ángeles	20° 32' N 98° 73' W	Mountain cloud forest	2017	1325.8	14.4	Humid temperate
Mineral El Chico	20° 10' N 98° 43' W	Pine-oak forest	2362	1145.6	14.3	Subhumid temperate
Tizayuca	19° 51' N 98° 57' W	Xeric scrubland	2277	559.1	15	Semiarid
Coronango	19° 08' N 98° 15' W	Grassland	2183	845.7	16.3	Subhumid temperate

763

764 Table 2. Significant coefficients of generalized linear models for males of *Sceloporus grammicus*. Habitat abbreviations: mountain cloud forest (MCF), pine oak forest (POF), xeric  
765 scrubland (XS). Variable abbreviations: snout-vent length (SVL), body temperature ( $T_b$ ), air temperature ( $T_a$ ), microhabitat temperature ( $T_m$ ), absolute difference between body  
766 temperature and air temperature ( $\Delta T_a$ ), absolute difference between body temperature and microhabitat temperature ( $\Delta T_m$ ), and perch height (PH). Complete models are shown in  
767 Table S1.

Model	<i>P</i> value	Model	<i>P</i> value	Model	<i>P</i> value	Model	<i>P</i> value	Model	<i>P</i> value
SVL = Habitat		$T_b = \Delta T_a$		$\Delta T_a = \text{Morph}$		PH = Habitat		PH = $\Delta T_a$	
Intercept	< 0.0001	$\Delta T_a$	< 0.0001	Intercept	< 0.0001	Intercept	< 0.0001	SVL	< 0.0001
POF	< 0.0001	$T_b = \Delta T_m$		Pure orange	0.003	MCF	< 0.0001	PH = $\Delta T_m$	
SVL = Morph		$\Delta T_m$	< 0.0001	Pure white	0.003	POF	< 0.0001	$\Delta T_m$	< 0.0001
Intercept	< 0.0001	$T_a = \text{Habitat}$		Pure yellow	0.04	SVL	< 0.0001	SVL < 0.0001	
Pure orange	0.03	Intercept	< 0.0001	$\Delta T_a = T_a$		PH = Morph			
Pure yellow	< 0.0001	POF	0.04	$T_a$	< 0.0001	Intercept	< 0.0001		
Yellow-orange	< 0.0001	$T_a = \text{Morph}$		SVL	0.04	Pure orange	< 0.0001		
$T_b = \text{Habitat}$		Intercept	< 0.0001	$\Delta T_a = T_b$		Pure white	< 0.0001		
Intercept	< 0.0001	Pure yellow	0.01	$T_b$	< 0.0001	Pure yellow	< 0.0001		
MCF	0.03	$T_m = \text{Habitat}$		$\Delta T_m = \text{Habitat}$		White-yellow	< 0.0001		
POF	0.002	Intercept	< 0.0001	Intercept	< 0.0001	Yellow-orange	< 0.0001		
XS	0.03	POF	0.007	MCF	0.007	SVL	< 0.0001		
$T_b = \text{Morph}$		$T_m = \text{Morph}$		XS	< 0.0001	PH = $T_b$			
Intercept	< 0.0001	Intercept	< 0.0001	$\Delta T_m = \text{Morph}$		$T_b$	< 0.0001		
Pure orange	0.006	Pure yellow	0.006	Intercept	< 0.0001	SVL	< 0.0001		

Pure yellow	0.002	Yellow-orange	0.05	Pure orange	0.001	PH = T <sub>a</sub>	
T <sub>b</sub> = T <sub>a</sub>		ΔT <sub>a</sub> = Habitat		ΔT <sub>m</sub> = T <sub>m</sub>			T <sub>a</sub> < 0.0001
	T <sub>a</sub> < 0.0001	Intercept	< 0.0001		T <sub>m</sub> < 0.0001		SVL < 0.0001
T <sub>b</sub> = T <sub>m</sub>		MCF	0.0002	ΔT <sub>m</sub> = T <sub>b</sub>		PH = T <sub>m</sub>	
	T <sub>m</sub> < 0.0001	POF	0.04		T <sub>b</sub> < 0.0001		T <sub>m</sub> 0.03
		XS	< 0.0001				SVL < 0.0001

---

769 Table 3. Percentages of negative values of  $\Delta T_a$  and  $\Delta T_m$  of male and female morphs of  
 770 *Sceloporus grammicus* of the four habitats analyzed. Habitat abbreviations: mountain cloud  
 771 forest (MCF), pine oak forest (POF), and xeric scrubland (XS). Variable abbreviations:  
 772 absolute difference between body temperature and air temperature ( $\Delta T_a$ ) and absolute  
 773 difference between body temperature and microhabitat temperature ( $\Delta T_m$ ). Sample size (n)  
 774 is shown for each group.

Sex	Habitat/Morph	n	$\Delta T_a$	$\Delta T_m$
Male				
	MCF			
	Blue-orange	25	8	0
	POF			
	Blue-orange	24	4.2	12.5
	XS			
	Pure yellow	13	7.7	7.7
	White-yellow	12	33.3	8.3
	Yellow-orange	4	75	75
	GL			
	Pure orange	8	0	0
	Pure white	4	0	0
	Pure yellow	21	4.8	4.8
	White-yellow	35	0	0
	Yellow-orange	15	0	0
Female				
	MCF			
	Pure orange	41	9.8	9.8
	Pure white	4	0	0
	White-orange	8	0	0
	POF			
	Pure orange	22	9.1	13.6
	White-orange	15	20	26.7
	Yellow-orange	12	0	16.7

XS

Pure white	8	12.5	12.5
Pure yellow	8	0	12.5
White-yellow	32	15.6	18.8

GL

Pure white	9	11.1	11.1
Pure yellow	44	2.3	4.5
White-yellow	60	3.3	5
Yellow-orange	5	0	0

---

775



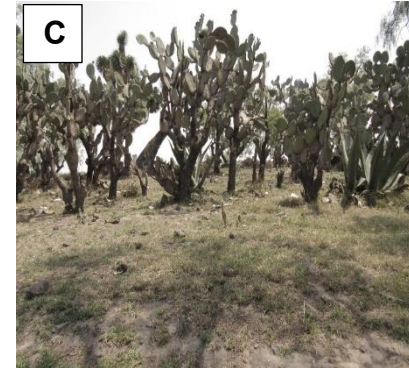
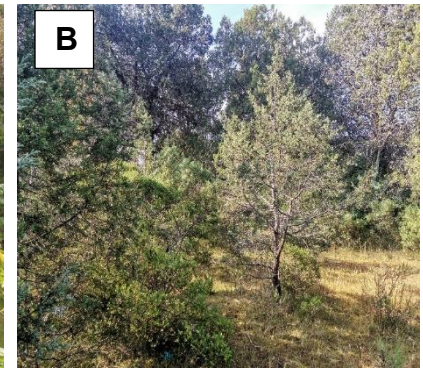
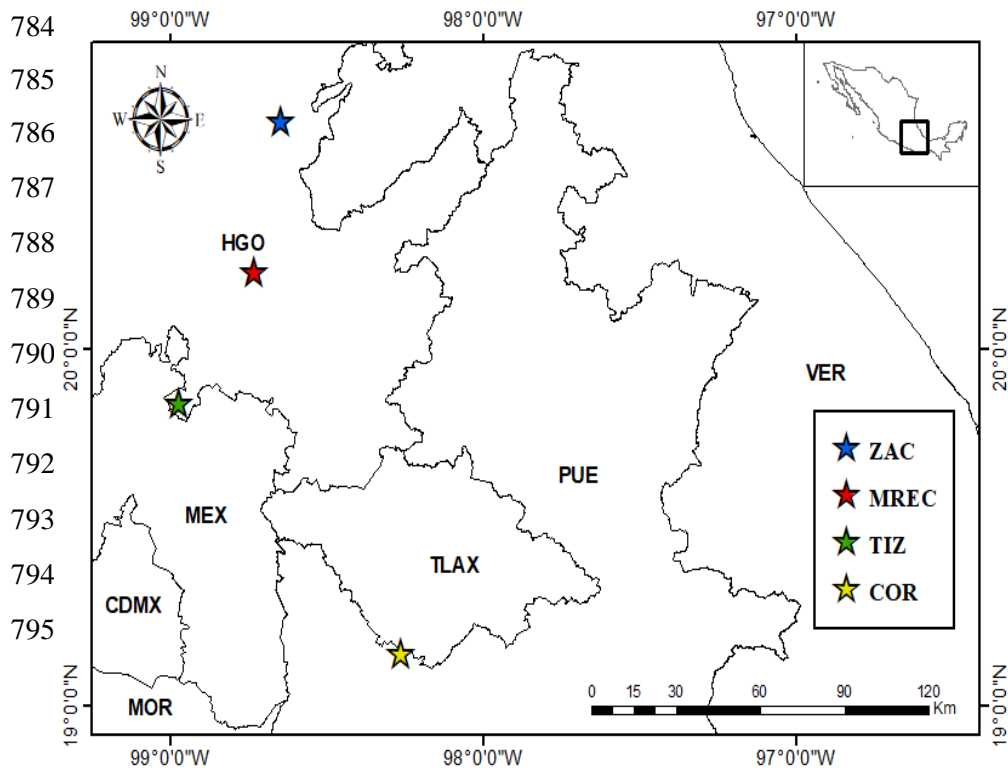
776 Table 4. Significant coefficients of significant generalized linear models for females of  
777 *Sceloporus grammicus*. Habitat abbreviations: mountain cloud forest (MCF), pine oak  
778 forest (POF), xeric scrubland (XS). Variable abbreviations: snout-vent length (SVL), body  
779 temperature ( $T_b$ ), air temperature ( $T_a$ ), microhabitat temperature ( $T_m$ ), absolute difference  
780 between body temperature and air temperature ( $\Delta T_a$ ), absolute difference between body  
781 temperature and microhabitat temperature ( $\Delta T_m$ ), and perch height (PH). Complete models  
782 are shown in Table S1.

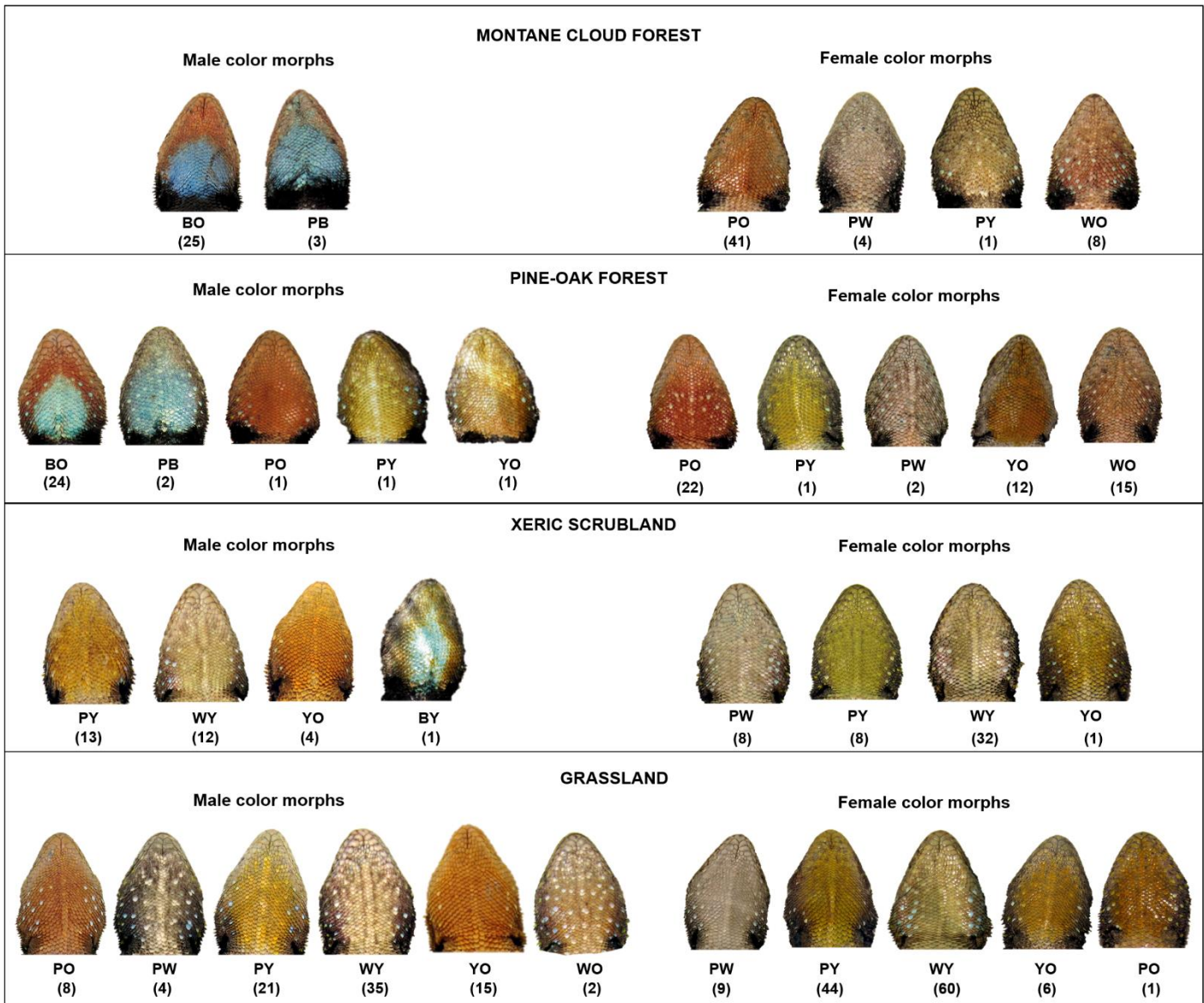
Model	<i>P</i> value	Model	<i>P</i> value	Model	<i>P</i> value
SVL = Habitat		$\Delta T_a$ = Habitat		PH = Morph	
Intercept	< 0.0001	Intercept	< 0.0001	Intercept	< 0.0001
POF	< 0.0001	MCF	0.005	Pure white	< 0.0001
XS	0.001	POF	0.02	Pure yellow	< 0.0001
SVL = Morph		XS	< 0.0001	White-orange	< 0.0001
Intercept	< 0.0001	$\Delta T_a = T_a$		White-yellow	< 0.0001
White-orange	0.03	$T_a$	< 0.0001	Yellow-orange	< 0.0001
$T_b$ = Habitat		$\Delta T_a = T_b$		SVL	< 0.0001
Intercept	< 0.0001	$T_b$	< 0.0001	PH = $T_b$	
MCF	0.05	$\Delta T_m$ = Habitat		$T_b$	0.0007
$T_b = T_a$		Intercept	< 0.0001	SVL	< 0.0001
$T_a$	< 0.0001	POF	0.005	PH = $T_a$	
$T_b = T_m$		XS	< 0.0001	$T_a$	< 0.0001
$T_m$	< 0.0001	$\Delta T_m$ = Morph		SVL	< 0.0001
$T_b = \Delta T_a$		Intercept	< 0.0001	PH = $T_m$	
$\Delta T_a$	< 0.0001	Yellow-orange	0.01	SVL	< 0.0001
$T_b = \Delta T_m$		$\Delta T_m = T_m$		PH = $\Delta T_a$	
$\Delta T_m$	< 0.0001	$T_m$	< 0.0001	$\Delta T_a$	< 0.0001
$T_a$ = Habitat		$\Delta T_m = T_b$		SVL	< 0.0001
Intercept	< 0.0001	$T_b$	< 0.0001	PH = $\Delta T_m$	
XS	0.02	PH = Habitat		$\Delta T_m$	0.002
$T_m$ = Habitat		Intercept	< 0.0001	SVL	< 0.0001
Intercept	< 0.0001	MCF	< 0.0001		

	XS	0.02	POF	< 0.0001
T <sub>m</sub> = Morph			XS	< 0.0001
	Intercept	< 0.0001	SVL	< 0.0001
	White-yellow	0.03		

---

783





796

797 Figure 2.

798

799

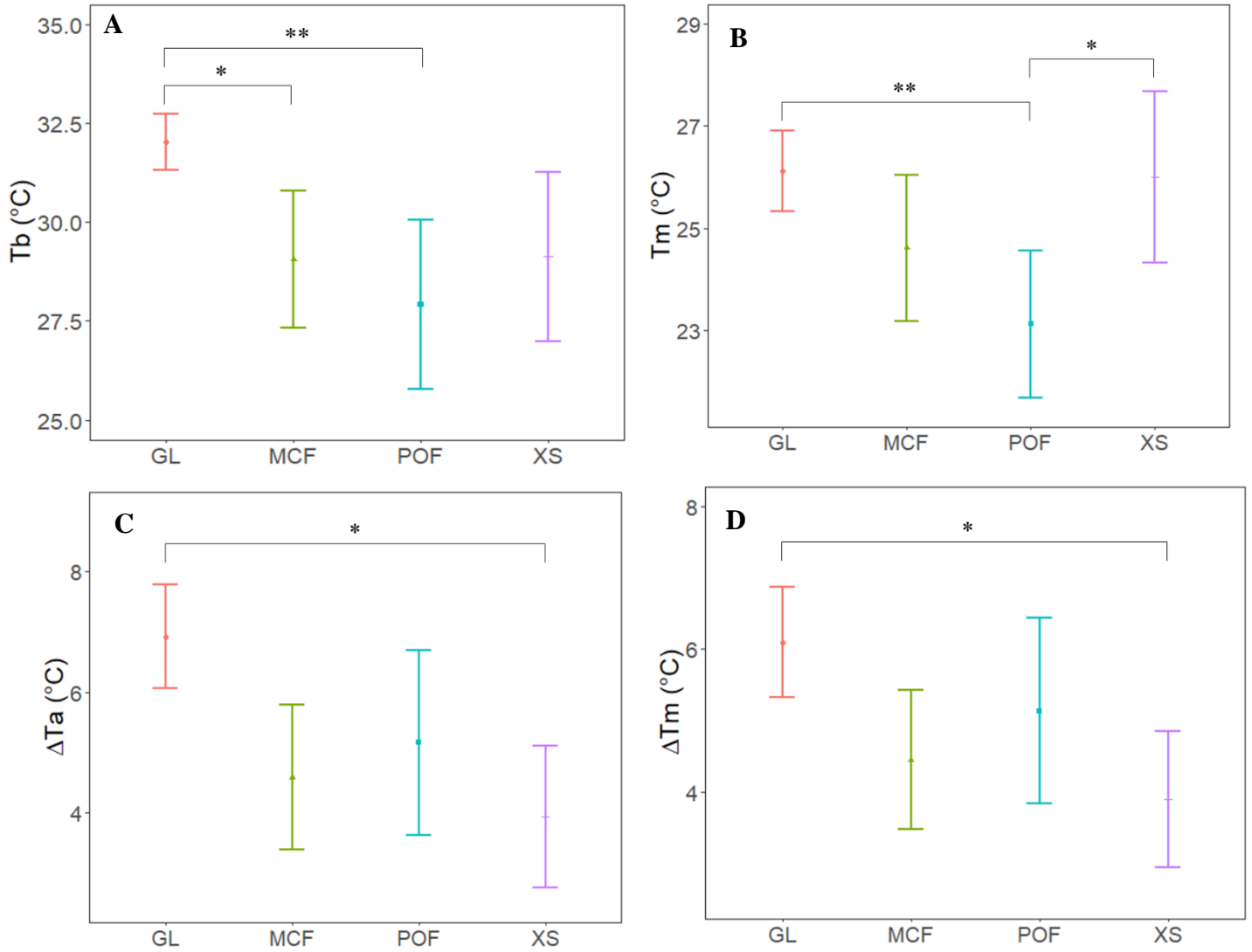
800

801

802

803

804



805

806 Figure 3.

807

808

809

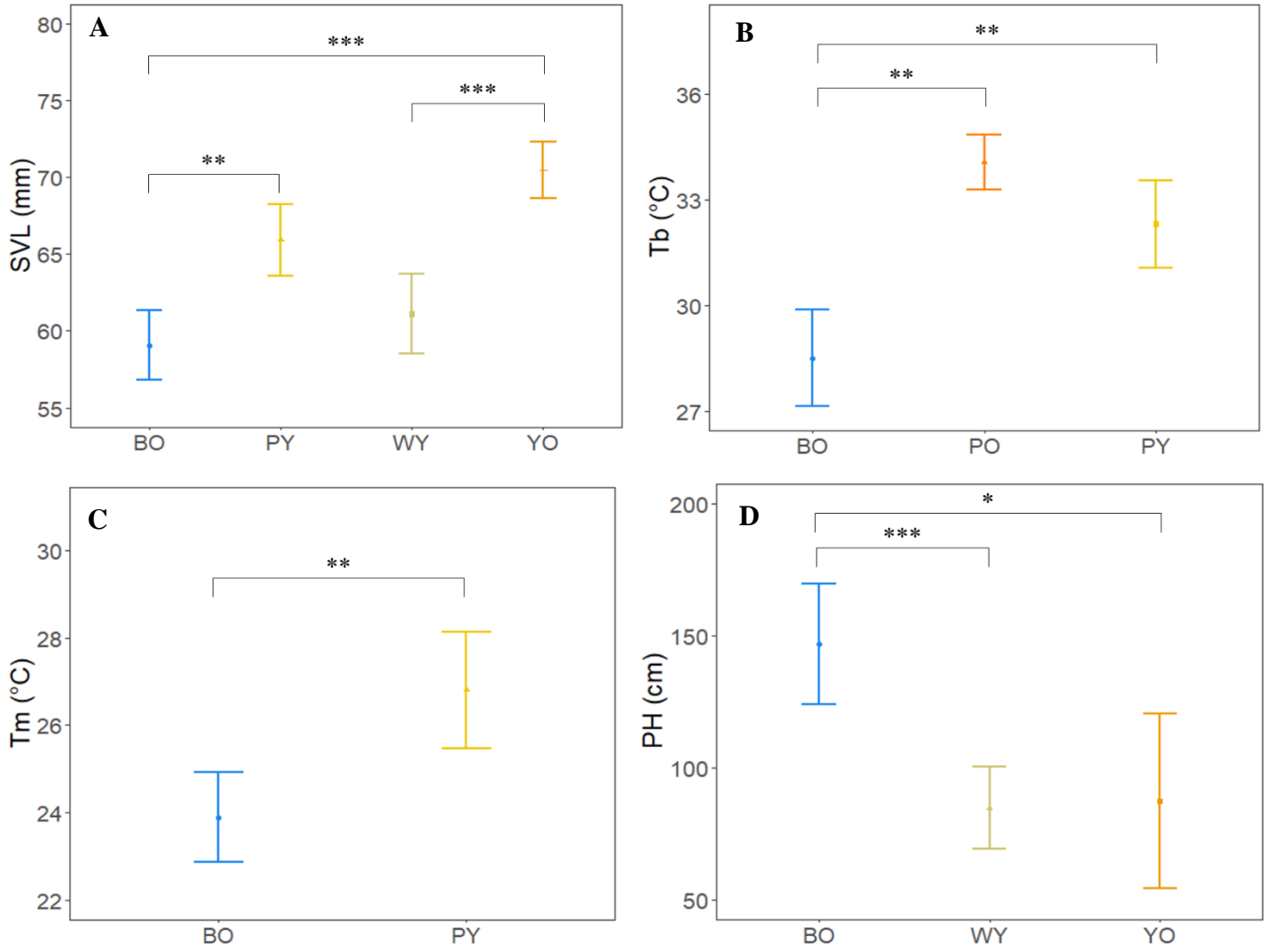
810

811

812

813

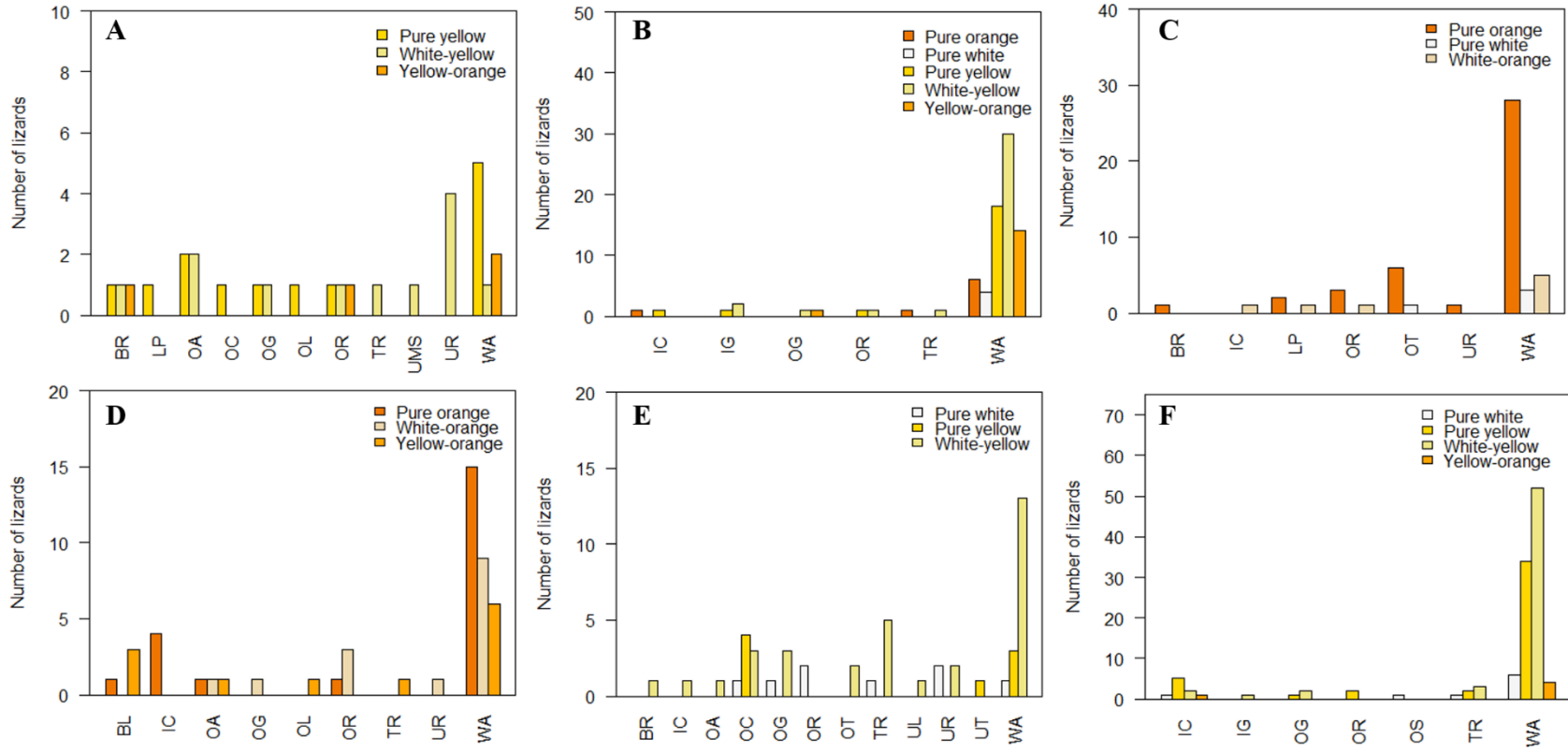
814



815

816 Figure 4.

817



819 Figure 5.

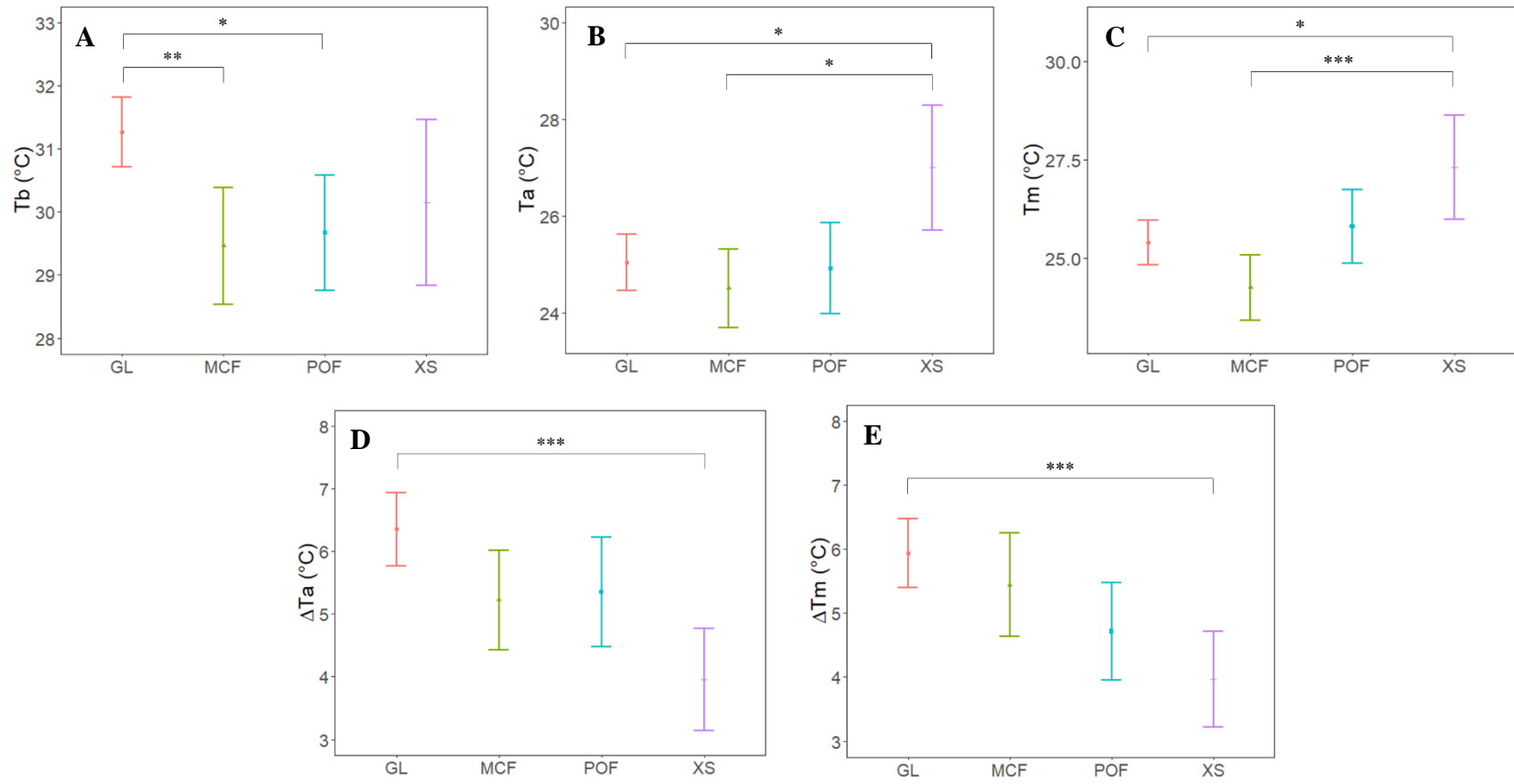


Figure 6.



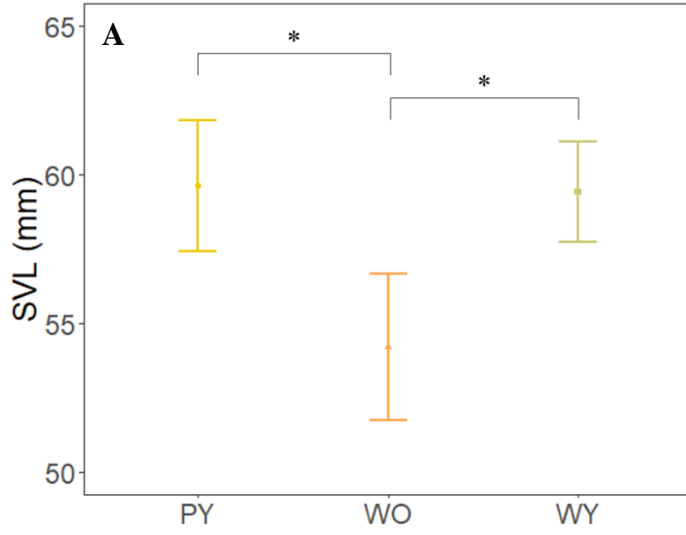


Figure 7.

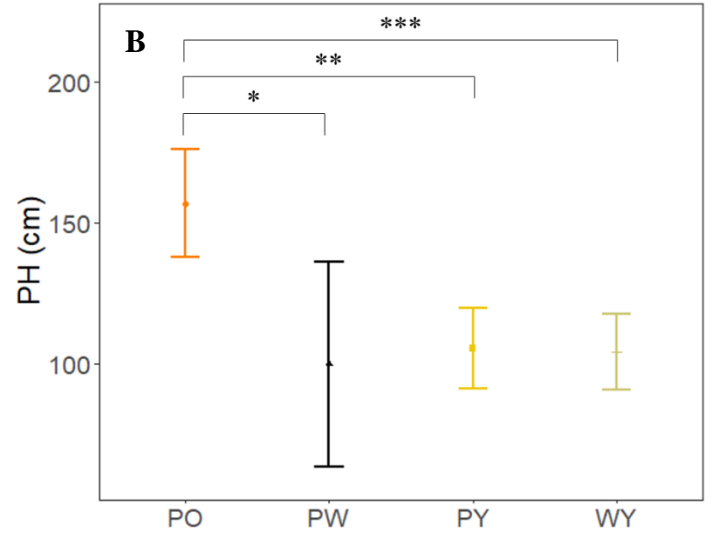


Table S1. Generalized linear models for males and females of *Sceloporus grammicus* analyzed in this study. Habitat abbreviations: mountain cloud forest (MCF), pine-oak forest (POF), xeric scrubland (XS). Variable abbreviations: snout-vent length (SVL), body temperature ( $T_b$ ), air temperature ( $T_a$ ), microhabitat temperature ( $T_m$ ), absolute difference between  $T_b$  and  $T_a$  ( $\Delta T_a$ ), absolute difference between  $T_b$  and  $T_m$  ( $\Delta T_m$ ), and perch height (PH). Model parameters are standard error (S.E), z value (z), and p value (P). Significant coefficients are shown in bold.

Sex	Model	Estimate	S.E.	z	P
Male	SVL = Habitat				
	<b>Intercept</b>	<b>4.16</b>	<b>0.01</b>	<b>304.19</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	MCF	-0.03	0.03	-1.07	0.29
	<b>POF</b>	<b>-0.14</b>	<b>0.03</b>	<b>-4.74</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	XS	0.008	0.03	0.28	0.78
	SVL = Morph				
	<b>Intercept</b>	<b>4.08</b>	<b>0.02</b>	<b>219.42</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>Pure orange</b>	<b>0.11</b>	<b>0.05</b>	<b>2.22</b>	<b>0.03</b>
	Pure white	0.02	0.07	0.24	0.81
	<b>Pure yellow</b>	<b>0.11</b>	<b>0.03</b>	<b>3.91</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	White-yellow	0.03	0.03	1.28	0.20
	<b>Yellow-orange</b>	<b>0.18</b>	<b>0.03</b>	<b>5.35</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	Tb = Habitat + SVL				
	<b>Intercept</b>	<b>3.51</b>	<b>0.11</b>	<b>30.88</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>MCF</b>	<b>-0.10</b>	<b>0.04</b>	<b>-2.341</b>	<b>0.02</b>
	<b>POF</b>	<b>-0.14</b>	<b>0.05</b>	<b>-3.117</b>	<b>0.002</b>
	<b>XS</b>	<b>-0.09</b>	<b>0.04</b>	<b>-2.396</b>	<b>0.02</b>
	SVL	-0.001	0.00174	-0.35	0.73
	Tb = Morph + SVL				
	<b>Intercept</b>	<b>3.40</b>	<b>0.11</b>	<b>30.66</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>Pure orange</b>	<b>0.18</b>	<b>0.06728</b>	<b>2.733</b>	<b>0.006</b>
	Pure white	0.14	0.09152	1.493	0.14
	<b>Pure yellow</b>	<b>0.13</b>	<b>0.04223</b>	<b>3.097</b>	<b>0.002</b>
	White-yellow	0.06	0.03783	1.667	0.10
	Yellow-orange	0.07	0.05371	1.35	0.18
	SVL	-0.001	0.00182	-0.436	0.66
	Tb = Ta + SVL				
<b>Ta</b>	<b>0.02</b>	<b>0.003</b>	<b>5.40</b>	<b>&lt; 0.0001</b>	
SVL	0.001	0.002	0.58	0.57	
Tb = Tm + SVL					
<b>Tm</b>	<b>0.02</b>	<b>0.004</b>	<b>6.66</b>	<b>&lt; 0.0001</b>	
SVL	0.001	0.002	0.51	0.61	
Tb = $\Delta T_a$ + SVL					
<b><math>\Delta T_a</math></b>	<b>0.02</b>	<b>0.004</b>	<b>5.512</b>	<b>&lt; 0.0001</b>	

SVL	0.0000	0.002	-0.007	0.99
Tb = $\Delta T_m$ + SVL				
<b><math>\Delta T_m</math></b>	<b>0.02</b>	<b>0.004</b>	<b>5.647</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.0001	0.002	0.048	0.96
Ta = Habitat + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>3.33</b>	<b>0.13</b>	<b>26.61</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
MCF	-0.03	0.05	-0.63	0.53
<b>POF</b>	<b>-0.10</b>	<b>0.05</b>	<b>-2.06</b>	<b>0.04</b>
XS	0.03	0.04	0.80	0.42
SVL	-0.002	0.002	-0.79	0.43
Ta = Morph + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>3.28</b>	<b>0.12</b>	<b>26.88</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
Pure orange	0.11	0.08	1.39	0.17
Pure white	0.01	0.11	0.12	0.90
<b>Pure yellow</b>	<b>0.11</b>	<b>0.05</b>	<b>2.43</b>	<b>0.02</b>
White-yellow	0.04	0.04	1.05	0.30
Yellow-orange	0.09	0.06	1.48	0.14
SVL	-0.002	0.002	-0.91	0.36
Tm = Habitat + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>3.36</b>	<b>0.12</b>	<b>27.17</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
MCF	-0.06	0.05	-1.37	0.17
<b>POF</b>	<b>-0.14</b>	<b>0.05</b>	<b>-2.69</b>	<b>0.007</b>
XS	-0.004	0.04	-0.09	0.93
SVL	-0.002	0.002	-0.83	0.40
Tm = Morph + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>3.28</b>	<b>0.12</b>	<b>27.09</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
Pure orange	0.10	0.08	1.34	0.18
Pure white	0.10	0.10	1.02	0.31
<b>Pure yellow</b>	<b>0.13</b>	<b>0.05</b>	<b>2.75</b>	<b>0.006</b>
White-yellow	0.07	0.04	1.68	0.09
Yellow-orange	0.11	0.06	1.91	0.06
SVL	-0.002	0.002	-0.89	0.37
$\Delta T_a$ = Habitat + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>1.46</b>	<b>0.27</b>	<b>5.44</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>MCF</b>	<b>-0.40</b>	<b>0.10</b>	<b>-3.864</b>	<b>0.0001</b>
<b>POF</b>	<b>-0.23</b>	<b>0.11</b>	<b>-2.167</b>	<b>0.03</b>
<b>XS</b>	<b>-0.57</b>	<b>0.10</b>	<b>-5.55</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.007	0.004	1.81	0.07
$\Delta T_a$ = Morph + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>1.20</b>	<b>0.26</b>	<b>4.60</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Pure orange</b>	<b>0.44</b>	<b>0.14</b>	<b>3.02</b>	<b>0.003</b>

<b>Pure white</b>	<b>0.55</b>	<b>0.18</b>	<b>3.00</b>	<b>0.003</b>
<b>Pure yellow</b>	<b>0.20</b>	<b>0.10</b>	<b>2.01</b>	<b>0.04</b>
White-yellow	0.15	0.09	1.66	0.10
Yellow-orange	0.12	0.12	0.93	0.35
SVL	0.01	0.004	1.52	0.13
$\Delta T_a = T_a + SVL$				
<b>Ta</b>	<b>-0.07</b>	<b>0.01</b>	<b>-8.498</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>SVL</b>	<b>0.01</b>	<b>0.004</b>	<b>2.28</b>	<b>0.02</b>
$\Delta T_a = T_b + SVL$				
<b>Tb</b>	<b>0.10</b>	<b>0.01</b>	<b>10.47</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.006	0.004	1.48	0.14
$\Delta T_m = \text{Habitat} + SVL$				
<b>Intercept</b>	<b>1.35</b>	<b>0.28</b>	<b>4.81</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>MCF</b>	<b>-0.30</b>	<b>0.11</b>	<b>-2.86</b>	<b>0.004</b>
POF	-0.11	0.11	-1.02	0.31
<b>XS</b>	<b>-0.45</b>	<b>0.10</b>	<b>-4.34</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.007	0.004	1.68	0.09
$\Delta T_m = \text{Morph} + SVL$				
<b>Intercept</b>	<b>1.22</b>	<b>0.27</b>	<b>4.52</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Pure orange</b>	<b>0.47</b>	<b>0.14</b>	<b>3.23</b>	<b>0.001</b>
Pure white	0.30	0.21	1.45	0.15
Pure yellow	0.17	0.10	1.65	0.10
White-yellow	0.04	0.09	0.45	0.66
Yellow-orange	-0.05	0.13	-0.35	0.72
SVL	0.006	0.004	1.31	0.19
$\Delta T_m = T_m + SVL$				
<b>Tm</b>	<b>-0.04</b>	<b>0.009</b>	<b>-5.1</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.008	0.004	1.90	0.06
$\Delta T_m = T_b + SVL$				
<b>Tb</b>	<b>0.09</b>	<b>0.01</b>	<b>9.60</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.004	0.004	1.06	0.29
$\text{PH} = \text{Habitat} + SVL$				
<b>Intercept</b>	<b>3.53</b>	<b>0.07</b>	<b>50.01</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>MCF</b>	<b>0.52</b>	<b>0.02</b>	<b>24.14</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>POF</b>	<b>0.59</b>	<b>0.02</b>	<b>24.88</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
XS	-0.004	0.02	-0.14	0.89
<b>SVL</b>	<b>0.01</b>	<b>0.001</b>	<b>14.13</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
$\text{PH} = \text{Morph} + SVL$				
<b>Intercept</b>	<b>4.08</b>	<b>0.07</b>	<b>62.13</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Pure orange</b>	<b>-0.37</b>	<b>0.04</b>	<b>-10.26</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Pure white</b>	<b>-0.37</b>	<b>0.05</b>	<b>-7.31</b>	<b>&lt; 0.0001</b>

	<b>Pure yellow</b>	<b>-0.53</b>	<b>0.02</b>	<b>-22.16</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>White-yellow</b>	<b>-0.58</b>	<b>0.02</b>	<b>-27.10</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>Yellow-orange</b>	<b>-0.68</b>	<b>0.03</b>	<b>-22.52</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>SVL</b>	<b>0.02</b>	<b>0.001</b>	<b>14.28</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	PH = Tb + SVL				
	<b>Tb</b>	<b>0.01</b>	<b>0.002</b>	<b>6.86</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>SVL</b>	<b>0.005</b>	<b>0.001</b>	<b>5.42</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	PH = Ta + SVL				
	<b>Ta</b>	0.008	0.002	4.11	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>SVL</b>	0.005	0.001	5.50	<b>&lt; 0.0001</b>
	PH = Tm + SVL				
	<b>Tm</b>	<b>0.005</b>	<b>0.002</b>	<b>2.15</b>	<b>0.03</b>
	<b>SVL</b>	<b>0.005</b>	<b>0.001</b>	<b>5.51</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	PH = ΔTa + SVL				
	ΔTa	0.001	0.002	0.48	0.63
	<b>SVL</b>	<b>0.005</b>	<b>0.001</b>	<b>5.46</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	PH = ΔTm + SVL				
	ΔTm	<b>0.01</b>	<b>0.002</b>	<b>5.12</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>SVL</b>	<b>0.005</b>	<b>0.001</b>	<b>5.15</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
Female	SVL = Habitat				
	<b>Intercept</b>	<b>4.11</b>	<b>0.01</b>	<b>347.36</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	MCF	-0.01	0.02	-0.65	0.52
	<b>POF</b>	<b>-0.13</b>	<b>0.02</b>	<b>-5.83</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>XS</b>	<b>-0.07</b>	<b>0.02</b>	<b>-3.27</b>	<b>0.001</b>
	SVL = Morph				
	<b>Intercept</b>	<b>4.06</b>	<b>0.02</b>	<b>246.05</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	Pure white	-0.02	0.03	-0.59	0.56
	Pure yellow	0.02	0.02	0.99	0.32
	<b>White-orange</b>	<b>-0.07</b>	<b>0.03</b>	<b>-2.18</b>	<b>0.03</b>
	White-yellow	0.02	0.02	0.98	0.33
	Yellow-orange	-0.03	0.04	-0.87	0.38
	Tb = Habitat + SVL				
	<b>Intercept</b>	<b>3.42</b>	<b>0.09</b>	<b>36.48</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>MCF</b>	<b>-0.06</b>	<b>0.03</b>	<b>-1.96</b>	<b>0.05</b>
	POF	-0.05	0.03	-1.50	0.13
	XS	-0.03	0.03	-1.10	0.27
	SVL	0.0004	0.002	0.23	0.82
	Tb = Ta + SVL				
	<b>Ta</b>	<b>0.01</b>	<b>0.003</b>	<b>4.60</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
	SVL	0.001	0.001	0.58	0.56
	Tb = Tm + SVL				

<b>Tm</b>	<b>0.02</b>	<b>0.003</b>	<b>5.05</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.001	0.001	0.79	0.43
Tb = $\Delta$ Ta + SVL				
<b><math>\Delta</math>Ta</b>	<b>0.02</b>	<b>0.003</b>	<b>4.42</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.001	0.001	0.56	0.58
Tb = $\Delta$ Tm + SVL				
<b><math>\Delta</math>Tm</b>	<b>0.02</b>	<b>0.004</b>	<b>4.47</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.001	0.001	0.37	0.71
Ta = Habitat + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>3.14</b>	<b>0.10</b>	<b>30.27</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
MCF	-0.02	0.03	-0.62	0.54
POF	0.005	0.04	0.14	0.89
<b>XS</b>	<b>0.08</b>	<b>0.03</b>	<b>2.38</b>	<b>0.02</b>
SVL	0.001	0.002	0.80	0.43
Tm = Habitat + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>3.18</b>	<b>0.10</b>	<b>30.88</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
MCF	-0.05	0.03	-1.35	0.18
POF	0.02	0.04	0.63	0.53
<b>XS</b>	<b>0.08</b>	<b>0.03</b>	<b>2.27</b>	<b>0.02</b>
SVL	0.001	0.002	0.54	0.59
Tm = Morph + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>3.23</b>	<b>0.09</b>	<b>33.97</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
Pure white	0.04	0.05	0.77	0.44
Pure yellow	0.01	0.04	0.34	0.74
White-orange	0.01	0.05	0.20	0.84
<b>White-yellow</b>	<b>0.07</b>	<b>0.03</b>	<b>2.20</b>	<b>0.03</b>
Yellow-orange	0.08	0.05	1.50	0.13
SVL	-0.0003	0.002	-0.21	0.83
$\Delta$ Ta = Habitat + SVL				
<b>Intercept</b>	<b>1.93</b>	<b>0.22</b>	<b>8.98</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>MCF</b>	<b>-0.20</b>	<b>0.07</b>	<b>-2.80</b>	<b>0.005</b>
<b>POF</b>	<b>-0.18</b>	<b>0.08</b>	<b>-2.38</b>	<b>0.02</b>
<b>XS</b>	<b>-0.48</b>	<b>0.08</b>	<b>-5.81</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	-0.001	0.004	-0.41	0.69
$\Delta$ Ta = Ta + SVL				
<b>Ta</b>	<b>-0.09</b>	<b>0.008</b>	<b>-11.79</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.004	0.003	1.38	0.17
$\Delta$ Ta = Tb + SVL				
<b>Tb</b>	<b>0.08</b>	<b>0.009</b>	<b>9.32</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.001	0.003	0.26	0.80
$\Delta$ Tm = Habitat + SVL				

<b>Intercept</b>	<b>1.74</b>	<b>0.22</b>	<b>7.85</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
MCF	-0.09	0.07	-1.23	0.22
<b>POF</b>	<b>-0.23</b>	<b>0.08</b>	<b>-2.80</b>	<b>0.005</b>
<b>XS</b>	<b>-0.40</b>	<b>0.08</b>	<b>-4.82</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.001	0.004	0.18	0.86
$\Delta T_m = \text{Morph} + \text{SVL}$				
<b>Intercept</b>	<b>1.40</b>	<b>0.21</b>	<b>6.66</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
Pure white	-0.11	0.11	-0.93	0.35
Pure yellow	0.05	0.08	0.62	0.54
White-orange	-0.04	0.11	-0.33	0.74
White-yellow	-0.03	0.07	-0.37	0.71
<b>Yellow-orange</b>	<b>-0.34</b>	<b>0.14</b>	<b>-2.51</b>	<b>0.01</b>
SVL	0.005	0.003	1.41	0.16
$\Delta T_m = T_m + \text{SVL}$				
<b>Tm</b>	<b>-0.07</b>	<b>0.008</b>	<b>-8.97</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.006	0.003	1.64	0.10
$\Delta T_m = T_b + \text{SVL}$				
<b>Tb</b>	0.08	0.009	8.96	<b>&lt; 0.0001</b>
SVL	0.004	0.003	1.09	0.28
$\text{PH} = \text{Habitat} + \text{SVL}$				
<b>Intercept</b>	<b>4.07</b>	<b>0.05</b>	<b>78.45</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>MCF</b>	<b>0.47</b>	<b>0.01</b>	<b>32.78</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>POF</b>	<b>0.32</b>	<b>0.02</b>	<b>18.68</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>XS</b>	<b>-0.11</b>	<b>0.02</b>	<b>-5.32</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>SVL</b>	<b>0.01</b>	<b>0.001</b>	<b>11.40</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
$\text{PH} = \text{Morph} + \text{SVL}$				
<b>Intercept</b>	<b>4.51</b>	<b>0.05</b>	<b>95.17</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Pure white</b>	<b>-0.45</b>	<b>0.03</b>	<b>-17.81</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Pure yellow</b>	<b>-0.42</b>	<b>0.02</b>	<b>-23.56</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>White-orange</b>	<b>-0.20</b>	<b>0.02</b>	<b>-8.43</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>White-yellow</b>	<b>-0.42</b>	<b>0.02</b>	<b>-28.15</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Yellow-orange</b>	<b>-0.18</b>	<b>0.02</b>	<b>-7.28</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>SVL</b>	<b>0.009</b>	<b>0.001</b>	<b>11.78</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
$\text{PH} = T_b + \text{SVL}$				
<b>Tb</b>	<b>0.006</b>	<b>0.002</b>	<b>3.37</b>	<b>0.0007</b>
<b>SVL</b>	<b>0.006</b>	<b>0.001</b>	<b>8.29</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
$\text{PH} = T_a + \text{SVL}$				
<b>Ta</b>	<b>-0.01</b>	<b>0.002</b>	<b>-6.85</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>SVL</b>	<b>0.007</b>	<b>0.001</b>	<b>8.55</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
$\text{PH} = T_m + \text{SVL}$				
<b>Tm</b>	<b>-0.003</b>	<b>0.002</b>	<b>-1.85</b>	<b>0.06</b>

<b>SVL</b>	<b>0.006</b>	<b>0.001</b>	<b>8.33</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
PH = $\Delta T_a$ + SVL				
<b><math>\Delta T_a</math></b>	<b>0.02</b>	<b>0.002</b>	<b>8.57</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>SVL</b>	<b>0.006</b>	<b>0.001</b>	<b>8.21</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
PH = $\Delta T_m$ + SVL				
<b><math>\Delta T_m</math></b>	<b>0.006</b>	<b>0.002</b>	<b>3.12</b>	<b>0.002</b>
<b>SVL</b>	<b>0.006</b>	<b>0.001</b>	<b>8.24</b>	<b>&lt; 0.0001</b>

---



# **CAPÍTULO III**

**Ectoparasitismo en *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae): explorando el efecto de factores extrínsecos e intrínsecos en parámetros de infección**

César A. Díaz-Marín<sup>1</sup> y Aurelio Ramírez-Bautista<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, km 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo, 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México.

\*Autor por correspondencia

**RESUMEN**

El ectoparasitismo en una especie de hospedero puede variar dependiendo de factores extrínsecos (p. ej. el tipo de vegetación y estacionalidad ambiental) e intrínsecos (p. ej. tamaño corporal, sexo, y polimorfismo) por lo que, al considerarlos simultáneamente, es posible obtener un mejor panorama de los patrones de infección y sus posibles consecuencias asociadas. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue analizar la carga de ácaros en cuatro poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus* que habitan ambientes contrastantes en el centro de México. Específicamente, se evaluó si existen diferencias en la prevalencia (P%), abundancia promedio (AP), e intensidad promedio (IP) de ácaros entre tipos de vegetación, épocas (secas y lluvias), sexos, y morfos de color en *S. grammicus*. Asimismo, se determinó si existe afinidad de alojamiento de los ácaros hacia regiones corporales específicas de los hospederos. Se encontró que la P% fue similar entre tipos de vegetación, épocas, sexos y morfos de color, mientras que la AP e IP incrementan con el tamaño y peso corporal de las lagartijas. Ambos parámetros fueron mayores en las lagartijas del bosque mesófilo de montaña y pastizal que en las de bosque de pino-encino. Además, las hembras de pastizal presentaron mayor IP que las de bosque de pino-encino, mientras que los machos del bosque mesófilo de montaña tuvieron mayor IP que los de bosque de pino-encino y matorral xerófilo. Similarmente, la afinidad de alojamiento de los ácaros en las regiones corporales de las lagartijas está definida por el tipo de vegetación utilizado, el sexo, y el morfo de color. Esto evidencia que la complejidad de los patrones intraespecíficos de ectoparasitismo en *S. grammicus* está determinada por características fenotípicas y factores ambientales, por lo que estudios futuros podrían evaluar su efecto sobre la adecuación de los

individuos, así como en la dinámica y persistencia de las poblaciones.

**PALABRAS CLAVE:** Ácaros, centro de México, lagartija, tipo de vegetación, variación intraespecífica.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los parásitos son organismos que obtienen sus nutrientes de uno o más hospederos, a los que normalmente causan daño temporal, y no necesariamente una muerte inmediata (Lehmann, 1993; Begon et al., 2006; Arguez et al., 2020). De manera general, los parásitos pueden clasificarse como endoparásitos y ectoparásitos si se ubican interna y externamente en el cuerpo del hospedero, respectivamente (Lehmann, 1993; Cervone et al., 2016). Generalmente, ambos tipos de parásitos pueden coparasitar a un hospedero, aunque la prevalencia y afinidad de alojamiento de los endo y ectoparásitos puede ser diferencial (Cervone et al., 2016; Dudek et al., 2016; Xavier et al., 2019; Mendoza-Roldan et al., 2020). De esta forma, los parásitos son capaces de inducir cambios profundos en el crecimiento, conducta, y supervivencia del hospedero (Begon et al., 2006; Comas, 2019), lo que a largo plazo repercute en su adecuación y éxito reproductivo (Weiss, 2006; Comas, 2019). Sin embargo, es importante considerar que los efectos del parasitismo pueden variar en intensidad dependiendo de factores extrínsecos (p. ej. el tipo de vegetación y estacionalidad ambiental; Xavier et al., 2019; Rojas-González et al., 2022) e intrínsecos (p. ej. tamaño corporal, sexo, polimorfismo, y capacidad de respuesta diferencial; Begon et al., 2006; Lattanzio y Miles, 2014; Dudek et al., 2016).

Dentro del grupo de los reptiles escamados, las lagartijas presentan alta incidencia de ectoparásitos, como ácaros y garrapatas, pero con una baja diversidad (Vitt y Caldwell, 2009; Espinoza-Carniglia et al., 2016; Arguez et al., 2018; Mendoza-Roldan et al., 2020). Estudios realizados en diferentes géneros y especies de lagartijas han demostrado como el tipo de vegetación y la estacionalidad ambiental promueven variaciones intra e inter poblacionales en la tasa de infección, carga total, y gravedad relativa de infección por ácaros (Lattanzio y Miles, 2014; Xavier et al., 2019; Rojas-González et al., 2022). Por ejemplo, la prevalencia de ácaros en la lagartija de grieta *Xenosaurus platyceps* es mayor en una población que habita en bosque de encino que en una de bosque tropical y, además, en ambos tipos de vegetación existe variación estacional en la prevalencia (Rojas-González et al., 2022). Generalmente,

estos cambios entre tipos de vegetación y épocas se deben a variaciones en los factores ambientales (p. ej. temperatura ambiental y humedad) que a su vez influyen en la distribución y abundancia de los ácaros (Clopton y Gold, 1993; Comas, 2019; Rojas-González et al., 2022).

En las lagartijas, la relación del tamaño corporal y el sexo con la prevalencia, abundancia, e intensidad de infección de ácaros puede ser muy variada. Por lo tanto, es posible encontrar especies donde las relaciones son nulas (Blouin-Demers et al., 2013; Juárez-Heredia et al., 2014; Espinoza-Carniglia et al., 2016; Olvera-Arrieta et al., 2022) o muy marcadas (Juárez-Heredia et al., 2014; Espinoza-Carniglia et al., 2016; Comas, 2019; Rosso et al., 2020). Lo que evidencia que los machos y las lagartijas más grandes y adultas son quienes tienen mayor prevalencia y abundancia de ácaros en comparación con las hembras y lagartijas más pequeñas y juveniles. De manera similar, se ha encontrado que en especies de lagartijas policromáticas, la pigmentación no influye en el grado de endo y ectoparasitismo, mientras que la coloración estructural (tono, brillo, y saturación) sí tienen mayor efecto (Huyghe et al., 2010; Megía-Palma et al., 2016 a, b), por lo que la infestación es mayor en determinados morfos de color, lo que también provoca un detrimento en su condición corporal.

Además, las diferencias morfológicas y conductuales entre los hospederos pueden jugar un papel importante en el impacto de infección por ácaros (Folstad and Karter, 1992; Dudek et al., 2016; Espinoza-Carniglia et al., 2016; Mendoza-Roldan et al., 2020; Rocha et al., 2020). En numerosas especies de lagartijas, los ácaros tienden a alojarse en estructuras llamadas “bolsillos de ácaros” (Arnold, 1986; Rocha et al., 2008, 2020; Rosso et al., 2020), las cuales presentan escamas pequeñas o granulares ubicadas en el cuello, las axilas, e ingles (Arnold, 1986; Rocha et al., 2008). Diversos estudios han sugerido que estas estructuras han evolucionado para concentrar a los ácaros en ciertas regiones del cuerpo, mientras limitan el daño a la piel de las lagartijas y permiten tolerar una alta carga parasitaria, sin un efecto negativo aparente (Arnold, 1986; Mendoza-Roldan et al., 2020; Rosso et al., 2020; Rocha et al., 2020). Por lo tanto, si los sexos o morfos de color varían en la presencia y número de “bolsillos de ácaros”, así como en la escutelación (tamaño, forma, y espacio de las escamas) asociada a ellos, podría promoverse diferenciación en la afinidad de alojamiento (preferencia por utilizar regiones corporales del hospedero) por ácaros (Delfino et al., 2011), lo que se asociaría a variación intraespecífica en la tolerancia parasitaria. Es decir, la morfología de las

lagartijas estaría influyendo directa o indirectamente en la afinidad de alojamiento de los ácaros y con ello en su tolerancia de determinada carga parasitaria.

A nivel fisiológico, existe evidencia de que la testosterona promueve y aumenta la expresión de las características sexuales secundarias, la tasa de movimiento, la frecuencia de despliegues, y la territorialidad en machos de diversas especies de vertebrados (Folstad y Karter, 1992; Klukowski y Nelson, 2001; Halliday et al., 2014; Comas, 2019; Rosso et al., 2020). Sin embargo, la testosterona actúa sinérgicamente como supresor del sistema inmune, por lo que indirectamente aumenta la susceptibilidad de los individuos a infecciones parasitarias (Folstad y Karter, 1992; Comas, 2019; Rosso et al., 2020). A pesar de ello, la relación entre la testosterona y su efecto inmunosupresor puede implicar diferentes características dependiendo de la especie. Por ejemplo, en diferentes especies del género *Sceloporus*, se ha encontrado que aquellos machos y hembras con mayores niveles de testosterona presentan altos niveles de infección por endo y ectoparásitos, lo cual se asocia con una mayor tasa de movilidad (Klukowski y Nelson, 2001; Calisi et al., 2008; Halliday et al., 2014). Por otro lado, en lagartijas del género *Anolis*, los altos niveles de testosterona de los machos se relacionan con un abanico gular más grande y un incremento de infección por ectoparásitos con respecto a las hembras (Rosso et al., 2020). Además, la preferencia por ciertos tipos de microhábitats puede predisponer a ciertos individuos de una población a una mayor infección por ácaros (Clopton y Gold, 1993; Klukowski y Nelson, 2001; BeVier et al., 2022). Tal es el caso de la lagartija *Podarcis erhardii*, donde los morfos anaranjados de ambos sexos tienen una mayor carga de ectoparásitos debido a que utilizan microhábitats con mayor cobertura vegetal (BeVier et al., 2022), cuya alta humedad y baja temperatura ambiental e incidencia de radiación solar promueven una alta densidad de ácaros (Clopton y Gold, 1993).

Bajo este contexto, el objetivo del presente estudio fue analizar la carga de ectoparásitos (ácaros de las familias Trombiculidae y Pterygosomatidae) en cuatro poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus* que habitan ambientes contrastantes en el centro de México. Específicamente, se plantearon las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Existen diferencias en la prevalencia, abundancia promedio, e intensidad promedio de ácaros entre tipos de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color?, 2) ¿Existe relación entre la abundancia e intensidad promedios con la morfología de las lagartijas (tamaño, peso, y condición corporal)? y 3) ¿Los ácaros presentan afinidad de alojamiento a regiones

corporales específicas de los sexos y morfos de color en los tipos de vegetación analizados?.

*Sceloporus grammicus* es una especie de lagartija generalista, sexualmente dimórfica, y polimórfica, que ocupa diferentes tipos de vegetación a lo largo de su rango de distribución, que se extiende desde el sureste de Estados Unidos hasta el centro-sur de México (Sites, 1982). Los machos generalmente son morfológicamente más grandes que las hembras (Hernández-Salinas et al., 2010; Leyte-Manrique et al., 2017; Lozano et al., 2020) y en ambos sexos se han categorizado diferentes morfos de color definidos por la coloración de la garganta: anaranjado, amarillo, y blanco; con respectivas combinaciones de color (Bastiaans et al., 2013, 2014). Además, en los machos se ha identificado un morfo de color azul que puede combinarse con anaranjado y amarillo, pero no con blanco, por lo que se ha considerado que estos morfos de color (azul y blanco) son mutuamente excluyentes en simpatria (Bastiaans et al., 2013, 2014).

Estudios previos en *S. grammicus* han descrito e identificado cuatro especies de ácaros parásitos: una de la familia Pterygosomatidae (*Geckobiella texana*; Gadsden, 1988; Paredes-León et al., 2008), una de la familia Leeuwenhoekidae (*Morelacarus uazi*; Trejo-Palacios et al., 2019), y dos de la familia Trombiculidae (*Eutrombicula alfreddugesi* y *E. bitarsala*; Gadsden, 1988; Paredes-León et al., 2008). Sin embargo, cada una de ellas desarrolla su ciclo de vida de manera diferente en sus hospederos, ya que *G. texana* permanece en ellos durante todas sus etapas de desarrollo (Gadsden, 1988), mientras que las larvas de las dos últimas familias permanecen en el suelo o la vegetación antes de adherirse a ciertas regiones corporales de un hospedero para alimentarse, del que posteriormente se desprenden para regresar al medio ambiente como ninfas que, al igual que los adultos, son de vida libre y se alimentan de pequeños invertebrados terrestres (Arnold, 1986; Klukowski y Nelson, 2001; Rocha et al., 2008; Chen et al., 2022).

Los efectos ecológicos de los ácaros pterigosómidos y trombicúlidos han sido estudiados en mayor medida en *S. grammicus* y otras especies de sceloporinos (Argaez et al., 2018, 2020; Guzmán-Cornejo et al., 2018; Watkins y Blouin-Demers, 2019). Existe evidencia de que el número de ácaros en ambos sexos es mayor en la época de lluvias que en la de secas (Argaez et al., 2018). Específicamente en lluvias, los machos tienen más ácaros que las hembras independientemente de su condición corporal (Argaez et al., 2018), aunque aquellos machos en peor condición y con cola regenerada tienen más ácaros que aquellos en

mejor condición y con cola intacta (Argaez et al., 2018). Además, la carga ectoparasitaria no influye significativamente en la supervivencia de machos y hembras de *S. grammicus*, independientemente de la época del año (Argaez et al., 2020). Sin embargo, ambos estudios se realizaron en una población y sin considerar el polimorfismo en la coloración que presenta esta especie, por lo que se desconoce si la carga ectoparasitaria podría variar entre tipos de vegetación y morfos de color. Asimismo, existe la posibilidad de que los ácaros presenten afinidad de alojamiento en regiones corporales específicas de las lagartijas. Por lo tanto, *S. grammicus* es un modelo de estudio adecuado para analizar la carga de ácaros considerando factores extrínsecos (tipo de vegetación y época) e intrínsecos (sexo, morfo de color, tamaño, peso, y condición corporal).

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.1. Sitios de estudio y toma de datos**

El trabajo de campo se llevó a cabo en el centro de México en los estados de Hidalgo y Puebla (Cuadro 1), considerando dos principales factores para la selección de los sitios de estudio. En primer lugar, tenían que diferir por lo menos en alguna característica ambiental, como tipo de vegetación, temperatura promedio anual, y precipitación total anual (Cuadro 1); lo que aseguraba que los sitios de estudio pudiesen promover variación en la carga ectoparasitaria de *S. grammicus* a través de la diferenciación de alguna característica ambiental. Segundo, que la composición de los morfos de color de machos y hembras fuese similar entre sitios para realizar comparaciones razonables. De aquí en adelante cada sitio de estudio será referido por su tipo de vegetación predominante, siendo así el bosque mesófilo de montaña para Zacualtipán de Ángeles (Hidalgo), bosque de pino-encino para Mineral El Chico (Hidalgo), matorral xerófilo (Hidalgo) para Tizayuca, y pastizal para Coronango (Puebla). La toma de datos se realizó bimestralmente de noviembre de 2020 a noviembre de 2022 (13 visitas), empleando muestreos de búsqueda directa (Lovich, 2012) durante un día en cada sitio de estudio, de 09:00 a 18:30 hrs, en los cuales se capturaron a las lagartijas con la mano, ligas de hule, o con la técnica de lazada (Lovich, 2012). En el bosque de pino-encino, matorral xerófilo, y pastizal, los muestreos en la época de lluvias y secas se llevaron a cabo de mayo a octubre y de noviembre a abril, respectivamente (CONAGUA, 2010); mientras que en el bosque mesófilo de montaña se realizaron de junio a octubre y de noviembre a mayo (CONAGUA, 2010). El trabajo de campo se realizó bajo los permisos de

colecta SGPA/DGVS/004007/18, SGPA/DGVS/2970/20, y SGPA/DGVS/00959/22 emitidos por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.

Se obtuvo un total de 379 registros de lagartijas adultas ( $\geq 40$  mm longitud-hocico cloaca [LHC]; Sites, 1982), de las cuales 81 fueron de bosque mesófilo de montaña (34 machos y 47 hembras), 101 de bosque de pino-encino (49 machos y 52 hembras), 90 de matorral xerófilo (37 machos y 53 hembras), y 107 de pastizal (41 machos y 66 hembras). Las lagartijas fueron sexadas por la presencia de escamas poscloacales agrandadas en machos y su ausencia en hembras (Sites, 1982), mientras que el morfo de color fue visualmente asignado considerando el color del área gular y la categorización descrita previamente para esta especie (Bastiaans et al., 2013, 2014). El número de morfos de color de cada sexo varió dentro y entre tipos de vegetación (Cuadro 2). Los morfos de los machos fueron amarillo puro, amarillo-naranja, azul-naranja, azul-amarillo, naranja puro, blanco-amarillo. Los morfos de las hembras incluyeron los mismos morfos que los machos, con la excepción de azul-naranja y azul-amarillo.

Los ácaros de las familias Pterygosomatidae, Trombiculidae, y Leeuwenhoekiidae se caracterizan por presentar una coloración rojiza oscura o rojiza-anaranjada, por lo que son fácilmente detectables entre las escamas de diferentes especies de lagartijas (Arnold, 1986; Arguez et al., 2018, 2020; Chen et al., 2022; Olvera-Arrieta et al., 2022). Considerando esto, en cada lagartija se buscaron y contaron visualmente, con una lupa, el número de ácaros de estas familias en diferentes regiones del cuerpo en vista ventral y dorsal, como los pliegues timpanicos y del cuello, las extremidades y la cola (Lattanzio y Miles, 2014; Arguez et al., 2018, 2020). Por lo tanto, solo se consideró una categoría de ácaros debido a que no fue posible distinguir a qué familia pertenecía cada uno de ellos. Además, se midió la LHC y el peso corporal de cada lagartija con un vernier digital ( $\pm 0.01$  mm) y una báscula marca Pesola® ( $\pm 0.02$  g), respectivamente. Para evitar pseudoreplicas y después de la toma de datos, cada lagartija fue marcada temporalmente con una marca de barniz en el dorso a nivel de las extremidades posteriores (Plummer y Ferner, 2012) y permanentemente con la técnica de ectomización de falanges (Tinkle, 1967); posteriormente cada una de ellas fue liberada en su sitio de captura.

## 1.2. Análisis estadísticos

De acuerdo con Bush et al. (1997) y Espinoza-Carniglia et al. (2016), se calcularon tres



parámetros de infección: la prevalencia (P%), abundancia promedio (AP), e intensidad promedio (IP) de ácaros. La P% fue calculada por el número de hospedadores infectados dividido entre el total de hospedadores examinados (Espinoza-Carniglia et al., 2016); mientras que la AP fue estimada por el número de ácaros por hospedador dividido por el total de hospedadores examinados (infectados o no infectados, Bush et al., 1997); finalmente, la IP fue obtenida por el número total de ácaros dividido entre el número de hospedadores infectados (Bush et al., 1997; Espinoza-Carniglia et al., 2016). Estos parámetros son ecológicamente útiles para caracterizar la tasa de infección (P%), la carga total de ácaros (AP), y la gravedad relativa de las infecciones de ácaros en las lagartijas infectadas (IP) (Rosso et al., 2020). Los tres parámetros fueron calculados por tipo de vegetación, época, sexo, y morfo (Espinoza-Carniglia et al., 2016). Sin embargo, solo se consideraron aquellos morfos de color que tuviesen un tamaño de muestra de al menos cuatro individuos en total y al menos dos por época analizada.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en RStudio 4.0.3 (R Core Team, 2020), excepto el cálculo de residuales que fue obtenido en Statistica 10.0 (Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG) con distribución Poisson para evaluar si existen diferencias en la P%, AP, e IP de ácaros entre tipo de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color (Dunn y Smyth, 2018). Dichos modelos fueron realizados con la función `glm` del paquete ‘stats’ (R Core Team, 2020) y se consideraron como variables dependientes la prevalencia, abundancia promedio, e intensidad promedio y como variables independientes el tipo de vegetación, época, sexo, morfo, LHC, peso corporal, y condición corporal. Esta última variable fue obtenida calculando los residuales entre la LHC y el peso corporal. De acuerdo con estudios previos, sólo se consideraron estas tres últimas variables morfológicas para la abundancia promedio e intensidad promedio (Juárez-Heredia et al., 2014; Espinoza-Carniglia et al., 2016; Rosso et al., 2020). En cada caso, se realizaron modelos con todas las variables independientes solas y en interacción, cuya significancia fue evaluada con pruebas de razón de verosimilitud (Dunn y Smyth, 2018).

Los resultados de los MLG fueron corroborados utilizando pruebas de correlación de Spearman y análisis de varianza de dos factores (ANOVA) con las funciones `cor.test` y `aov`, respectivamente, ambas en el paquete ‘stats’ (R Core Team, 2020). Cuando los ANOVA resultaron significativos, se realizaron pruebas de comparaciones múltiples con valores de probabilidad ajustados al método de Bonferroni por medio de la función `pair.wise.t.test` del

paquete 'stats' (R Core Team, 2020). Previo a la aplicación de estas pruebas estadísticas se corroboraron los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett) con las funciones `ks.test` y `bartlett.test`, respectivamente, de los paquetes 'stats' (R Core Team, 2020).

Finalmente, se utilizó un análisis de correspondencias para determinar si los ácaros presentan afinidad de alojamiento a regiones corporales específicas de los sexos y morfos de color en los tipos de vegetación analizados (Quinn y Keough, 2002). Para ello, se definieron siete categorías de regiones corporales: cabeza (incluyendo tímpanos y garganta), cuello, extremidad anterior (incluyendo dedos, manos, brazo y antebrazo), vientre, dorso (incluyendo la región lateral), extremidad posterior (incluyendo dedos, pie, fémur y tibia), y cola (incluyendo la región cloacal). Dicho análisis y su gráfico fueron realizados con la función `CA` del paquete 'FactoMineR' (Lê et al., 2008), mientras que la inercia total fue calculada con la suma de la inercia de las filas con la función `get_ca_row` en el paquete 'factoextra' (Kassambara y Mundt, 2020). El resto de los gráficos fueron realizados en el paquete 'ggplot2' (Wickham, 2016). Los datos se muestran como media  $\pm$  error estándar y los resultados fueron considerados significativos con un valor de  $P \leq 0.05$ .

### 3. RESULTADOS

Los MLG mostraron que ninguno de los factores analizados (solos o en interacción) tiene efecto sobre la P% (datos no mostrados), por lo que la tasa de infección por ácaros es similar entre tipos de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color de ambos sexos (Cuadro 1). Agrupando los datos, la AP se correlacionó positiva y significativamente con la LHC ( $r_s = 0.548$ ,  $P = 0.0002$ ,  $n = 40$ ) y el peso corporal ( $r_s = 0.571$ ,  $P = 0.0001$ ,  $n = 40$ ), pero no con la condición corporal ( $r_s = 0.025$ ,  $P = 0.88$ ,  $n = 40$ ). Por lo tanto, las lagartijas más grandes y pesadas tienen mayor AP de ácaros que las más pequeñas y livianas (Figura 1A, B). Similarmente, la IP se correlacionó positiva y significativamente con la LHC ( $r_s = 0.472$ ,  $P = 0.002$ ,  $n = 40$ ) y el peso corporal ( $r_s = 0.495$ ,  $P = 0.001$ ,  $n = 40$ ), pero no con la condición corporal ( $r_s = -0.002$ ,  $P = 0.99$ ,  $n = 40$ ). Así que las lagartijas más grandes y pesadas tienen mayor IP de ácaros que las más pequeñas y livianas (Figura 1C, D).

Consistentemente, los MLG mostraron un efecto significativo por tipo de vegetación y morfo, pero no por época y sexo en la AP e IP (Cuadro S1). Asimismo, ambos parámetros de infección mostraron cuatro interacciones significativas entre factores: Tipo de

vegetación\*Época, Tipo de vegetación\*Sexo, Época\*Morfo, y Sexo\*Morfo (Cuadro S1). Al corroborar estos modelos, se encontró un efecto significativo por tipo de vegetación (AP:  $F_{3,32} = 9.29$ ,  $P = 0.0001$ ; IP:  $F_{3,32} = 7.73$ ,  $P = 0.001$ ), pero no por época (AP:  $F_{1,32} = 0.08$ ,  $P = 0.77$ ; IP:  $F_{1,32} = 0.06$ ,  $P = 0.81$ ) ni interacción de factores (AP:  $F_{3,32} = 1.50$ ,  $P = 0.23$ ; IP:  $F_{3,32} = 1.04$ ,  $P = 0.39$ ) en ambos parámetros. Específicamente, las lagartijas del bosque mesófilo de montaña y pastizal presentaron mayor AP e IP que las de bosque de pino-encino (Figura 2A, B); sin embargo, ambos parámetros fueron similares entre las lagartijas del bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo, y pastizal ( $P > 0.05$  en todos los casos).

De manera similar, se encontraron efectos significativos por tipo de vegetación ( $F_{3,32} = 10.06$ ,  $P = 0.0001$ ), pero no por sexo ( $F_{1,32} = 0.05$ ,  $P = 0.82$ ) ni interacción de factores ( $F_{3,32} = 2.52$ ,  $P = 0.08$ ) en la AP. Respecto a la IP, se encontraron efectos significativos por tipo de vegetación ( $F_{3,32} = 9.16$ ,  $P = 0.0002$ ), pero no por sexo ( $F_{1,32} = 0.05$ ,  $P = 0.82$ ), aunque sí por interacción de factores ( $F_{3,32} = 3.22$ ,  $P = 0.04$ ). Las hembras de pastizal mostraron mayor IP que las de bosque de pino-encino, mientras que los machos del bosque mesófilo tuvieron mayor IP que los de bosque de pino-encino y matorral xerófilo (Figura 3). Sin embargo, no se encontraron efectos significativos por época (AP:  $F_{1,26} = 0.05$ ,  $P = 0.83$ ; IP:  $F_{1,26} = 0.04$ ,  $P = 0.84$ ), morfo (AP:  $F_{6,26} = 1.64$ ,  $P = 0.18$ ; IP:  $F_{6,26} = 1.60$ ,  $P = 0.19$ ), ni interacción de estos factores (AP:  $F_{6,26} = 0.27$ ,  $P = 0.95$ ; IP:  $F_{6,26} = 0.33$ ,  $P = 0.91$ ), así como por sexo (AP:  $F_{1,29} = 0.01$ ,  $P = 0.90$ ; IP:  $F_{1,29} = 0.03$ ,  $P = 0.86$ ), morfo (AP:  $F_{6,29} = 2.29$ ,  $P = 0.06$ ; IP:  $F_{6,29} = 2.32$ ,  $P = 0.06$ ), ni interacción de estos factores (AP:  $F_{3,29} = 2.21$ ,  $P = 0.11$ ; IP:  $F_{3,29} = 2.33$ ,  $P = 0.10$ ) en ambos parámetros de infección.

Por otra parte, se encontró que la afinidad de alojamiento de los ácaros en las regiones corporales de las lagartijas varió entre tipos de vegetación, sexos, y morfos de color (Inercia total = 0.46,  $gl = 114$ ,  $X^2 = 5323.95$ ,  $P < 0.0001$ ). Los ácaros de la mayoría de los morfos del bosque mesófilo de montaña (machos: azul-naranja, hembras: naranja puro y blanco-naranja) y del bosque de pino encino (machos: naranja puro, azul-amarillo, y azul-naranja, hembras: amarillo puro) se alojaron en el cuello (Figura 4). Por otro lado, los ácaros de algunos morfos de las hembras del bosque de pino encino (naranja puro y blanco-naranja) y de todos los morfos de los machos de matorral xerófilo (amarillo puro, blanco-amarillo, y amarillo-naranja) se asociaron más con la cola (Figura 4). Los ácaros de un morfo de las hembras de matorral xerófilo (blanco-amarillo) y de pastizal (amarillo puro) se alojaron a las extremidades anteriores y posteriores, así como a la cabeza (Figura 4). Mientras que los

ácaros de todos los morfos de los machos (amarillo puro, amarillo-naranja, y blanco-amarillo) y la mayoría de los de las hembras (amarillo-naranja y blanco-amarillo) de pastizal se asociaron a la cabeza y el dorso. Solo los ácaros de un morfo de hembra de matorral xerófilo (amarillo puro) se asociaron al vientre (Figura 4).

#### 4. DISCUSIÓN

El presente estudio arrojó diferentes patrones en los tres parámetros de infección analizados en *S. grammicus*. La P% de ácaros fue similar entre tipos de vegetación, épocas, sexos y morfos de color; demostrando que la tasa de infección es similar y constante en espacio, tiempo, e individuos. Por otra parte, la AP e IP de ácaros incrementan con la LHC y el peso corporal, pero no con la condición corporal. Consistentemente, ambos parámetros fueron mayores en las lagartijas del bosque mesófilo de montaña y pastizal que en las de bosque de pino-encino. Además, las hembras de pastizal presentaron mayor IP que las de bosque de pino-encino, mientras que los machos del bosque mesófilo de montaña mostraron mayor IP que los de bosque de pino-encino y matorral xerófilo. De manera similar, la afinidad de alojamiento de los ácaros en las regiones corporales de las lagartijas está definida por tipo de vegetación utilizado, el sexo y el morfotipo. Los ácaros de los morfos de machos y hembras de los bosques mesófilo y pino-encino presentaron mayor asociación con el cuello, mientras que los de los morfos de ambos sexos de matorral xerófilo y pastizal se asociaron en mayor medida con la cola, las extremidades anteriores y posteriores, la cabeza y el dorso.

Los resultados de P% similar y constante a diferentes escalas en *S. grammicus* coincide con lo que se ha encontrado previamente en diferentes especies de lagartijas del género *Tropidurus* (Rocha et al., 2008, 2020), lo que refleja que diferentes taxones de lagartijas se han adaptado para tolerar altas tasas de infección con costos a la adecuación probablemente bajos o nulos (Comas, 2019; Arguez et al., 2020; Mendoza-Roldan et al., 2020; Paterson y Blouin-Demers, 2020). Lo anterior podría ocurrir a través de dos vías, ya sea que las lagartijas no inviertan demasiada energía en su sistema inmune para que ataque a los ectoparásitos, o bien que la actividad inmunológica sea insuficiente para disminuir la tasa de infección (Paterson y Blouin-Demers, 2020). Por lo tanto, parece más probable que *S. grammicus* tenga mayor tolerancia (capacidad del hospedero para resistir una determinada carga parasitaria y mantener la adecuación en presencia de la infestación) que resistencia (capacidad del hospedero para reducir el establecimiento de los parásitos) a los ácaros

(Comas et al., 2019; Mendoza-Roldan et al., 2020; Paterson y Blouin-Demers, 2020). Estos resultados son consistentes con lo encontrado por Arguez et al. (2020), quienes encontraron que la infestación por ácaros no influye en la probabilidad de supervivencia de una población de esta especie. No obstante, estudios futuros que evalúen este y otros indicadores de la adecuación (p. ej. tasa de crecimiento y evaluación citológica de tejido sanguíneo) en un mayor número de poblaciones, podrían brindar mayor soporte a esta hipótesis.

La correlación positiva entre la AP e IP de ácaros con la morfología (LHC y peso corporal) de *S. grammicus* es similar con la misma relación encontrada en diferentes especies de lagartijas, como aquellas de los géneros *Quedenfeldtia* (Blouin-Demers et al., 2013), *Tropidurus* (Rocha et al., 2008, 2020), *Urosaurus* (Paterson y Blouin-Demers, 2020), *Anolis* (Rosso et al., 2020), y *Sceloporus* (Weiss, 2006; Halliday et al., 2014; Watkins y Blouin-Demers, 2019). En comparación con los hospederos pequeños, los más grandes pueden presentar una mayor carga parasitaria por múltiples razones, como mayor contacto directo entre la superficie corporal y el substrato, mayor área disponible para el alojamiento, mayor movilidad, posesión de un ámbito hogareño o territorio más grande, o probablemente son más longevos y han tenido más tiempo para acumular parásitos, e incluso por respuestas inmunes asociadas a la longevidad (Rocha et al., 2008; Halliday et al., 2014; Paterson y Blouin-Demers, 2020; Rosso et al., 2020). Otra probable explicación podría estar asociada a la disponibilidad de energía y recursos que representan los hospederos, ya que las lagartijas más grandes y pesadas generalmente tienen mayor cantidad de cuerpos grasos (Ramírez-Bautista et al., 2013), lo que representaría una fuente continua de energía y refugio para los ácaros (Dudek et al., 2016). Por lo tanto, esto evidencia que la relación entre la carga parasitaria y la morfología de las lagartijas podría ser más compleja de lo que se pensaba, ya que probablemente múltiples factores (que no son mutuamente excluyentes) estarían actuando de manera sinérgica en la regulación de esta relación.

Las diferencias entre tipos de vegetación mostraron un patrón consistente en la AP e IP: ambos tienden a ser mayores en las lagartijas del bosque mesófilo de montaña y pastizal que en las de bosque de pino-encino y matorral xerófilo, lo cual es similar a lo encontrado en otros estudios que han evaluado la carga parasitaria entre tipos de vegetación contrastantes (Zippel et al., 1996; Wu et al., 2019; Xavier et al., 2019). Existe evidencia de que la densidad y probabilidad de infestación de ácaros tiende a ser más alta en tipos de vegetación con mayor cobertura vegetal, humedad, y menor temperatura ambiental y radiación solar (i.e. bosques

mesófilos y de coníferas), en comparación con tipos de vegetación (i.e. pastizales y matorrales) con condiciones opuestas (Clopton y Gold, 1993; Zippel et al., 2006; Wu et al., 2019; Chen et al., 2022). Esto probablemente estaría asociado a un mayor éxito reproductivo y supervivencia de ácaros en tipos de vegetación con mayor cobertura vegetal y humedad, lo que a su vez favorecería una mayor abundancia de ectoparásitos listos para alimentarse de hospederos potenciales (Wu et al., 2019; Chen et al., 2022). Así que esto permitiría explicar parcialmente los patrones de infección encontrados entre los tipos de vegetación analizados, por lo que estudios futuros que evalúen las características ambientales entre tipos de vegetación y su asociación con los parámetros ecológicos aquí utilizados, podrían confirmar o rechazar estos hallazgos.

La afinidad de alojamiento en las regiones corporales de *S. grammicus* mostró patrones que están definidos por el tipo de vegetación, el sexo, y el morfotipo, lo cual es consistente con lo encontrado en *Tropidurus torquatus* (Rocha et al., 2020) y *Anolis apletophallus* (Rosso et al., 2020). Esta diferenciación en la afinidad de alojamiento puede ocurrir debido a la variación intraespecífica en la presencia y el desarrollo de los “bolsillos de ácaros”, que tienden a estar presentes y más desarrollados en lagartijas que ocurren en tipos de vegetación abiertos y áridos (Arnold, 1986), lo que a su vez promueve que los ácaros prefieran o utilicen unas regiones corporales más que otras (Rosso et al., 2020). Además, probablemente en ciertas lagartijas, los “bolsillos de ácaros” presentan variación entre regiones corporales en la escamación y el sistema vascular asociados (Delfino et al., 2011; Dudek et al., 2016), donde aquellas con características de escutelación específicas, podrían ser más utilizadas por su facilidad de alojamiento. En *S. grammicus*, esto explicaría las diferencias de afinidad de alojamiento encontradas en regiones corporales específicas en cada tipo de vegetación, por lo que probablemente los ácaros prefieren alojarse en los “bolsillos” de aquellas regiones más accesibles para ellos, y que varían dependiendo del tipo de vegetación donde ocurren sus hospederos. Por lo tanto, este tipo de estructuras y características son útiles para disminuir y controlar (directa o indirectamente) el tamaño del área infectada por ácaros y otros ectoparásitos (Vitt y Caldwell, 2009), y en el caso de *S. grammicus*, podrían estar moldeando los patrones de AP e IP en cada tipo de vegetación.

## 5. CONCLUSIÓN

El presente estudio representa la primera evaluación ecológica e intraespecífica de

ectoparasitismo por ácaros en *S. grammicus*, demostrando que la prevalencia de ácaros es similar y constante entre tipos de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color; que la abundancia e intensidad promedio de ácaros es mayor en lagartijas más grandes y pesadas; que ambos parámetros difieren entre tipos de vegetación; y que la afinidad de alojamiento en las regiones corporales de las lagartijas esta mediada por el tipo de vegetación, sexo, y morfo de color. De esta forma se evidencia que la complejidad de los patrones intraespecíficos de ectoparasitismo en esta especie está determinada por características fenotípicas y factores ambientales, que también están implicados en diferentes funciones y procesos biológicos. Por lo tanto, esto representa la base sobre la cual futuras investigaciones podrían evaluar el efecto del ectoparasitismo sobre la adecuación de los individuos y su relación con la dinámica y persistencia de las poblaciones.

#### **LITERATURA CITADA**

Argaez V, Solano-Zavaleta I, Zúñiga-Vega, J. J. 2018. Another potential cost of tail autotomy: tail loss may result in high ectoparasite loads in *Sceloporus* lizards. *Amphibia-Reptilia*, 39(2), 191-202.

Argaez V, Solano-Zavaleta I, Zúñiga-Vega JJ. 2020. Do ectoparasites affect survival of three species of lizards of the genus *Sceloporus*? *Zoology*, 138: 1-9.

Arnold EN. 1986. Mite pockets of lizards, a possible means of reducing damage by ectoparasites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 29:1-21.

Bastiaans E, Morinaga G, Castañeda-Gaytán JG, Marshall JC, Sinervo B. 2013. Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard. *Behavioral Ecology*, 24: 968-981.

Bastiaans E, Bastiaans MJ, Morinaga G, Castañeda-Gaytán JG, Marshall JC, Bane B, Méndez-De La Cruz F, Sinervo B. 2014. Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PLoS ONE*, 9: e93197.

Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. John Wiley and Sons, Massachusetts, United States of America.

BeVier GT, Ayton C, Brock KM. 2022. It ain't easy being orange: lizard colour morphs occupying highly vegetated microhabitats suffer greater ectoparasitism. *Amphibia-Reptilia*,

43: 287-297.

Blouin-Demers G, Lourdais O, Bouazza A, Verreault C, El Mouden H, Slimani T. 2013. Patterns of throat colour variation in *Quedenfeldtia trachyblepharus*, a high-altitude gecko endemic to the High Atlas Mountains of Morocco. *Amphibia-Reptilia*, 34: 567-572.

Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology*, 575-583.

Calisi RM, Malone JH, Hews DK. 2008. Female secondary coloration in the Mexican boulder spiny is associated with nematode load. *Journal of Zoology*, 276: 358-367.

Cervone M, Fichi G, Lami A, Lanza A, Damiani GM, Perrucci S. 2016. Internal and external parasitic infections of pet reptiles in Italy. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*, 26: 122-130.

Chen K, Roe RM, Ponnusamy L. 2022. Biology, systematics, microbiome, pathogen transmission and control of chiggers (Acari: Trombiculidae, Leewenhoekiidae) with emphasis on the United States. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 19: 15147.

Clopton RE, Gold RE. 1993. Distribution and seasonal and diurnal activity patterns of *Eutrombicula alfreddugesi* (Acari: Trombiculidae) in a forest edge ecosystem. *Journal of Medical Entomology*, 30: 47-53.

Comas M. 2019. Body condition, sex and elevation in relation to mite parasitism in a high mountain gecko. *Journal of Zoology*, 310: 298-305.

Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). 2010. Información climatológica del Servicio Meteorológico Nacional. Available at <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica>.

Delfino MMS, Ribeiro SC, Furtado IP, Anjos LA, y Almeida WO. 2011. Pterygosomatidae and Trombiculidae mites infesting *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) (Tropiduridae) lizards in northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 71: 549-555.

Dudek K, Skórka P, Sajkowska ZA, Ekner-Grzyb A, Dudek M, Tryjanowski P. 2016. Distribution pattern and number of ticks on lizards. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 7: 172-



179.

Dunn PK, Smyth GK. 2018. Generalized linear models with examples in R. Springer, New York, USA.

Espinoza-Carniglia M, Pérez-Leiva A, Silva-de la Fuente MC, Victoriano-Sepúlveda P, Moreno-Salas LM. 2016. Abundancia y distribución de ácaros parásitos (*Eutrombicula araucanensis* y *Pterygosoma* sp.) en lagartijas (*Liolaemus pictus*) de Chile central. Revista Mexicana de Biodiversidad, 87, 101-108.

Folstad I, Karter AJ. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. The American Naturalist, 139: 603-622.

Gadsden HE. 1988. Comparación altitudinal de ectoparásitos de lagartijas del complejo *Sceloporus grammicus* (Reptilia, Iguanidae) en la Sierra de Tepoztlan, Morelos, México. Acta Zoologica Mexicana, 30: 21-31.

Guzmán-Cornejo C, García-Prieto L, Zúñiga-Vega J. 2018. First quantitative data on the ectoparasitic mites of *Sceloporus torquatus* (Squamata) from the Ecological Reserve of Pedregal de San Angel in Central Mexico. Acarologia, 58: 868-874.

Halliday WD, Paterson JE, Patterson LD, Cooke SJ, Blouin-Demers G. 2014. Testosterone, body size, and sexual signals predict parasite load in Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*). Canadian Journal of Zoology, 92: 1075-1082.

Hernández-Salinas U, Ramírez-Bautista A, Leyte-Manrique A, Smith GR. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. Herpetologica, 66: 12-22.

Juárez-Heredia V, Vicente N, Robles C, Halloy M. 2014. Mites in the neotropical lizard *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): Relation to body size, sex and season. South American Journal of Herpetology, 9: 14-19.

Kassambara A, Mundt F. 2020. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7.

Klukowski M, Nelson CE. 2001. Ectoparasite loads in free-ranging northern fence lizards, *Sceloporus undulatus hyacinthinus*: effects of testosterone and sex. Behavioral Ecology and Sociobiology, 49: 289-295.

- Lattanzio, M. S., y Miles, D. B. (2014). Ecological divergence among colour morphs mediated by changes in spatial network structure associated with disturbance. *Journal of Animal Ecology*, 83: 1490-1500.
- Lê S, Josse J, Husson F. 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* 25: 1-18.
- Lehmann T. 1993. Ectoparasites: direct impact on host fitness. *Parasitology Today*, 9: 8-13.
- Leyte-Manrique A, Hernández-Salinas U, Ramírez-Bautista A, Mata-Silva V, Marshall JC. 2017. Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Integrative Zoology*, 12: 198-210.
- Lovich RE. 2012. Techniques for reptiles in difficult-to-sample habitats. In: McDiarmid RW, Foster MS, Guyer C, Gibbons JW, Chernoff N. eds. *Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring*. University of California, 167-196.
- Lozano A, Ramírez-Bautista A, Cruz-Elizalde R. 2020. Intraspecific variation in a lizard from the Central Mexican Plateau: intersexual differences in size and shape explored. *Biological Journal of the Linnean Society*, 3: 656-666.
- Megía-Palma R, Martínez J, Merino S. 2016a. A structural colour ornament correlates positively with parasite load and body condition in an insular lizard species. *The Science of Nature*, 103: 1-10.
- Megía-Palma R, Martínez J, Merino S. 2016b. Structural- and carotenoid-based throat colour patches in males of *Lacerta schreiberi* reflect different parasitic diseases. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70: 2017-2025.
- Mendoza-Roldan J, Ribeiro SR, Castilho-Onofrio V, Grazziotin FG, Rocha B, Ferreto-Fiorillo B, Pereira JS, Benelli G, Otranto D, Barros-Battesti DM. 2020. Mites and ticks of reptiles and amphibians in Brazil. *Acta Tropica*, 208: 105515.
- Olvera-Arrieta J, Smith GR, Woolrich-Piña GA, Lemos-Espinal JA, Gadsden H. 2022. Mite infestation of two species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from contrasting environments. *Western North American Naturalist*, 82: 417-420.
- Paredes-León R, García-Prieto L, Guzmán-Cornejo C, León-Règagnon V, Pérez TM. 2008. Metazoan parasites of Mexican amphibians and reptiles. *Zootaxa*, 1904: 1-166.

Paterson JE, Blouin-Demers G. 2020. High tolerance of two parasites in ornate tree lizards reduces the fitness costs of parasitism. *Journal of Zoology*, 312: 102-110.

Plummer MV, Ferner JW. 2012. Marking reptiles. In: McDiarmid RW, Foster MS, Guyer C, Gibbons JW, Chernoff N. eds. *Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring*. University of California, 143-150.

Quinn G, Keough M. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. New York: Cambridge University Press.

R Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. <https://www.R-project.org/>.

Ramírez-Bautista A, Stephenson BP, Serrano-Muñoz C, Cruz-Elizalde R, Hernández-Salinas U. 2013. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo Mexico. *Acta Zoologica*, 95: 397-408.

Rocha CFD, Cunha-Barros M, Menezes VA, Fontes AF, Vrcibradic D, Van Sluys M. 2008. Patterns of infestation by the trombiculid mite *Eutrombicula alfreddugesi* in four sympatric lizard species (Genus *Tropidurus*) in northeastern Brazil. *Parasite*, 15: 131-136.

Rocha CFD, Cunha-Barros M, Menezes VA, Vrcibradic D, Kiefer MC, Fontes AF, Van Sluys M, Galdino CAB, Maia-Carneiro T. 2020. High prevalence and intensity of infestation of *Eutrombicula alfreddugesi* (Acarina: Trombiculidae) on *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae): effects of body size and body condition across ten populations along the Brazilian coast. *Biologia*, 75: 2231-2237.

Rojas-González RI, Lemos-Espinal JA, Smith GR. 2022. Ectoparasite prevalence of the Flathead Knob-scaled Lizard *Xenosaurus platyceps* in tropical and temperate populations. *Salamandra*, 58: 76-80.

Rosso AA, Nicholson DJ, Logan ML, Chun AK, Curlis JD, Degon ZM, Knell RJ, Garner TWJ, McMillan WO, Cox CL. 2020. Sex-biased parasitism and expression of a sexual signal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 131: 785-800.

Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México, Primera edición digital*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Limusa, Ciudad de México, México.

Sites JW JR. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of

*Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. *Copeia*, 4: 920-941.

Tinkle, D. W. (1967): The life and demography of the sideblotched lizard, *Uta stansburiana*. – Miscellaneous Publications, University of Michigan Museum Zoology, 132: 1–182.

Trejo-Palacios SJ, Martínez-Salazar EA, Rosas-Valdez R, Paredes-León R. 2019. A new species of *Morelacarus* (Acariformes: Prostigmata: Leeuwenhoekiidae) associated with *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau, Zacatecas, Mexico. *Journal of Parasitology*, 105: 85-91.

Vitt LJ, Caldwell JP. 2009. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Tercera edición. Academic Press, San Diego, California.

Watkins HV, Blouin-Demers G. 2019. Body size, not age, predicts parasite load in Clark's spiny lizards (*Sceloporus clarkii*). *Canadian Journal of Zoology*, 97: 220-224.

Weiss SL. 2006. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behavioral Ecology*, 17: 726-732.

Wickham H. 2016. ggplot 2: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York.

Wu Q, Richard M, Miles DB, Clobert J. 2019. Environmental variation mediates the prevalence and co-occurrence of parasites in the common lizard, *Zootoca vivipara*. *BMC Ecology*, 19-44.

Xavier MA, Anjos LA, Gazêta GS, Machado IB, Stroti-Melo LM, Dias EJR. 2019. Influence of geographic distribution on parasite loads in teiid lizards (Squamata: *Ameivula*) from northeastern Brazil. *Herpetologica*, 75: 315-322.

Zippel CK, Powell R, Parmerlee JS Jr, Monks S, Lahtrop A, Smith DD. 1996. The distribution of larval *Eutrombicula alfreddugesi* (Acari: Trombiculidae) infesting *Anolis* lizards (Lacertilia: Polychrotidae) from different habitats on Hispaniola. *Caribbean Journal of Science*, 32: 43-49.

Cuadro 1. Características ambientales de los cuatro sitios de estudio de *Sceloporus grammicus* analizados. El tipo de vegetación corresponde a la clasificación de Rzedowski (2006) y sus abreviaciones corresponden a bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de pino-encino (BPE), matorral xerófilo (MXE), y pastizal (PAS). La precipitación y temperatura ambiental se obtuvieron de CONAGUA (2010).

Nombre	Estado	Coordenadas geográficas	Tipo de vegetación	Altitud (msnm)	Precipitación (mm)	Temperatura ambiental (°C)
Zacualtipán de Ángeles	Hidalgo	20° 32' N 98° 73' W	BMM	2017	1325.8	14.4
Mineral El Chico	Hidalgo	20° 10' N 98° 43' W	BPE	2362	1145.6	14.3
Tizayuca	Hidalgo	19° 51' N 98° 57' W	MXE	2277	559.1	15
Coronango	Puebla	19° 08' N 98° 15' W	PAS	2183	845.7	16.3

Cuadro 2. Tamaño de muestra de los morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* en los tipos de vegetación analizados. Las abreviaciones corresponden a las del cuadro 1. Los guiones indican la ausencia de los morfos de color en cada tipo de vegetación.

	BMM	BPE	MXE	PAS
Morfos de color				
	Machos			
Azul-anaranjado	33	30	-	-
Azul puro	-	3	-	-
Azul-amarillo	-	6	-	-
Naranja puro	1	10	-	5
Amarillo puro	-	-	14	11
Amarillo-naranja	-	-	4	6
Blanco-amarillo	-	-	18	14
Blanco-naranja	-	-	1	3
Blanco puro	-	-	-	2
	Hembras			
Blanco-naranja	16	19	-	-
Naranja puro	27	21	-	1
Amarillo puro	-	5	10	18
Blanco-amarillo	-	-	42	40
Amarillo-naranja	1	4	1	4
Blanco puro	3	3	-	3

Cuadro 3. Porcentajes de prevalencia de ácaros por tipo de vegetación, época, sexo, y morfos de color en *Sceloporus grammicus* del centro de México. Las abreviaciones corresponden a las del cuadro 1. El número de hospederos examinados para cada categoría se encuentra entre paréntesis. Los guiones indican la ausencia de los morfos de color en cada tipo de vegetación analizado.

	BMM		BPE		MXE		PAS	
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias
Morfos de color	Machos							
Azul-anaranjado	23% (20)	39% (13)	4% (21)	12% (9)	-	-	-	-
Azul-amarillo	-	-	2% (3)	9% (3)	-	-	-	-
Naranja puro	-	-	0% (3)	6% (7)	-	-	-	-
Amarillo puro	-	-	-	-	18% (10)	3% (4)	14% (7)	10% (4)
Amarillo-naranja	-	-	-	-	4% (2)	5% (2)	5% (2)	10% (4)
Blanco-amarillo	-	-	-	-	18% (12)	11% (6)	12% (7)	17% (7)
	Hembras							
Blanco-naranja	13% (8)	21% (8)	7% (13)	6% (6)	-	-	-	-
Naranja puro	27% (20)	21% (7)	9% (14)	6% (7)	-	-	-	-
Amarillo puro	-	-	0% (3)	6% (2)	8% (4)	14% (6)	17% (9)	19% (9)
Blanco-amarillo	-	-	-	-	31% (23)	30% (19)	29% (24)	36% (16)
Amarillo-naranja	-	-	-	-	-	-	5% (2)	5% (2)

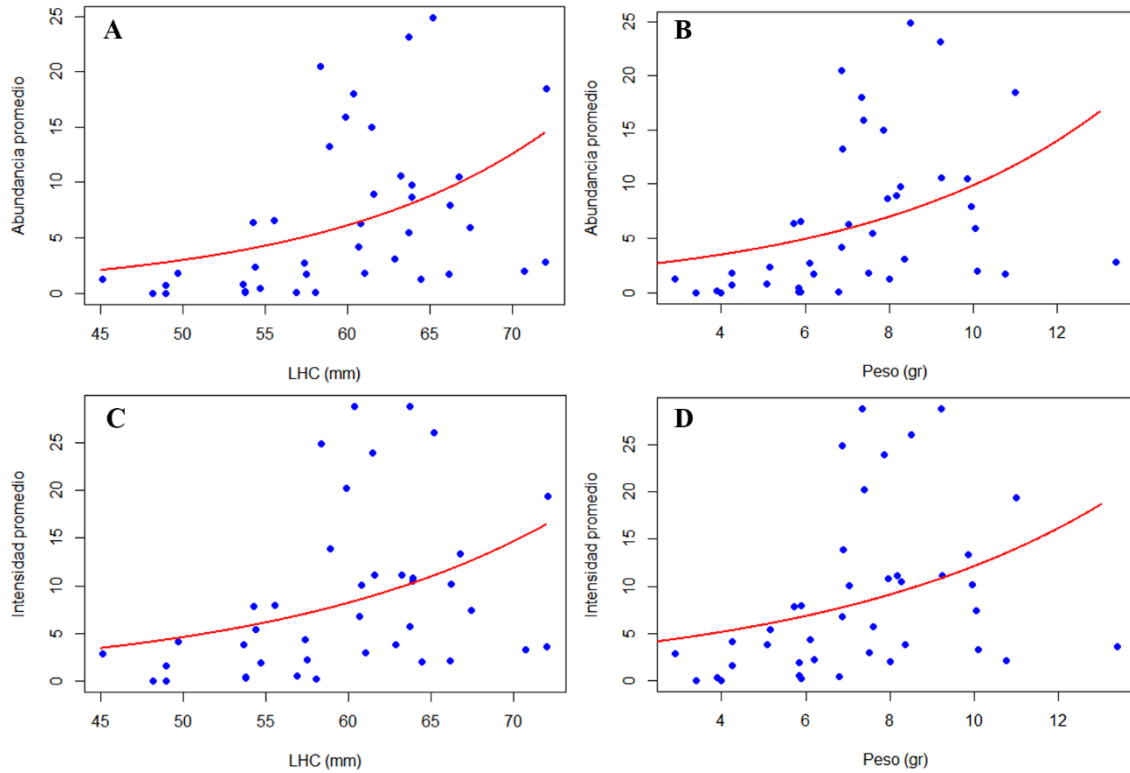


Figura 1. Relación de la abundancia (AP) e intensidad promedios (IP) de ácaros con la longitud hocico-cloaca (LHC, A y C, respectivamente) y peso corporal (B y D, respectivamente) de *Sceloporus grammicus* en el centro de México.



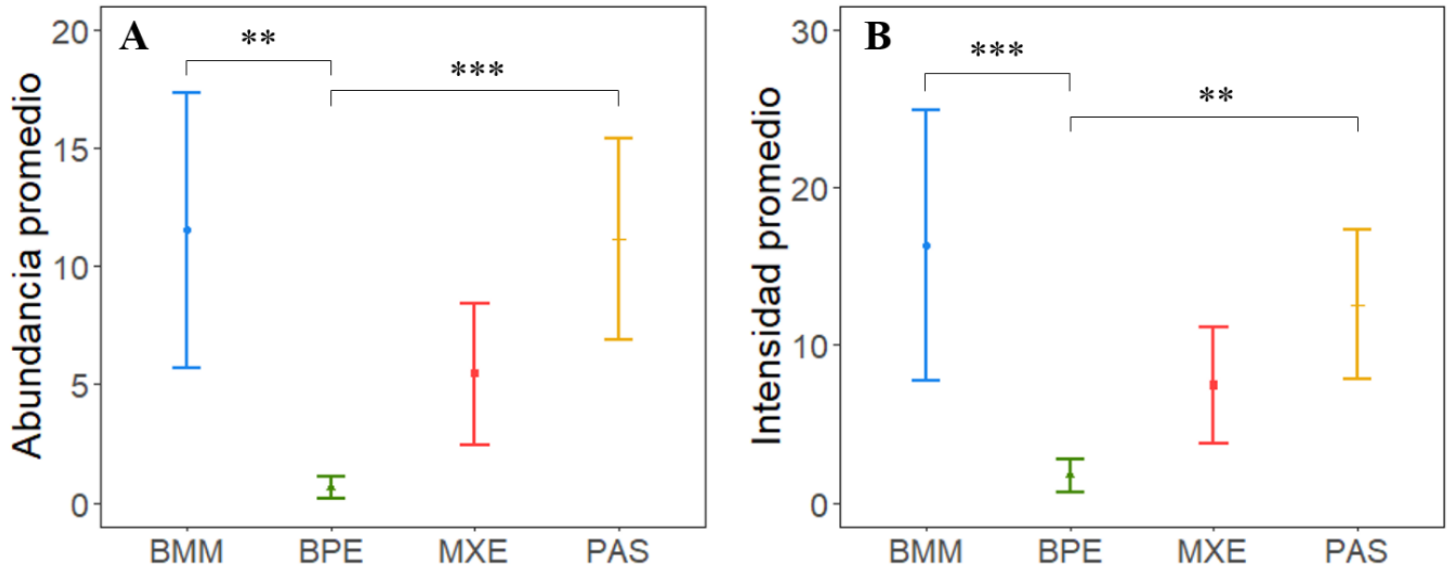


Figura 2. Divergencia entre tipos de vegetación en la abundancia (A) e intensidad promedios (B) de ácaros en *Sceloporus grammicus* del centro de México. Las abreviaciones corresponden a las del cuadro 1. Los asteriscos entre los grupos indican diferencias significativas entre ellos (\*\* $P \leq 0.01$ , \*\*\* $P \leq 0.001$ ). Las barras de error representan intervalos de confianza al 95%.

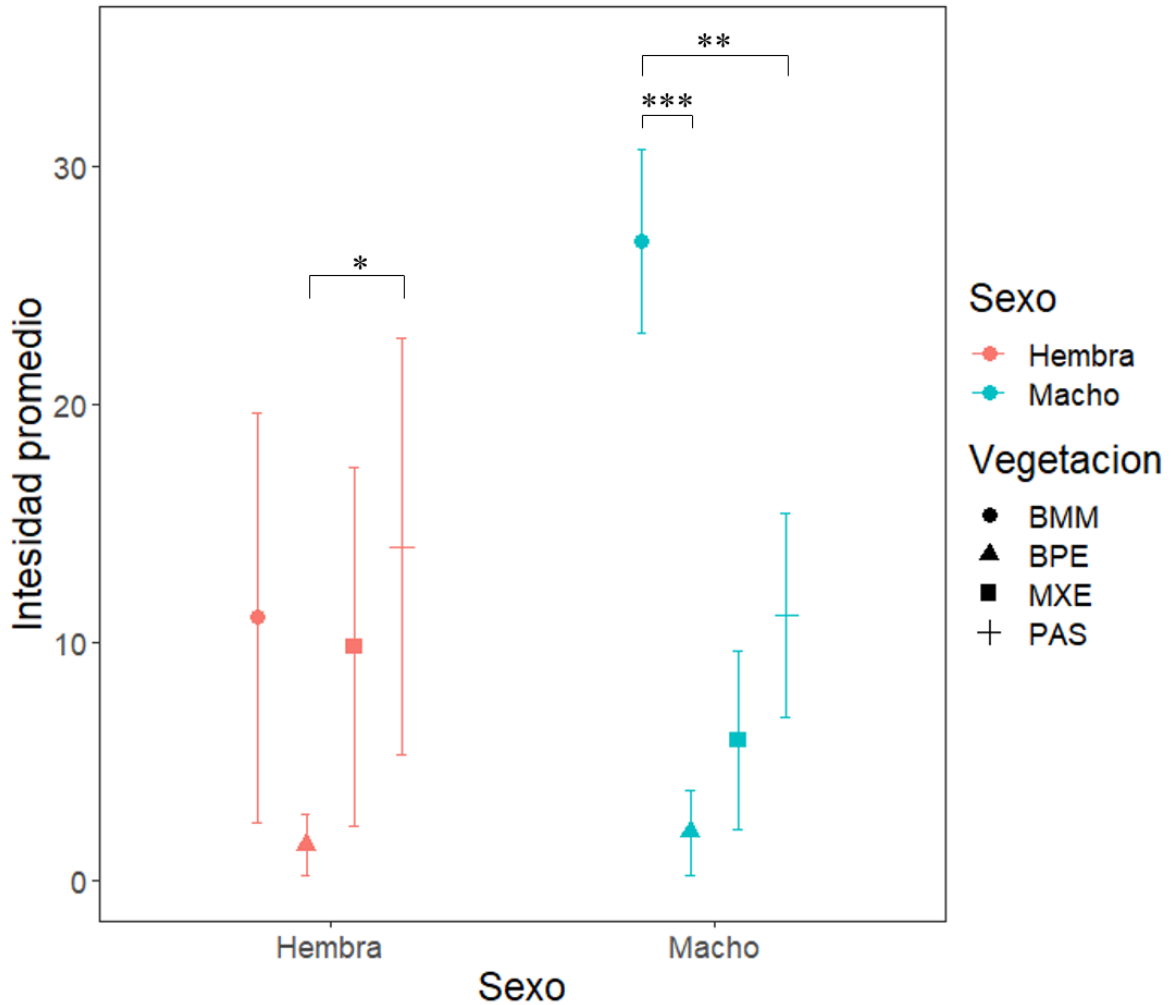


Figura 3. Variación intrasexual en la intensidad promedio de ácaros en *Sceloporus grammicus* del centro de México. Las abreviaciones corresponden a las del cuadro 1. Los asteriscos entre los grupos indican diferencias significativas entre ellos (\* $P \leq 0.05$ , \*\* $P \leq 0.01$ , \*\*\* $P \leq 0.001$ ). Las barras de error representan intervalos de confianza al 95%.

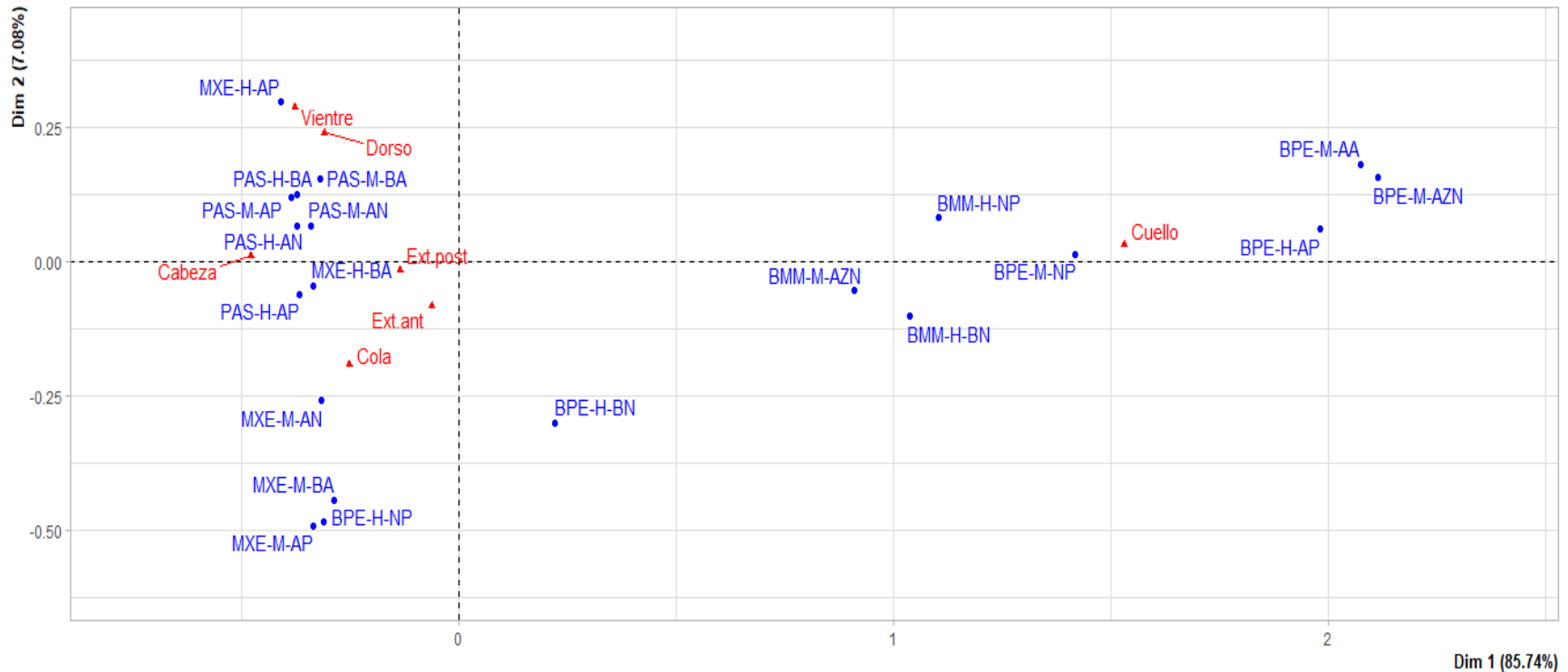


Figura 4. Asociación de ácaros con las regiones corporales de los morfos de color de machos (M) y hembras (H) de *Sceloporus grammicus* del centro de México. Los tipos de vegetación, sexos, y morfos se muestran en azul, mientras que las regiones corporales infectadas se muestran en rojo. Las abreviaciones de los tipos de vegetación corresponden a bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de pino-encino (BPE), matorral xerófilo (MXE), pastizal (PAS). Las abreviaciones de los morfos de color corresponden a azul-amarillo (AA), amarillo-naranja (AN), amarillo puro (AP), azul-naranja (AZN), blanco-amarillo (BA), naranja puro (NP), blanco-naranja (BN). Las regiones corporales son: cabeza (incluyendo tímpanos y garganta), cuello, extremidad anterior (Ext. ant; incluyendo dedos, manos, brazo y antebrazo), vientre, dorso (incluyendo la región lateral), extremidad posterior (Ext. post; incluyendo dedos, pie, femur y tibia), y cola (incluyendo la región cloacal).

Cuadro S1. Modelos lineales generalizados significativos para la abundancia promedio (AP) e intensidad promedio (IP) de ácaros en *Sceloporus grammicus* del centro de México. Los parámetros de grados de libertad (gl), chi cuadrada ( $X^2$ ) y probabilidad ( $P$ ) corresponden a las pruebas de razón de verosimilitud. Debido a la redundancia entre los modelos con interacciones, solo se muestran los modelos de primer (variables solas) y segundo orden (dos variables con interacción).

Modelo	gl	$X^2$	$P$
AP = LHC			
LHC	1	64.48	< 0.0001
AP = PC			
Peso	1	50.43	< 0.0001
AP = LHC+PC			
LHC	1	64.48	< 0.0001
LHC:Peso	1	39.25	< 0.0001
AP = LHC+CC			
LHC	1	64.48	< 0.0001
CC	1	5.40	0.02
LHC:CC	1	7.97	0.005
AP = PC+CC			
Peso	1	50.43	< 0.0001
CC	1	20.27	< 0.0001
Peso:CC	1	20.07	< 0.0001
AP = LHC+PC+CC			
LHC	1	64.48	< 0.0001
CC	1	6.95	0.008
LHC:Peso	1	35.00	< 0.0001
Peso:CC	1	24.56	< 0.0001
LHC:Peso:CC	1	8.07	0.004
AP = Tipo de vegetación			
Tipo de vegetación	3	158.65	< 0.0001
AP = Morfo			
Morfo	6	76.384	< 0.0001
AP = Tipo de vegetación +Época			
Tipo de vegetación	3	158.647	< 0.0001
Tipo de vegetación:Epoca	3	20.724	0.0001
AP = Tipo de vegetación +Sexo			
Tipo de vegetación	3	158.647	< 0.0001
Tipo de vegetación:Sexo	3	19.349	0.0002
AP = Tipo de vegetación +Morfo			
Tipo de vegetación	3	158.647	< 0.0001
Morfo	6	47.807	< 0.0001

AP = Época+Morfo			
Morfo	6	76.384	< 0.0001
Epoca:Morfo	6	18.615	0.005
AP = Sexo+Morfo			
Morfo	6	80.742	< 0.0001
Sexo:Morfo	3	34.153	< 0.0001
AP = Tipo de vegetación +LHC			
Tipo de vegetación	3	158.647	< 0.0001
Tipo de vegetación:LHC	3	10.991	0.01
AP = Época+LHC			
LHC	1	64.545	< 0.0001
AP = Sexo+LHC			
LHC	1	68.999	< 0.0001
Sexo:LHC	1	16.466	< 0.0001
AP = Morfo+LHC			
Morfo	6	76.384	< 0.0001
LHC	1	59.553	< 0.0001
Morfo:LHC	6	22.399	0.001025
AP = Tipo de vegetación +PC			
Tipo de vegetación	3	158.647	< 0.0001
Peso	1	1.21	0.27
Tipo de vegetación:Peso	3	12.331	0.006
AP = Época+PC			
Peso	1	53.828	< 0.0001
AP = Sexo+PC			
Peso	1	56.471	< 0.0001
Sexo:Peso	1	14.351	0.0002
AP = Morfo+PC			
Morfo	6	76.384	< 0.0001
Peso	1	47.807	< 0.0001
Morfo:Peso	6	48.974	< 0.0001
AP = Tipo de vegetación +CC			
Tipo de vegetación	3	158.647	< 0.0001
Tipo de vegetación:CC	3	11.557	0.009
AP = Época+CC			
Epoca:CC	1	3.8391	0.05
AP = Sexo+CC			
Sexo:CC	1	4.5604	0.03
AP = Morfo+CC			
Morfo	6	76.384	< 0.0001
IP = LHC			

LHC	1	62.742	< 0.0001
IP = PC			
PC	1	46.885	< 0.0001
IP = LHC+PC			
LHC	1	62.742	< 0.0001
LHC:PC	1	40.391	< 0.0001
IP = LHC+CC			
LHC	1	62.742	< 0.0001
CC	1	5.161	0.02
LHC:CC	1	8.581	0.003
IP = PC+CC			
PC	1	46.885	< 0.0001
CC	1	19.063	< 0.0001
PC:CC	1	24.365	< 0.0001
IP = LHC+PC+CC			
LHC	1	62.742	< 0.0001
CC	1	5.43	0.02
LHC:PC	1	39.063	< 0.0001
PC:CC	1	36.247	< 0.0001
LHC:PC:CC	1	9.851	0.002
IP = Tipo de vegetación			
Tipo de vegetación	3	151.72	< 0.0001
IP = Morfo			
Morfo	6	81.022	< 0.0001
IP = Tipo de vegetación +Época			
Tipo de vegetación	3	151.719	< 0.0001
Tipo de vegetación:Epoca	3	17.137	0.001
IP = Tipo de vegetación +Sexo			
Tipo de vegetación	3	151.719	< 0.0001
Tipo de vegetación:Sexo	3	26.232	< 0.0001
IP = Tipo de vegetación +Morfo			
Tipo de vegetación	3	151.719	< 0.0001
Morfo	6	62.817	< 0.0001
IP = Época+Morfo			
Morfo	6	81.022	< 0.0001
Epoca:Morfo	6	25.997	< 0.001
IP = Sexo+Morfo			
Morfo	6	88.607	< 0.0001
Sexo:Morfo	3	42.012	< 0.0001
IP = Tipo de vegetación +LHC			
Tipo de vegetación	3	151.719	< 0.0001

LHC	1	7.247	0.01
Tipo de vegetación:LHC	3	23.331	< 0.0001
IP = Época+LHC			
LHC	1	62.825	< 0.0001
IP = Sexo+LHC			
LHC	1	66.832	< 0.0001
Sexo:LHC	1	15.2	< 0.0001
IP = Morfo+LHC			
Morfo	6	81.022	< 0.0001
LHC	1	74.304	< 0.0001
Morfo:LHC	6	30.24	< 0.0001
IP = Tipo de vegetación +PC			
Tipo de vegetación	3	151.719	< 0.0001
Tipo de vegetación:PC	3	25.833	< 0.0001
IP = Época+PC			
PC	1	46.872	< 0.0001
IP = Sexo+PC			
PC	1	52.911	< 0.0001
Sexo:PC	1	16.81	< 0.0001
IP = Morfo+PC			
Morfo	6	81.022	< 0.0001
PC	1	61.575	< 0.0001
Morfo:PC	6	61.063	< 0.0001
IP = Tipo de vegetación +CC			
Tipo de vegetación	3	151.719	< 0.0001
Tipo de vegetación:CC	3	16.959	0.001
IP = Época+CC			
Epoca:CC	1	4.6809	0.03
IP = Sexo+CC			
Sexo:CC	1	8.8695	0.003
IP = Morfo+CC			
Morfo	6	81.022	< 0.0001
Morfo:CC	6	12.809	0.05

---

# **CAPÍTULO IV**



## **Divergencia de nicho trófico en una especie de lagartija que utiliza tipos de vegetación contrastantes del centro de México**

César A. Díaz-Marín<sup>1</sup> y Aurelio Ramírez-Bautista<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, km 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo, 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México.

\*Autor por correspondencia

### **RESUMEN**

La Teoría del Forrajeo Óptimo (TFO) y la hipótesis de variación de nicho (HVN) son dos mecanismos complementarios que han permitido explicar patrones de divergencia trófica intraespecífica en vertebrados. El presente estudio se enfocó en comparar el nicho trófico estacional (lluvias y secas), y anual entre sexos y morfos de color de la lagartija *Sceloporus grammicus* en cuatro tipos de vegetación diferentes del centro de México. La composición general de la dieta fue similar entre sexos y morfos de color, pero algunas presas fueron más consumidas por las lagartijas de matorral xerófilo y pastizal que por las de los bosques mesófilo de montaña y de pino-encino. El volumen de las presas consumidas varió entre tipos de vegetación, mientras que el número de presas consumidas, número de categorías de presas, y contenido energético mostraron un patrón estacional. Además, la dureza de las presas consumidas difirió entre tipos de vegetación y épocas. De acuerdo con el índice de importancia relativa, los sexos y morfos de color de tipos de vegetación similares se agruparon más entre sí que aquellos más diferentes. Dentro y entre tipos de vegetación, se encontró alta y baja amplitud y solapamiento de nicho trófico entre sexos y morfos de color. Tomando todo en consideración, existe evidencia que apoya los supuestos de la TFO en *S. grammicus*, porque su fenotipo determina ciertos aspectos de la dieta, mientras que las características de la presa en los diferentes tipos de vegetación influyen en otros más. Asimismo, es posible corroborar la HVN entre los morfos de color de ambos sexos, donde el tipo de vegetación podría jugar un papel importante y determinístico en la repartición de los recursos tróficos.

**PALABRAS CLAVE:** Dieta especialista, ecología trófica, polimorfismo en la coloración,

*Sceloporus*, variación intraespecífica.

## 1. INTRODUCCIÓN

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, el estudio del uso de los recursos (p. ej. alimento, espacio, o ambiente térmico) en especies animales ha permitido identificar y explicar patrones de divergencia y convergencia que pueden ocurrir en una escala de tiempo relativamente corta (Svanbäck y Bolnick, 2007; Lattanzio y Miles, 2016). Uno de estos principales recursos es el alimento, ya que determina e influye en diferentes aspectos ecológicos, conductuales, y de historia de vida dentro y entre poblaciones (Costa et al., 2008a; Vitt y Caldwell, 2009). En este sentido, la divergencia trófica intra e interpoblacional puede surgir principalmente por medio de dos mecanismos complementarios: la Teoría del Forrajeo Óptimo (TFO, Svanbäck y Bolnick, 2007; Costa et al., 2008a; Vitt y Caldwell, 2009) y la Hipótesis de Variación de Nicho (HVN, Van Valen, 1965; Van Valen y Grant, 1970; Costa et al 2008b).

La TFO considera que la variación interindividual en la dieta es modulada simultáneamente por la divergencia en el fenotipo de los individuos (p. ej. morfología, sexo, y morfotipo) y las características de las presas (p. ej. tamaño, abundancia, y contenido energético) en un determinado ambiente (Araújo et al., 2011; Cachera et al., 2016). De este modo, el espectro de presas consumidas de cada individuo y su preferencia por algunas de ellas dependerá de sus valores energéticos relativo a los costos en tiempo para manejarlas y digerirlas (Svanbäck y Bolnick, 2007; Araújo et al., 2011; Cachera et al., 2016). Además, ciertos individuos pueden tener mayor plasticidad que otros para aumentar este espectro cuando la disponibilidad de presas disminuye en el ambiente (Svanbäck y Bolnick, 2007; Vitt y Caldwell, 2009; Araújo et al., 2011). En este sentido, diferentes especies de lagartijas polimórficas ofrecen ejemplos de cómo la variación fenotípica interindividual influye en los hábitos alimentarios de los individuos de una población. En los machos de *Podarcis melisellensis*, los morfos anaranjados son más grandes que los blancos y amarillos, lo que se asocia con que los primeros consuman presas más duras que los últimos (Huyghe et al., 2007). Similarmente, los machos azules de *Urosaurus ornatus* tienen mandíbulas más grandes que los amarillos y anaranjados, sin embargo, los primeros tienen una dieta más especializada que los últimos, los cuales presentan dietas más generalistas y plásticas (Lattanzio y Miles, 2016).

Asimismo, las características de las presas en cada ambiente generalmente determinan patrones de divergencia interpoblacional en la dieta las lagartijas (Barragán-Contreras y Calderón-Espinosa, 2013; Siqueira et al., 2013; Woolrich-Piña et al., 2022). Por ejemplo, el número y volumen promedio de las presas de *Tropidurus torquatus* varía entre poblaciones costeras del este de Brasil, siendo las del norte las que consumen más presas pequeñas que las del sur, sin embargo, estas últimas consumen una mayor diversidad de presas que las primeras (Siqueira et al., 2013). Otro ejemplo ocurre en *Sceloporus variabilis*, donde el consumo similar de presas entre poblaciones se debe a que la disponibilidad de las mismas también es homogénea entre ambientes, aunque las poblaciones que ocurren en menor y mayor altitud (12 y 1900 msnm, respectivamente) consumen más materia vegetal que las ubicadas en nivel intermedio (970 y 1370 msnm; Woolrich-Piña et al., 2022). Por otro lado, en *Anolis ventrimaculatus* existe alto solapamiento de nicho trófico entre sexos, pero las hembras tienden a consumir mayor cantidad presas y de menor tamaño que los machos (Barragán-Contreras y Calderón-Espinosa, 2013).

La HVN sugiere que, dentro de una especie, existen poblaciones e individuos con dietas más generalistas que otras u otros más especialistas, lo que conlleva que ocupen nichos tróficos diferentes (Van Valen, 1965; Van Valen y Grant, 1970; Bolnick et al., 2007). Esta diferenciación puede generarse y mantenerse por una fuerte competencia intra e interespecífica, ya que aquellos individuos que son más competitivos pueden acceder a presas de mejor calidad, lo que excluye directa o indirectamente a individuos menos competitivos (Araújo et al., 2011; Cachera et al., 2016). Por ejemplo, en *Zootoca vivípara*, las hembras del morfo anaranjado evitan las interacciones sociales debido a que son menos competitivas y agresivas que las hembras amarillas y amarillo-anaranjadas que tienden a ser más agresivas y dominantes, lo que aumenta su potencial para obtener recursos (Vercken y Clobert, 2008). Asimismo, los morfos de *Podarcis muralis* presentan variación en la dieta (Scali et al., 2016), y la agresión y exclusión competitiva tiende a ser mayor entre morfos del mismo color (Scali et al., 2021).

En este sentido, diversos trabajos han resaltado la necesidad de estudiar la variación entre individuos y su asociación con diferentes dimensiones del nicho ecológico en especies polimórficas, ya que se asocia con su riesgo de extinción y proceso de especiación (Bolnick et al., 2007; Forsman et al., 2008; Takahashi y Noriyuki, 2019). El género *Sceloporus* está

compuesto por 117 especies de lagartijas (Uetz et al., 2023), de las que algunas presentan un alto grado de variación intra e interpoblacional en cuanto a dimorfismo sexual (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009; Ramírez-Bautista et al., 2013; Jiménez-Arcos et al., 2017) y polimorfismo en la coloración (Bustos-Zagal et al., 2014; García-Rosales et al. 2017). Además, de presentar divergencia en dimorfismo sexual (Hernández-Salinas et al., 2010; Leyte-Manrique et al., 2017; Lozano et al., 2020) y polimorfismo (Bastiaans et al., 2013, 2014), *S. grammicus* se caracteriza por una amplia distribución geográfica que abarca desde el sureste de Estados Unidos hasta el centro-sur de México (Sites, 1982), lo que expone a las lagartijas de esta especie a una amplia gama de condiciones y recursos disponibles en los tipos de vegetación que utiliza.

Estudios previos en *S. grammicus* y otras especies de lagartijas han encontrado que existe divergencia (asociada al tipo de vegetación y estacionalidad) en el número y volumen de las presas consumidas entre individuos y poblaciones (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010; Barragán-Contreras y Calderón-Espinosa, 2013; García-Rosales et al., 2019 a, b). Por lo tanto, se espera que exista variación entre individuos en las características de las presas consumidas dentro y entre tipos de vegetación y épocas. En diferentes especies de lagartijas, incluida *S. grammicus*, las categorías de presas consumidas presentan diferentes valores de importancia dependiendo del fenotipo de los depredadores (p.ej. sexo y morfotipo) y el tipo de vegetación donde ocurren (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista et al., 2010; Siqueira et al., 2013; Scali et al., 2016), por lo que se esperaría que exista cierto grado de categorización u ordenamiento de los individuos dependiendo de su fenotipo, tipo de vegetación utilizado, e importancia de las presas consumidas. Debido a que la amplitud de nicho trófico está asociada con las características intrínsecas de los organismos (p.ej. sexo y morfotipo) y a la variación ambiental (p.ej. tipo de vegetación y estacionalidad) que pueden experimentar (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista et al., 2010; Durán-Servín, 2012; Siqueira et al., 2013; García-Rosales et al., 2019 a, b), se espera que la amplitud de esta dimensión de nicho sea diferente entre sexos y morfos de color en cada tipo de vegetación y época. A pesar de las evidentes diferencias fenotípicas entre individuos y a la variación ambiental dentro y entre tipos de vegetación, diversos estudios han encontrado un alto grado de solapamiento de nicho trófico entre conoespecíficos (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista et al., 2010; Durán-Servín, 2012; Siqueira et al., 2013; Scali et al., 2016; Beuttner y Koch, 2019 a, b; García-

Rosales et al., 2019 a, b; Lara-Pérez, 2021; Woolrich-Piña et al., 2022), por lo que se esperaría que exista un alto solapamiento de esta dimensión de nicho entre los individuos analizados en cada tipo de vegetación y época.

Por lo tanto, el presente estudio se enfocó en comparar el nicho trófico entre sexos y morfos de color de *S. grammicus* en cuatro tipos de vegetación contrastantes del centro de México. Específicamente, se buscó contestar las siguientes preguntas: 1) ¿Las características de las presas consumidas (volumen, número de individuos y categorías, dureza, y contenido energético) varían entre tipos de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color? 2) ¿Los tipos de vegetación, sexos, y morfos de color pueden ser categorizados con base en la importancia de las presas consumidas? 3) ¿Existen diferencias en la amplitud de nicho trófico entre sexos y morfos de color en cada tipo de vegetación y época? y 4) ¿Existe solapamiento de nicho trófico entre sexos y morfos de color en cada tipo de vegetación y época?

## **2. MATERIAL Y MÉTODOS**

### **2.1. Áreas de estudio y colecta de datos**

Se consideraron cuatro municipios para el trabajo de campo: Zacualtipán de Ángeles, Mineral El Chico, Tizayuca, y Coronango; los tres primeros en el estado de Hidalgo y el último en el estado de Puebla (Cuadro 1). La selección de estas áreas de estudio estuvo basada en las diferencias ambientales que existen entre ellas, como tipo de vegetación, precipitación total anual, y temperatura promedio anual; por lo que de aquí en adelante cada municipio será referido por su tipo de vegetación predominante (Cuadro 1). Asimismo, se consideró que la composición de los morfos de color de ambos sexos fuese lo más similar posible para realizar comparaciones sensatas. La colecta de datos se realizó en tres periodos: de marzo de 2018 a julio de 2019, enero a noviembre de 2021, y enero a noviembre de 2022, abarcando de esta manera las épocas de lluvias y secas de cada tipo de vegetación (Cuadro 1). Durante cada visita diaria y bimestral a las áreas de estudio, se realizaron muestreos de búsqueda directa (Lovich, 2012) en el horario de actividad de las lagartijas (09:00 a 18:30 hrs), las cuales fueron capturadas con la mano, ligas de hule, y/o técnica de lazada (Lovich, 2012). Únicamente se consideraron ejemplares adultos ( $\geq 40$  mm longitud hocico-cloaca [LHC]; Sites, 1982), que fueron sexados considerando la presencia de escamas posclocales agrandadas en machos (Sites, 1982) y clasificados por morfo de color con base en la

coloración del área gular descrita previamente para *S. grammicus* (Bastiaans et al., 2013, 2014). De cada una de ellos, se midió la LHC, el largo y ancho de la cabeza con un vernier digital ( $\pm 0.01$  mm), así como el peso corporal con una balanza marca Pesola® ( $\pm 0.02$  g).

Dentro de las primeras tres o cuatro horas de captura, a cada lagartija se le aplicó la técnica de lavado estomacal descrita por Herrel et al. (2006), Mahan y Johnson (2007), y Šunje et al. (2022), para obtener las presas consumidas que, posteriormente, fueron preservadas en frascos con etanol al 70% para su identificación y análisis en el laboratorio. Después del lavado y para evitar pseudoreplicas, se marcó individualmente cada lagartija colocando una marca de barniz en el dorso a nivel de las extremidades posteriores (Plummer y Ferner, 2012), así como por ectomización de falanges (Tinkle, 1967) y finalmente, fueron liberadas en su sitio de captura original. Sin embargo, no se realizó lavado estomacal a aquellos ejemplares pequeños (40-45 mm LHC) y hembras grávidas, cuyo estado reproductivo se verificó por palpación de la región ventral. El trabajo de campo se realizó bajo los permisos de colecta SGPA/DGVS/17, SGPA/DGVS/ 004007/18, SGPA/DGVS/2970/20, y SGPA/DGVS/00959/22 emitidos por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.

## 2.2. Análisis de muestras

En el laboratorio, las muestras de contenido estomacal fueron colocadas en cajas Petri con papel milimétrico para ser identificadas y analizadas en términos numéricos, volumétricos ( $\text{mm}^3$ ) y de frecuencia de ocurrencia (proporción de muestras que contienen una determinada categoría de presa, Siqueira et al., 2013; García-Rosales et al., 2019 a, b). Todas las presas fueron identificadas a nivel de orden utilizando un microscopio estereoscópico y las claves taxonómicas de Triplehorn y Johnson (2005) y McGavin (2000). Los himenópteros fueron divididos en la categoría de “Formicidae” que incluye únicamente a las hormigas y “Otros” para agrupar a las abejas y avispas, mientras que los estadios holometábolos (larva y adulto) de algunos insectos fueron considerados como categorías de presa diferentes (García-Rosales et al., 2019 a, b; Hernández-Austria et al., 2019; Ngo et al., 2020). De igual forma, se registró la presencia de materia inorgánica (p.ej. rocas), materia vegetal (p.ej. semillas, hojas, tallos, y flores), y endoparásitos (p.ej. nematodos y cestodos), aunque estas categorías no fueron consideradas en análisis posteriores debido a su baja frecuencia de ocurrencia y probable consumo incidental, en el caso de las primeras dos (Donihue et al., 2016; Hernández-Austria

et al., 2019).

Además, se le asignó una categoría de dureza (i.e., duro, media, y suave) a cada tipo de presa identificada, de acuerdo con Verwaijen et al. (2002), Herrel et al. (2006), Van Kleeck et al. (2015), Donihue et al. (2016), y se calculó su contenido energético (Kcal/g) considerando los trabajos de Török y Ludvig (1988), Dudgeon (1987), Anderson y Smith (1998), Robel et al. (1995), Ramos-Elorduy et al. (1997), Ramos-Elorduy (2008), y Rumpold y Schlüter (2015) (Apéndice 1). El volumen de las presas consumidas (VPC, mm<sup>3</sup>) se estimó con la fórmula del elipsoide:  $V = \frac{4}{3}\pi * \left[\left(\frac{largo}{2}\right) * \left(\frac{ancho}{2}\right)^2\right]$  (Vitt et al., 1996; Caldwell y Vitt, 1999; Duré et al., 2009), donde el largo y el ancho de cada categoría de presa y del contenido total fueron medidos con el método numérico por cuadrícula utilizando el papel milimétrico de las cajas Petri (Feria-Ortiz y Pérez-Malvárez, 2001; Durán-Servín, 2012; Lara-Pérez, 2021). Además, se calculó el índice de importancia relativa (I, en %) de cada categoría de presa en la dieta de cada sexo y morfo de color (en cada época por separado y agrupando ambas), usando la formula  $I = \left(\frac{\%N + \%V + \%F}{3}\right)$ , donde %N, %V, y %F representan los porcentajes de número, volumen, y frecuencia de ocurrencia, respectivamente (Biavati et al., 2004; Siqueira et al., 2013; García-Rosales et al., 2019 b; Hernández-Austria et al., 2019; Ngo et al., 2020).

### 2.3. Análisis estadísticos

Se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG) para evaluar el efecto de cuatro variables independientes (tipo de vegetación, época, sexo, y morfo de color) y una covariable continua (LHC), en el VPC, número de presas consumidas (NPC), número de categorías de presas (NCP), las tres categorías de dureza, y contenido energético. Para la primera y última variable dependiente se utilizó la distribución Gaussiana, mientras que para el resto de ellas se aplicó la distribución Poisson, y para todas se consideró la función 'link = log' (Dunn y Smyth, 2018). Un modelo exploratorio preliminar permitió identificar que la LHC está fuerte y positivamente correlacionada con el largo ( $r = 0.90$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 356$ ) y ancho de la cabeza ( $r = 0.82$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 356$ ), y a su vez estas últimas entre sí ( $r = 0.81$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 356$ ), por lo que se decidió conservar únicamente la primera como covariable continua para evitar el efecto de multicolinealidad en los modelos, teniendo en cuenta que las lagartijas más grandes tienen cabezas más largas y anchas.

De esto modo, se realizaron MLG utilizando todas las variables independientes solas y en interacción, pero siempre en conjunto con la covariable continua (excepto para las categorías de dureza). Se utilizó el criterio de información de Akaike ajustado a muestras pequeñas (AICc) para identificar el modelo con mejor ajuste, como aquel con el valor más bajo de AICc (Burnham y Anderson, 2004). Sin embargo, los modelos que difirieron por menos de dos unidades de AICc del mejor modelo ( $\Delta AICc < 2$ ) también presentaron un buen ajuste a los datos. En aquellos casos donde dos o más modelos tuvieron un ajuste similar y bueno, se seleccionó el modelo más parsimonioso (i.e. el modelo más simple y con menos variables independientes; Dunn y Smyth 2018). Por otro lado, los modelos de las categorías de dureza fueron evaluados con pruebas de razón de verosimilitud (Dunn y Smyth, 2018).

Dependiendo de los efectos, los MLG fueron corroborados utilizando correlaciones de Spearman, pruebas de Wilcoxon, análisis de varianza de dos factores (ANOVA), o análisis multivariados de varianza (MANOVA) de dos o tres factores; cuando estos últimos tres análisis resultaron significativos, se realizaron pruebas de comparaciones múltiples ajustadas al método de Bonferroni. Previo a la aplicación de estos análisis, la normalidad se corroboró con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov ( $n \geq 30$ ) y Shapiro-Wilks ( $n < 30$ ), mientras que la homogeneidad de varianzas fue verificada con la prueba de Bartlett. Para cumplir con estos supuestos, el VPC y NPC fueron transformados a  $\log_{10}$ , mientras que las categorías de dureza se convirtieron a arcoseno. Todos estos análisis se realizaron en RStudio 4.3.0 con el paquete 'stats' (R Core Team, 2023), utilizando la función glm para los GLM; las funciones cor.test y aov para las correlaciones de Spearman, ANOVA, y MANOVA; TukeyHSD para las comparaciones múltiples; wilcox.test para las pruebas de Wilcoxon; ks.test, shapiro.test, y bartlett.test para las pruebas de Kolmogorov-Smirnov, Shapiro-Wilks, y Bartlett respectivamente. Los gráficos de estas pruebas se realizaron con el paquete 'ggplot2' (Wickham, 2016) y se muestran los datos como media  $\pm$  error estándar, cuyos resultados fueron considerados significativos con un valor de  $P \leq 0.05$ .

Para determinar si existe categorización en la dieta de los sexos y morfos de color de cada tipo de vegetación, se realizaron análisis de escalamiento multidimensional no métrico (EMNM) basados en matrices de distancias con el índice de Bray-Curtis y el índice de importancia relativa de las categorías de presa consumidas de cada sexo y morfo de color (Linares, 2001; Siqueira et al., 2013). Estos análisis se realizaron estacional y anualmente en



PAST 4.0 (Hammer et al., 2001), mientras que sus gráficas se elaboraron en Statistica 10.0 (Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA). La amplitud de nicho trófico se estimó usando el índice estandarizado de Levin con la fórmula  $B_A = \frac{\left(\frac{1}{\sum p_i^2}\right)^{-1}}{n-1}$ , donde  $p_i$  es la proporción de la categoría de presa  $i$  en la dieta de los respectivos grupos (i.e. sexos o morfos de color) y  $n$  es el número de categorías de presa consumidas por los individuos de cada grupo (Hurlbert, 1978). Sus valores van de cero cuando la dieta es especialista (se consumen una o pocas categorías de presa), hasta uno cuando es generalista (se consumen diferentes tipos de presas; Serrano-Cardozo et al., 2008; Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016; García-Rosales et al., 2019 b; Hernández-Austria et al., 2019; Oitaven et al., 2022).

El solapamiento de nicho trófico se calculó usando el índice  $O_{jk}$  de Pianka con la fórmula  $O_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij}P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij}^2 \sum_i^n P_{ik}^2}}$ , donde  $P_{ij}$  y  $P_{ik}$  son las proporciones del recurso  $i$  utilizadas por los grupos  $j$  y  $k$  (i.e. sexos o morfos de color), respectivamente, y  $n$  es el número total de recursos (p.ej. presas; Pianka, 1973). Valores cercanos o iguales a cero indican que los grupos consumen diferentes tipos de recursos (mínimo o nulo solapamiento), mientras que aquellos cercanos o iguales a uno indican que los grupos consumen los mismos tipos de recursos (moderado o máximo solapamiento; Caldwell y Vitt, 1999; Duré et al., 2009; Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016; Beuttner y Koch, 2019 a, b; García-Rosales et al., 2019 b). Ambos índices de amplitud y solapamiento fueron calculados para cada sexo y morfo de color, en cada época y agrupando ambas, en el programa Ecological Methodology v.6.1. (Krebs, 2003).

### 3. RESULTADOS

Se analizó el contenido estomacal de 360 lagartijas, de las que se identificaron 26 categorías de presas (Cuadros 2 y 3). Sin embargo, se excluyeron cuatro registros (uno del bosque de pino-encino y tres de matorral xerófilo) para el análisis del VPC, debido a que las lagartijas no regurgitaron ninguna presa, y otros cuatro más (uno del bosque mesófilo de montaña, dos del bosque de pino-encino, y uno de matorral xerófilo) para los análisis de NCP, NPC, categorías de dureza, y contenido energético, debido a que no fue posible identificar las presas consumidas.

Las proporciones numéricas, volumétricas, y de frecuencia, en conjunto con el índice

de importancia relativa, mostraron que Coleoptera (adultos), Formicidae, Hymenoptera, Hemiptera, Huevos (Arachnida/Insecta), Lepidoptera (larvas), Diptera (adultos), y Orthoptera fueron las presas más consumidas por machos y hembras, a escala estacional y anual, de los cuatro tipos de vegetación analizados (Cuadros 2 y 3). Cabe destacar que estas dos últimas categorías de presa llegaron a dominar la dieta de uno o ambos sexos del matorral xerófilo y pastizal, respectivamente. Anualmente, machos y hembras de todos los tipos de vegetación consumieron algún tipo de material vegetal, siendo más frecuente en pastizal y numéricamente menor en machos de bosque de pino-encino y hembras de matorral xerófilo (Cuadro 4). En todos los tipos de vegetación, las semillas y hojas fueron las categorías de material vegetal identificable más consumido (en frecuencia y cantidad) por ambos sexos, mientras que las rocas lo fueron para las lagartijas del pastizal. Los endoparásitos fueron muy frecuentes en el contenido estomacal de todas las lagartijas, aunque numéricamente, fueron abundantes en los machos de matorral xerófilo y pastizal (Cuadro 4). Además, se encontraron escamas en el contenido estomacal de las lagartijas de todos los tipos de vegetación, excepto en bosque mesófilo de montaña, y el dedo de una lagartija solo en los machos de bosque de pino-encino.

En términos de proporción numérica, volumétrica, y de frecuencia, así como de índice de importancia relativa, Coleoptera (adultos), Formicidae, Hemiptera, Hymenoptera, Diptera (adultos), Orthoptera, Lepidoptera (larvas), Huevos (Arachnida/Insecta), Araneae, Coleoptera (larvas), y Lepidoptera (adultos) dominaron la dieta de los morfos de color de machos y hembras, estacional o anualmente, en los cuatro tipos de vegetación (Cuadros 5-7). En escala anual, los morfos de color de ambos sexos consumieron algún tipo de material vegetal en todos los tipos de vegetación, siendo más frecuente en el pastizal, específicamente en los machos blanco-amarillo y en ambos morfos de las hembras (Cuadro 8). Numéricamente, en cada tipo de vegetación hubo un morfo de color de machos o hembras que consumió más material vegetal y rocas que sus conoespecíficos, excepto en los machos de bosque mesófilo de montaña debido a que no se encontró en simpatria con ninguno otro morfo, y en las hembras de pastizal, en las que la cantidad de materia vegetal consumida fue muy similar (Cuadro 8). Entre las categorías de material vegetal identificable, las semillas, hojas, y corteza fueron las más consumidas (en cantidad) por la mayoría de los morfos de ambos sexos en todos los tipos de vegetación analizados. La frecuencia de endoparásitos en

el contenido estomacal fue relativamente similar entre morfos de color de ambos sexos, aunque alguno de ellos presentaba mayor cantidad que sus conespecíficos del mismo tipo de vegetación (Cuadro 8). Cabe destacar que, el morfo blanco-amarillo de ambos sexos en pastizal y solo el de las hembras de matorral xerófilo, así como las hembras naranja puro del bosque de pino-encino presentaron escamas en su contenido estomacal. Por otro lado, los machos azul-naranja de este último tipo de vegetación consumieron un dedo de otro conespecífico (Cuadro 8).

El modelo con los valores de AICc más bajos para el VPC mostró un efecto por LHC, tipo de vegetación, sexo, e interacción de estos dos últimos factores (Apéndice 2). Por lo tanto, se encontró que el VPC se correlacionó positiva y significativamente con LHC ( $r_s = 0.32$ ,  $P \leq 0.001$ ,  $n = 356$ ), indicando una tendencia a que las lagartijas más grandes consuman presas de mayor tamaño. El ANOVA de dos factores encontró que el VPC fue diferente entre tipos de vegetación ( $F_{3, 348} = 10.84$ ,  $P \leq 0.001$ ), sexos ( $F_{1, 348} = 14.51$ ,  $P \leq 0.001$ ), pero no por interacción de estos factores ( $F_{3, 348} = 0.83$ ,  $P = 0.48$ ). De este modo, el VPC fue menor en las lagartijas del bosque de pino-encino que en las de los otros tipos de vegetación (Figura 1A), pero mayor en machos que en hembras (Figura 1B). Por otro lado, el modelo más parsimonioso para el NPC arrojó que no existe un efecto por LHC, pero sí por tipo de vegetación, época, morfo, e interacción de estos tres últimos factores (Apéndice 2). Sin embargo, la comprobación de este modelo mostró que existen diferencias por época ( $F_{1, 312} = 10.30$ ,  $P \leq 0.001$ ) y por interacción tipo de vegetación y morfo ( $F_{6, 312} = 2.97$ ,  $P \leq 0.01$ ), pero no por otros factores ni interacciones (tipo de vegetación:  $F_{3, 312} = 1.95$ ; morfo:  $F_{10, 312} = 1.05$ ; tipo de vegetación\*época:  $F_{3, 312} = 1.76$ ; época\*morfo =  $F_{10, 312} = 0.95$ ; tipo de vegetación\*época\*morfo:  $F_{6, 312} = 1.28$ ;  $P > 0.05$  en todos los casos). Las pruebas post-hoc corroboraron las diferencias entre épocas, aunque no aquellas de la interacción tipo de vegetación y morfo ( $P > 0.05$  en todos los casos), por lo tanto, el NPC fue mayor en época de secas que en época de lluvias (Figura 2A). Similarmente, el mejor modelo para el NCP mostró que no existe efecto por LHC, pero sí por época (Apéndice 2), cuya corroboración arrojó que esta variable fue mayor en secas que en lluvias ( $W = 12706$ ,  $P \leq 0.01$ ; Figura 2B).

Para todas las categorías de dureza de las presas, los MLG mostraron un efecto consistente para tres modelos: 1) tipo de vegetación, época, y sexo; 2) tipo de vegetación y morfo; y 3) época y morfo; en todos los casos con sus respectivas interacciones (Apéndice

3). El primer modelo fue corroborado con una MANOVA de tres factores, que a su vez mostró un efecto por tipo de vegetación ( $F_{3, 336} = 3.86$ ,  $P \leq 0.001$ , Lambda de Wilks = 0.90) y época ( $F_{1, 336} = 14.13$ ,  $P \leq 0.001$ , Lambda de Wilks = 0.89), pero no por sexo ( $F_{1, 336} = 0.74$ ,  $P = 0.53$ , Lambda de Wilks = 0.99) ni todas las interacciones posibles (tipo de vegetación\*época:  $F_{3, 336} = 0.82$ , Lambda de Wilks = 0.98; tipo de vegetación\*sexo:  $F_{3, 336} = 1.39$ , Lambda de Wilks = 0.96; época\*sexo:  $F_{1, 336} = 0.24$ , Lambda de Wilks = 1.0; tipo de vegetación\*época\*sexo:  $F_{3, 336} = 1.10$ , Lambda de Wilks = 0.97;  $P > 0.05$  en todos los casos). De esta manera, las comparaciones múltiples demostraron que las lagartijas del pastizal consumieron un mayor porcentaje de presas de categoría “duro” y menos de “media” que las de los bosques mesófilo y pino-encino (Figura 3A), aunque todas consumieron la misma proporción de las de categoría “suave” ( $P > 0.05$  en todos los casos). Considerando la estacionalidad, se evidenció mayor porcentaje de presas de la categoría “duro” consumidas en la época de secas que en la de lluvias, mientras que las categorías de “media y “suave” mostraron mayor proporción en lluvias que en secas (Figura 3B).

El segundo y tercero modelo de las categorías de dureza fueron corroborados con MANOVA de dos factores, lo que arrojó efectos por tipo de vegetación ( $F_{3, 332} = 3.67$ ,  $P \leq 0.001$ , Lambda de Wilks = 0.91), pero no por morfo ( $F_{10, 332} = 0.78$ ,  $P = 0.80$ , Lambda de Wilks = 0.93) ni interacción de factores ( $F_{6, 332} = 1.20$ ,  $P = 0.25$ , Lambda de Wilks = 0.94) para el segundo; mientras que, para el tercero, se verificó el efecto por época ( $F_{1, 330} = 13.73$ ,  $P \leq 0.001$ , Lambda de Wilks = 0.89) y morfo ( $F_{10, 330} = 1.52$ ,  $P \leq 0.05$ , Lambda de Wilks = 0.87), pero no por su interacción ( $F_{10, 330} = 0.83$ ,  $P = 0.73$ , Lambda de Wilks = 0.93). Las comparaciones múltiples de tipo de vegetación y época de ambos modelos arrojaron resultados similares a los del primero, mientras que las de morfo no resultaron significativas en ninguno de los casos ( $P > 0.05$  para todos ellos). Para el contenido energético, el mejor modelo mostro que no existe efecto por LHC, pero sí por época (Apéndice 2), por lo que esta variable fue mayor en secas ( $16.48 \pm 0.58$  Kcal/g) que en lluvias ( $14.56 \pm 0.54$  Kcal/g,  $W = 13169$ ,  $P \leq 0.05$ ). Por otro lado, el ordenamiento del EMNM mostró que existe cierto grado de categorización y variación en la dieta relacionada al índice de importancia relativa entre tipos de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color de *S. grammicus* (Figura 4). En lluvias, las muestras de diferentes tipos de vegetación y del mismo o diferente sexo tendieron a agruparse más que aquellas del mismo tipo de vegetación y sexo (Figura 4A), lo que sí

ocurrió en secas (Figura 4B) y a escala anual (Figura 4C). Asimismo, las muestras de diferentes morfos de color y de tipos de vegetación más similares tendieron a agruparse más que aquellas del mismo morfo, pero tipos de vegetación más diferentes; lo cual fue consistente estacional o anualmente (Figuras 4D-F).

La amplitud de nicho trófico fue similar entre machos y hembras, a escala estacional o anual de la mayoría de los tipos de vegetación, cuyos valores cercanos a cero indicarían que ambos sexos consumen un número limitado de categorías de presas (i. e. dieta especialista; Cuadro 9). En el bosque de pino-encino, los machos presentaron valores más altos de amplitud de nicho trófico que las hembras, pero solo anualmente (Cuadro 9), lo cual indicaría que ellos consumieron mayor número de categorías de presa que ellas (i.e. dieta generalista). Entre los morfos de color, los machos naranja puro, amarillo puro, y amarillo-naranja tuvieron una amplitud de nicho trófico mayor que sus conespecíficos, en cualquiera de las escalas temporales de los tipos de vegetación analizados (Cuadro 9); asimismo, las hembras blanco puro, blanco-naranja, naranja puro, amarillo-naranja, y amarillo puro presentaron valores de amplitud de nicho trófico más altos que sus conespecíficos (Cuadro 9). En ambos sexos, esto indicaría que estos morfos de color tienden a consumir más categorías de presas que el resto los morfos de esos mismos tipos de vegetación.

Por otro lado, el valor de solapamiento de nicho trófico fue cercano a uno en la mayoría de las comparaciones pareadas entre machos y hembras de cada tipo de vegetación, a escala estacional o anual (Cuadros 10 y 11), indicando que consumen las mismas categorías de presas. Cabe destacar que algunas excepciones notables fueron las comparaciones de machos de bosque de pino-encino con los de pastizal (en cada época) y matorral xerófilo (solo en secas), así como entre los machos del bosque mesófilo de montaña con los de pastizal (solo en secas), en las que sus valores más bajos indicarían que consumen categorías de presas diferentes (Cuadro 10). Respecto a los morfos de color, los valores de solapamiento de nicho trófico fueron cercanos a uno en gran parte de las comparaciones pareadas, de cualquiera de las escalas temporales de cada tipo de vegetación (Cuadros 12 y 13), por lo que los morfos de machos y hembras consumen prácticamente las mismas categorías de presas. Sin embargo, se encontró que algunas comparaciones tuvieron valores de solapamiento más bajos, como machos azul-naranja con machos naranja puro (NP) de bosque de pino-encino (estacional y anualmente); entre machos NP de bosque de pino-encino y los de pastizal

(estacional y anualmente); machos NP y machos amarillo-naranja (AN) de pastizal (solo en secas); machos amarillo puro (AP) con machos AN de matorral xerófilo (en lluvias); machos AN y blanco-amarillo de matorral xerófilo (en secas); entre machos AN de matorral xerófilo y los de pastizal (estacional y anualmente); machos AN y AP de pastizal (en secas y anualmente); y hembras blanco-naranja y amarillo-naranja del bosque de pino-encino (en secas; Cuadros 12 y 13).

#### 4. DISCUSIÓN

La comparación de nicho trófico realizada en este estudio ha permitido determinar que, a nivel fenotípico, la composición de la dieta de *S. grammicus* es muy similar entre sexos y morfos de color, pero a escala ambiental tiende a diferenciarse en cierto grado, ya que hubo algunas categorías de presa (i.e. Diptera [adultos] y Orthoptera) que dominaron la dieta de las lagartijas en algunos tipos de vegetación (i.e. matorral xerófilo y pastizal, respectivamente) y no en otros. Un patrón similar también se registró en el consumo de materia vegetal y mineral, el cual fue más frecuente en pastizal que en el resto de los tipos de vegetación analizados. Estudios previos en diferentes especies de lagartijas sugieren que la variación interpoblacional en algunos aspectos tróficos puede deberse a la disponibilidad local de presas en cada ambiente (Zaluar y Rocha, 2000; Siqueira et al., 2013; Woolrich-Piña et al., 2022). A pesar de que en el presente estudio no se evaluó de manera sistemática la disponibilidad de presas en cada tipo de vegetación, si fue posible observar que Diptera (adultos) y Orthoptera fueron muy abundantes en ciertas áreas del matorral xerófilo y pastizal, respectivamente. Futuros estudios podrían evaluar si existe cierta selectividad o preferencia por algunos tipos de presas, independientemente de su disponibilidad en el ambiente.

El consumo de materia vegetal ha sido documentado en diferentes géneros de lagartijas, como *Liolaemus* (Rocha, 1996), *Ameiva* (Zaluar y Rocha, 2000), *Tropidurus* (Siqueira et al., 2013), *Xenosaurus* (Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016), y *Sceloporus* (Búrquez et al., 1986; Serrano-Cardozo et al., 2008; García-Rosales et al., 2019 a, b; Woolrich-Piña et al., 2022). Sin embargo, la gran variación intra e intergenérica en la proporción de estructuras vegetales en la dieta ha derivado en dos hipótesis sobre su ingesta, pudiendo ser incidental (Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016) o previsto (Búrquez et al., 1986; Serrano-Cardozo et al., 2008). Como se mencionó previamente, la frecuencia de

consumo de materia vegetal total de *S. grammicus* varió ampliamente entre tipos de vegetación, por lo que no es posible descartar ninguna de estas hipótesis e incluso es probable que la ingesta ocurra bajo ambos contextos. En este sentido, experimentos de preferencia, observaciones directas de consumo en campo, así como evaluaciones de abundancia y disponibilidad de la materia vegetal en el ambiente, permitirán apoyar o refutar estas hipótesis en esta especie de lagartija.

Considerando la primera pregunta de investigación, ¿Las características de las presas consumidas (volumen, número de individuos y categorías, dureza, y contenido energético) varían entre tipos de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color? Es posible confirmar que las características de las presas consumidas por *S. grammicus* variaron entre tipos de vegetación, sexos, y épocas, pero no entre morfos de color. Específicamente, el VPC de las lagartijas de bosque de pino-encino fue el más bajo de todos los tipos de vegetación, mientras que esta misma característica fue mayor en machos que en hembras. Además, las lagartijas del pastizal consumieron mayor proporción de presas de categoría “duro” y menor de “media”, que sus contrapartes de ambos bosques. La estacionalidad fue evidente en el resto de las características, por lo que la dieta de la época de secas se caracterizó por valores altos de NPC y NCP, con elevada proporción de presas de categoría “duro” y con alto contenido energético. Por otro lado, la dieta durante la época de lluvias consistió de valores bajos NPC y NCP, con una proporción grande de presas de dureza “media” y “suave”, pero con bajo contenido energético. Esto coincide con la similitud (entre sexos), pero no con la divergencia (entre tipos de vegetación), en el NPC registradas previamente en otras poblaciones de esta especie (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010). De acuerdo con la TFO, la variación interindividual en la dieta puede asociarse a las diferencias en el fenotipo de los consumidores, y a las características, disponibilidad, y diversidad de las presas en cada tipo de hábitat (Svanbäck y Bolnick, 2007; Cachera et al., 2016). Por lo tanto, esto plantea dos posibles escenarios ecológicos en la estrategia de forrajeo de *S. grammicus*: 1) el fenotipo del consumidor tiene mayor influencia en el tamaño de las presas consumidas, por lo que existen individuos (machos y lagartijas del bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo, y pastizal) que pueden consumir presas más grandes que otros (hembras y lagartijas del bosque de pino-encino); y 2) las características de las presas determinan el consumo estacional por el depredador, cuyo fenotipo es irrelevante o bien cualquiera tiene la misma

capacidad para consumir cantidades y categorías de presas similares con determinada dureza y contenido energético.

Respecto a la segunda pregunta de investigación, ¿Los tipos de vegetación, sexos, y morfos de color pueden ser categorizados con base en la importancia de las presas consumidas? El índice de importancia relativa mostró un patrón de ordenamiento similar en diferentes escalas temporales: las muestras del mismo sexo y de diferente morfo de color que ocurren en tipos de vegetación iguales o similares tendieron a agruparse más que aquellas de diferente sexo y mismo morfo, pero de tipos de vegetación diferentes. Evidencia en *S. grammicus* y en *T. torquatus* sugiere que las diferencias entre hábitats en la diversidad de las presas influyen en su importancia trófica (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010; Siqueira et al., 2013). De este modo, las diferencias en el tipo de vegetación, asociadas a la variación en la disponibilidad y diversidad de presas, parecen ejercer mayor influencia sobre su importancia en la dieta de *S. grammicus*, que la divergencia en las características fenotípicas de los consumidores (i.e. sexo y morfo de color); lo cual es consistente con los supuestos de la TFO (Cachera et al., 2016).

Considerando las dos últimas preguntas de investigación, ¿Existen diferencias en la amplitud de nicho trófico entre sexos y morfos de color en cada tipo de vegetación y época? y ¿Existe solapamiento de nicho trófico entre sexos y morfos de color en cada tipo de vegetación y época? Se encontró evidencia de que, dentro y entre tipos de vegetación, existe alta y baja amplitud y solapamiento de nicho trófico entre machos, hembras, y morfos de color de *S. grammicus*. La baja amplitud y alto solapamiento intersexual coincide con el encontrado previamente en otras poblaciones de esta especie (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010; Durán-Servín, 2012), lo que indica que ambos sexos tienden a presentar una dieta especialista compuesta por las mismas categorías de presa. Por otro lado, este es el primero estudio en evaluar el nicho trófico de los morfos de color de machos y hembras de esta especie de lagartija, cuya evidencia sugiere que existen algunos morfos con alta amplitud de nicho trófico y, con ello, menor solapamiento con sus congéneres. De acuerdo con la HVN, dentro de una especie existen individuos (p. ej. morfos de color) generalistas que ocupan nichos tróficos más amplios que los individuos especialistas, lo que permite que ocurra una mejor repartición de recursos que se refleja en menor competencia intraespecífica por los mismos (Van Valen, 1965; Van Valen y Grant, 1970; Bolnick et al., 2007; Cachera



et al., 2016).

En algunas especies de lagartijas polimórficas (p. ej. *U. ornatus*, *P. melisellensis*, y *P. muralis*) se ha encontrado que la variación entre morfos de color en la morfología (i. e. tamaño de la cabeza y corporal), preferencia de presas, uso del hábitat y microhábitat, promueven, de manera aislada o conjunta, la divergencia intermorfica en el nicho trófico (Huyghe et al., 2007; Lattanzio y Miles, 2016; Scali et al., 2016). Tomando todo en consideración, es posible confirmar la HVN en la dieta de morfos de color de *S. grammicus*, en el que probablemente surja como resultado de las diferencias intermorficas en el tamaño corporal (solo en machos; Díaz-Marín, datos no publicados) y el tipo de vegetación utilizado, ya que existe evidencia de que los morfos de color de ambos sexos usan microhábitats similares (Díaz-Marín, datos no publicados); sin embargo, no se descarta la posibilidad de que exista preferencia por ciertos tipos de presa en cada tipo de vegetación.

## 5. CONCLUSIÓN

A través del enfoque comparativo del presente estudio se encontró que la ecología trófica de *S. grammicus* es muy compleja ya que, si bien se confirmaron patrones encontrados previamente en otras poblaciones de esta misma especie (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010; Durán-Servín, 2012), también se encontraron otros que no habían sido registrados. De este modo, existe evidencia que apoya los supuestos de la TFO en esta especie de lagartija, ya que su fenotipo determina ciertos aspectos de la dieta, mientras que las características de la presa en los diferentes tipos de vegetación influyen en otros más. Además, es posible corroborar la HVN entre los morfos de color de machos y hembras, donde el tipo de vegetación utilizado podría jugar un papel importante y determinístico en la repartición de los recursos tróficos.

## LITERATURA CITADA

Anderson JT, Smith LM. 1998. Protein and energy production in playas: implications for migratory bird management. *Wetlands*, 3: 437-446.

Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA. 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14: 948-958.

Barragán-Contreras LA, Calderón-Espinosa. 2013. What do Anolis eat?: Evaluation of sexual dimorphism and geographic variation in the diet of *Anolis ventrimaculatus*

- (Squamata: Dactyloidae) in Colombia. *Actualidades Biológicas*, 35: 199-208.
- Bastiaans E, Morinaga G, Castañeda-Gaytán JG, Marshall JC, Sinervo B. 2013. Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard. *Behavioral Ecology*, 24: 968-981.
- Bastiaans E, Bastiaans MJ, Morinaga G, Castañeda-Gaytán JG, Marshall JC, Bane B, Méndez-De La Cruz F, Sinervo B. 2014. Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PLoS ONE*, 9: e93197.
- Beuttner A, Koch C. 2019a. Analysis of diet composition and morphological characters of the little-known Peruvian bush anole *Polychrus peruvianus* (Noble, 1924) in a northern Peruvian dry forest. *Amphibian & Reptile Conservation*, 13: 111-121.
- Beuttner A, Koch C. 2019b. Analysis of diet composition and morphological characters of the Peruvian lizard *Microlophus stolzmanni* (Squamata: Tropiduridae). *Phyllomedusa*, 18: 47-62.
- Biavati GM, Wiederhecker HC, Colli GR. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*, 4: 510-518.
- Bolnick DI, Svanbänck R, Araújo MA, Lennart Pearsson. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also more heterogenous. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 104: 10075-10079.
- Burnham KP, Anderson DR. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods Research*, 33:261-304.
- Búrquez A, Flores-Villela O, Hernández A. 1986. Herbivory in a small iguanid lizard, *Sceloporus torquatus torquatus*. *Journal of Herpetology*, 20: 262-264.
- Bustos-Zagal MG, Castro-Franco R, Manjarrez J, Fajardo-Guadarrama V. 2014. Variación morfológica asociada a los patrones de color de la garganta, en lagartijas *Sceloporus horridus horridus* (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 30: 357-368.
- Cachera M, Ernande B, Villanueva MC, Lefebvre S. 2016. Individual diet variation in a marine fish assemblage: optimal foraging theory, niche variation hypothesis and functional

- diversity. *Journal of Sea Research*, 120: 60-711.
- Caldwell JP, Vitt LJ. 1999. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards in a transitional northern Amazonian rain forest. *Oikos*, 84: 383-397.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). 2010. Servicio Meteorológico Nacional. <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica>. Consultado el 1 marzo de 2018.
- Costa GC, Vitt LJ, Pianka ER, Mesquita DO, Colli GR. 2008a. Optimal foraging constrains macroecological patterns: body size and dietary niche breadth in lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 670-677.
- Costa GC, Mesquita DO, Colli GR, Vitt LJ. 2008b. Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *The American Naturalist*, 172: 868-877.
- Donihue CM, Brock KM, Foufopoulos J, Herrel A. 2016. Feed or fight: testing the impact of food availability and intraspecific aggression on the functional ecology of an island lizard. *Functional Ecology*, 30: 566-575.
- Dudgeon D. 1987. A laboratory study of optimal behaviour and the costs of net construction by *Polycentropus flavomaculatus* (Insecta: Trichoptera: Polycentropodidae). *Journal of Zoology*, 211: 121-141.
- Durán-Servín SL. 2012. Contribución al conocimiento de la alimentación de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Phrynosomatidae) en la localidad de la Palma, Municipio de Isidro Fabela, Estado de México. *Revista de Zoología*, 23: 9-20.
- Duré MI, Kehr AI, Schaefer EF. 2009. Niche overlap and resource partitioning among five sympatric bufonids (Anura, Bufonidae) from northeastern Argentina. *Phyllomedusa*, 8: 27-39.
- Dunn PK, Smyth GK. 2018. Generalized linear models with examples in R. Springer, New York, USA.
- Feria-Ortiz M, Pérez-Malvárez C. 2001. Composición de la dieta de la lagartija ovípara *Sceloporus gadoviae* (Phrynosomatidae) en el suroeste del estado de Puebla, México.

- Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana, 9: 45-50.
- 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 BP, Meza-Lázaro RN, Nieto-Montes de Oca A. 2017. Comparative morphology and genetics of two populations of spiny lizards (genus *Sceloporus*) from central Mexico. *Zoologischer Anzeiger*, 267: 21-30.
- García-Rosales A, Cruz-Elizalde R, Ramírez-Bautista A, Mata-Silva V. 2019a. Feeding ecology of two populations of *Sceloporus minor* (Squamata: Phrynosomatidae) inhabiting contrasting environments in central Mexico. *Salamandra*, 55: 103-114.
- García-Rosales A, Ramírez-Bautista A, Stephenson BP. 2019b. Comparative morphology and trophic ecology in a population of the polymorphic lizard *Sceloporus minor* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *PeerJ*, 7: e8099.
- Hammer Ø, Harper D, Ryan P. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paelaeontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Hernández-Austria R, Luría-Manzano R, Ramírez-Bautista A. 2019. Variation in feeding habits between two syntopic frog species (genus *Lithobates*) of a tropical habitat in the Atlantic versant of Mexico. *Journal of Herpetology*, 4: 289-296.
- Hernández-Salinas U, Ramírez-Bautista A, Leyte-Manrique A, Smith GR. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica*, 66: 12-22.
- Herrel A, Joachim R, Vanhooydonck B, Irschick DJ. 2006. Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 443-454.
- Hurlbert SH. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59: 67-77.
- Huyghe K, Vanhooydonck B, Herrel A, Tadić 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*, 47: 211-220.

- Jiménez-Arcos VH, Sanabria-Urbán S, Cueva del Castillo R. 2017. The interplay between natural and sexual selection in the evolution of sexual size dimorphism in *Sceloporus* lizards (Squamata: Phrynosomatidae). *Ecology and Evolution*, 7: 905-917.
- Krebs CJ. 2003. *Programs for Ecological Methodology*. Second edition. Benjamin Cummings, USA.
- Lattanzio MS, Miles DB. 2016. Trophic niche divergence among colour morphs that exhibit alternative mating tactics. *Royal Society Open Science*, 3: 150531.
- Lara-Pérez B. 2021. Dieta y frecuencia de colas regeneradas de *Sceloporus grammicus* en tres sitios del estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Leyte-Manrique A, Ramírez-Bautista A. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 55: 98-103.
- Leyte-Manrique A, Hernández-Salinas U, Ramírez-Bautista A, Mata-Silva V, Marshall JC. 2017. Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Integrative Zoology*, 12: 198-210.
- Linares G. 2001. Escalamiento multidimensional: conceptos y enfoques. *Revista Investigación Operacional*, 22: 173-183.
- Lovich RE. 2012. Techniques for reptiles in difficult-to-sample habitats. In: McDiarmid RW, Foster MS, Guyer C, Gibbons JW, Chernoff N. eds. *Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring*. University of California, 167-196.
- Lozano A, Ramírez-Bautista A, Cruz-Elizalde R. 2020. Intraspecific variation in a lizard from the Central Mexican Plateau: intersexual differences in size and shape explored. *Biological Journal of the Linnean Society*, 3: 656-666.
- Mahan RD, Johnson JR. 2007. Diet of the gray treefrog (*Hyla versicolor*) in relation to foraging site location. *Journal of Herpetology*, 41: 16-23.
- McGavin GC. 2000. *Manuales de identificación: insectos, arañas, y otros artrópodos terrestres*. Ediciones Omega, SA Barcelona, España.

Ngo CD, Le PLT, Nguyen HD, Truong PB, Hoang NT, Ngo BV. 2020. Diet of the bronze skink *Eutropis macularius* (Reptilia: Squamata: Scincidae) from Thua Thien Hue Province, central Vietnam. *Russian Journal of Herpetology*, 27: 209-216.

Oitaven LPC, Calado SS, da Costa HN, Cruz GS, Monrós JS, Mesquita DO, Teixeira AAC, Teixeira VW, de Moura GJB. 2022. Trophic ecology of *Gymnodactylus geckoides* Spix, 1825 (Squamata, Phyllodactylidae) from Caatinga, Northeastern Brazil. *Herpetozoa*, 35: 187-197.

Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.

Plummer MV, Ferner JW. 2012. Marking reptiles. In: McDiarmid RW, Foster MS, Guyer C, Gibbons JW, Chernoff N. eds. *Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring*. University of California, 143-150.

R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. <https://www.R-project.org/>.

Ramírez-Bautista A, Pavón NP. 2009. Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 553-563.

Ramírez-Bautista A, Stephenson BP, Serrano-Muñoz C, Cruz-Elizalde R, Hernández-Salinas U. 2013. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, Mexico. *Acta Zoologica*, 95: 397-408.

Ramos-Elorduy J. 2008. Energy supplied by edible insects from Mexico and their nutritional and ecological importance. *Ecology of Food and Nutrition*, 47: 280-297.

Ramos-Elorduy J, Pino-Moreno JM, Escamilla-Prado E, Alvarado-Pérez M, Lagunez-Otero J, Ladrón de Guevara O. 1997. Nutritional value of edible insects from the state of Oaxaca, Mexico. *Journal of Food Composition and Analysis*, 10: 142-157.

Robel RJ, Press BM, Henning BL, Johnson KW. 1995. Nutrient and energetic characteristics of sweepnet-collected invertebrates. *Journal of Field Ornithology*, 66: 44-53.

- Rocha CFD. 1996. Seasonal shift in lizard diet: the seasonality in food resources affecting the diet of *Liolaemus lutzae* (Tropiduridae). *Ciência e Cultura*, 48: 264-269.
- Rumpold BA, Schlüter O. 2015. Insect-based protein sources and their potential for human consumption: nutritional composition and processing. *Animal Frontiers*, 5: 20-24.
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México, Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Limusa, Ciudad de México, México.
- Scali S, Sacchi R, Mangiacotti M, Pupin F, Gentilli A, Zucchi C, Sannolo M, Pavesi M, y Zuffi MA. 2016. Does a polymorphic species have 'polymorphic' diet? A case study from a lacertid lizard). *Biological Journal of the Linnean Society*, 117: 492-502.
- Scali S, Mangiacotti M, Sacchi R, Coladonato AJ, Falaschi M, Saviano L, Rampoldi MG, Crozi M, Perotti C, Zucca F, Gozzo E, MAL Zuffi. 2021. Close encounters of the three morphs: Does color affect aggression in a polymorphic lizard. *Aggressive behavior* 47: 430-438.
- Serrano-Cardozo VH, Lemos-Espinal JA, Smith GR. 2008. Comparative diet of three sympatric *Sceloporus* in the semiarid Zapotitlán Valley, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 427-434.
- Siqueira CC, Kiefer MC, Van Sluys M, Rocha CFD. 2013. Variation in the diet of the lizard *Tropidurus torquatus* along its coastal range in Brazil. *Biota Neotropica*, 13: 93-101.
- Sites JW JR. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. *Copeia*, 4: 920-941.
- Šunje E, Courant J, Vesnić A, Koren T, Bilela LL, Van Damme R. 2022. Patterns of variation in dietary composition among four populations of Alpine salamanders (*Salamandra atra prenzensis*). *Amphibia-Reptilia*, 43(4), 331-345.
- Svanbäck R, Bolnick DI. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 839-844.
- Takahashi Y, Noriyuki S. 2019. Colour polymorphism influences species' range and extinction risk. *Biology Letters*, 15: 20190228.

- Tinkle DW. 1967. The life and demography of the sideblotched lizard, *Uta stansburiana*. – Miscellaneous Publications, University of Michigan Museum Zoology, 132: 1–182.
- Török J, Ludvig E. 1988. Seasonal changes in foraging strategies of nesting blackbirds (*Turdus merula* L.). Behavioral Ecology and Sociobiology, 22: 329-333.
- Triplehorn CA, Johnson NF. 2005. Borror and DeLong's Introduction to the study of insects. 7a edición. Books/ Cole Cengage Learning. Estados Unidos de América.
- Uetz P, Freed P, Aguilar R, Reyes F, Kudera J, Hošek J. 2023. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>. Consultado el 21 de Septiembre de 2023.
- Van Kleeck MJ, Chiaverano LM, Holland BS. 2015. Prey-associated head-size variation in an invasive lizard in the Hawaiian Islands. Biological Journal of the Linnean Society, 116: 626-636.
- Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. The American Naturalist, 99: 377-390.
- Van Valen L, Grant PR. 1970. Variación The American Naturalist, 104: 589-590.
- Vercken E, Clobert J. 2008. Ventral colour polymorphism correlates with alternative behavioral patterns in female common lizards *Lacerta vivipara*. Ecoscience 15: 320-326.
- Verwajen D, Van Damme R, Herrel A. 2002. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. Functional Ecology, 16: 842-850.
- Vitt LJ, Zani PA, Caldwell JP. 1996. Behavioural ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. Journal of Tropical Ecology, 12: 81-101.
- Vitt LJ, Caldwell JP. 2009. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Tercera edición, Academic Press, University of California.
- Wickham H. 2016. ggplot 2: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York.
- Woolrich-Piña GA, Smith GR, González-Ortega AJ, Loaiza-Ramírez R, López-Salgado E, Lemos-Espinal. 2022. Does the diet of *Sceloporus variabilis* vary along and elevational gradient? Current Herpetology, 41: 238-247.



Zaluar HLT, Rocha CFD. 2000. Ecology of the wide-foraging lizard *Ameiva Ameiva* (Teiidae) in a sand dune habitat of Southeast Brazil: ontogenetic, sexual and seasonal trends in food habits, activity, thermal biology and microhabitat use. *Ciência e Cultura*, 52: 101-107.

Zamora-Abrego JG, Ortega-León AM. 2016. Ecología trófica de la lagartija *Xenosaurus mendozai* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 87: 140-149.

Cuadro 1. Características ambientales de las cuatro áreas de estudio consideradas para este trabajo. El tipo de vegetación corresponde a la clasificación de Rzedowski (2006), mientras que la precipitación, temperatura ambiental, y la estacionalidad se obtuvieron de CONAGUA (2010).

Localidad	Estado	Coordenadas geográficas	Tipo de vegetación	Precipitación (mm)	Temperatura ambiental (°C)	Época de lluvias	Época de secas
Zacualtipán de Ángeles	Hidalgo	20° 32' N 98° 73' W	Bosque mesófilo de montaña	1325.8	14.4	Junio - Octubre	Noviembre - Mayo
Mineral El Chico	Hidalgo	20° 10' N 98° 43' W	Bosque de pino-encino	1145.6	14.3	Mayo - Octubre	Noviembre - Abril
Tizayuca	Hidalgo	19° 51' N 98° 57' W	Matorral xerófilo	559.1	15	Mayo - Octubre	Noviembre - Abril
Coronango	Puebla	19° 08' N 98° 15' W	Pastizal	845.7	16.3	Mayo - Octubre	Noviembre - Abril

Cuadro 2. Composición de la dieta de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* en cada época de los cuatro tipos de vegetación analizados. Se muestran los porcentajes del número (%N), volumen (%V), frecuencia de ocurrencia (%F), e índice de importancia relativa (%I) para cada categoría de presa. Para las categorías de presas holometabolos, se muestran adultos (A) y larvas (L). En negrita se encuentran las principales categorías cuyo porcentaje acumulado represento entre el 50% y 78% del total de presas consumidas.

Categoría de presa	Bosque mesófilo de montaña															
	Lluvias								Secas							
	Machos (n = 16)				Hembras (n = 15)				Machos (n = 13)				Hembras (n = 18)			
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																
Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0.0001	1.8	0.8	0	0	0	0
Araneae	6.1	7.7	10.2	8.0	2.5	0.2	4.7	2.5	1.9	0.1	3.6	1.9	15.8	10.6	7.7	11.4
Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0.8	1.5	2.3	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																
Isopoda	3.1	2.4	4.1	3.2	0	0	0	0	3.8	7.3	5.5	5.5	2.2	1.3	5.1	2.9
Diplopoda																
Julida	1.0	0.9	2.0	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																
Coleoptera (A)	<b>40.8</b>	<b>41.3</b>	<b>28.6</b>	<b>36.9</b>	<b>31.4</b>	19.6	<b>25.6</b>	<b>25.5</b>	<b>29.4</b>	<b>35.5</b>	<b>18.2</b>	<b>27.7</b>	<b>13.3</b>	<b>33.0</b>	<b>16.7</b>	<b>21.0</b>
Coleoptera (L)	2.0	0.1	4.1	2.1	0	0	0	0	1.9	2.2	5.5	3.2	0.9	0.7	3.8	1.8
Dermaptera	0	0	0	0	1.7	0.3	4.7	2.2	1.3	0.1	3.6	1.7	0.6	0.01	1.3	0.6
Diptera (A)	2.0	0.8	4.1	2.3	5.8	0.2	7.0	4.3	7.5	3.3	10.9	7.2	2.5	6.1	6.4	5.0
Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.01	1.3	0.5
Hemiptera	4.1	2.2	6.1	4.1	9.1	3.4	11.6	8.0	11.9	0.9	<b>12.7</b>	8.5	<b>18.7</b>	3.1	11.5	11.1
Hymenoptera	<b>14.3</b>	2.4	<b>12.2</b>	9.6	<b>22.3</b>	4.5	<b>14.0</b>	<b>13.6</b>	<b>18.8</b>	1.2	<b>14.5</b>	<b>11.5</b>	<b>32.9</b>	<b>13.7</b>	<b>20.5</b>	<b>22.4</b>

(Formicidae)																	
Hymenoptera (Otros)	<b>19.4</b>	20.1	<b>16.3</b>	<b>18.6</b>	<b>22.3</b>	<b>65.2</b>	<b>20.9</b>	<b>36.2</b>	<b>18.8</b>	<b>30.6</b>	<b>14.5</b>	<b>21.3</b>	7.6	<b>19.7</b>	<b>14.1</b>	<b>13.8</b>	
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera (A)	2.0	0.7	4.1	2.3	0.8	0.3	2.3	1.1	0.6	0.2	1.8	0.9	0.6	0.2	1.3	0.7	
Lepidoptera (L)	4.1	<b>21.3</b>	6.1	<b>10.5</b>	0	0	0	0	1.9	10.2	3.6	5.2	1.9	5.2	3.8	3.6	
Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Orthoptera	0	0	0	0	2.5	4.9	4.7	4.0	1.9	8.4	3.6	4.6	2.2	6.3	5.1	4.5	
Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Mollusca																	
Gastropoda	1.0	0.1	2.0	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Otros																	
Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0.8	0.003	2.3	1.1	0	0	0	0	0.3	0.01	1.3	0.5	

Cuadro 2. Continuación.

Categoría de presa	Bosque de pino-encino															
	Lluvias								Secas							
	Machos (n = 15)				Hembras (n = 19)				Machos (n = 17)				Hembras (n = 16)			
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																
Acari	1.0	0.03	5.0	2.0	0.6	0.01	1.9	0.9	0	0	0	0	0	0	0	0
Araneae	0.5	0.1	2.5	1.0	1.3	8.4	3.8	4.5	3.1	2.5	10.0	5.2	0.7	0.1	2.2	1.0
Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoscorpiones	0.5	0.1	2.5	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Crustacea																	
Isopoda	1.0	1.3	5.0	2.4	0	0	0	0	0.4	4.2	1.7	2.1	1.5	5.3	2.2	3.0	
Diplopoda																	
Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Insecta																	
Coleoptera (A)	<b>28.3</b>	<b>53.8</b>	<b>30.0</b>	<b>37.3</b>	<b>32.1</b>	<b>40.9</b>	<b>23.1</b>	<b>32.0</b>	15.9	<b>25.8</b>	<b>21.7</b>	<b>21.1</b>	<b>32.8</b>	<b>25.6</b>	<b>28.3</b>	<b>28.9</b>	
Coleoptera (L)	0	0	0	0	0.6	4.0	1.9	2.2	0	0	0	0	0.7	1.6	2.2	1.5	
Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Diptera (A)	2.1	0.2	5.0	2.4	2.5	3.3	7.7	4.5	1.3	1.9	5.0	2.7	2.2	2.1	6.5	3.6	
Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hemiptera	1.6	10.4	5.0	5.6	8.2	4.5	<b>15.4</b>	9.4	<b>42.9</b>	<b>16.5</b>	<b>13.3</b>	<b>24.2</b>	8.8	3.4	10.9	7.7	
Hymenoptera (Formicidae)	9.9	5.8	<b>15.0</b>	<b>10.2</b>	22.0	2.6	<b>15.4</b>	<b>13.3</b>	<b>21.2</b>	10.1	<b>21.7</b>	<b>17.7</b>	<b>35.8</b>	23.7	<b>26.1</b>	<b>28.5</b>	
Hymenoptera (Otros)	22.0	24.4	<b>17.5</b>	<b>21.3</b>	<b>30.2</b>	<b>14.1</b>	<b>23.1</b>	<b>22.4</b>	11.1	14.3	11.7	12.3	13.1	<b>27.9</b>	<b>13.0</b>	<b>18.0</b>	
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera (A)	0	0	0	0	0.6	0.3	1.9	1.0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera (L)	2.1	1.8	7.5	3.8	0.6	3.0	1.9	1.8	1.8	<b>21.4</b>	6.7	10.0	0.7	0.4	2.2	1.1	
Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Orthoptera	0.5	0.02	2.5	1.0	1.3	<b>18.9</b>	3.8	8.0	1.8	3.3	6.7	3.9	3.6	10.0	6.5	6.7	
Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Mollusca																	
Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Otros																	
Huevos (Arachnida / Insecta)	<b>30.4</b>	2.2	2.5	11.7	0	0	0	0	0.4	0.02	1.7	0.7	0	0	0	0	

Cuadro 2. Continuación.

Categoría de presa	Matorral xerófilo															
	Lluvias								Secas							
	Machos (n = 12)				Hembras (n = 18)				Machos (n = 16)				Hembras (n = 15)			
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																
Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	5.0	0.1	6.9	4.0	4.9	0.1	5.9	3.6
Araneae	5.1	9.7	10.8	8.5	1.1	0.1	3.0	1.4	4.1	6.8	10.3	7.1	0	0	0	0
Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																
Isopoda	1.3	0.5	2.7	1.5	1.1	1.6	4.5	2.4	0.5	0.9	1.7	1.0	0	0	0	0
Diplopoda																
Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																
Coleoptera (A)	<b>29.1</b>	<b>49.7</b>	<b>24.3</b>	<b>34.4</b>	<b>31.8</b>	<b>55.6</b>	<b>27.3</b>	<b>38.2</b>	<b>10.0</b>	9.7	<b>17.2</b>	<b>12.3</b>	15.5	13.4	<b>23.5</b>	17.5
Coleoptera (L)	0	0	0	0	6.8	7.3	4.5	6.2	5.5	5.5	1.7	4.2	0.5	0.2	2.0	0.9
Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera (A)	11.4	<b>4.8</b>	<b>10.8</b>	<b>9.0</b>	12.1	13.3	<b>15.2</b>	<b>13.5</b>	<b>14.5</b>	<b>16.6</b>	<b>17.2</b>	<b>16.1</b>	<b>16.0</b>	<b>48.6</b>	15.7	<b>26.8</b>
Diptera (L)	0	0	0	0	0.8	0.2	1.5	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera	7.6	<b>5.1</b>	<b>13.5</b>	8.7	<b>19.7</b>	<b>14.0</b>	<b>13.6</b>	<b>15.8</b>	8.6	4.3	10.3	7.8	<b>18.4</b>	17.7	<b>17.6</b>	<b>17.9</b>
Hymenoptera (Formicidae)	<b>22.8</b>	<b>4.7</b>	<b>13.5</b>	<b>13.7</b>	<b>17.8</b>	3.5	<b>13.6</b>	11.6	<b>40.5</b>	<b>17.6</b>	<b>20.7</b>	<b>26.2</b>	<b>39.8</b>	<b>19.0</b>	<b>23.5</b>	<b>27.5</b>
Hymenoptera (Otros)	<b>15.2</b>	<b>10.3</b>	<b>10.8</b>	<b>12.1</b>	7.2	4.1	12.1	7.8	<b>10.5</b>	<b>36.4</b>	<b>10.3</b>	<b>19.1</b>	1.0	0.1	3.9	1.7
Isoptera	1.3	0.3	2.7	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera (A)	1.3	11.5	2.7	5.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Lepidoptera (L)	2.5	1.6	2.7	2.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.8	2.0	1.1
Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.7	1.7	0.9	0	0	0	0	
Neuroptera (L)	1.3	0.1	2.7	1.4	0.4	0.1	1.5	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	
Orthoptera	1.3	1.6	2.7	1.9	1.1	0.2	3.0	1.4	0.5	1.4	1.7	1.2	3.4	0.1	5.9	3.1	
Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Mollusca																	
Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Otros																	
Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Cuadro 2. Continuación.

Categoría de presa	Pastizal															
	Lluvias								Secas							
	Machos (n = 48)				Hembras (n = 39)				Machos (n = 34)				Hembras (n = 41)			
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																
Acari	0	0	0	0	1.9	0.004	1.7	1.2	0.2	0.002	0.9	0.4	0.3	0.005	0.7	0.3
Araneae	1.8	0.2	6.5	2.8	3.8	5.5	11.9	7.1	2.8	1.1	7.0	3.6	2.8	3.9	10.3	5.7
Opiliones	0.4	2.5	0.6	1.2	0.2	0.2	0.8	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones	0.4	4.7	0.6	1.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0.2	0.1	0.8	0.4	0	0	0	0	0.1	0.2	0.7	0.3
Crustacea																
Isopoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0.1	1.7	0.8	0.8	0.5	1.4	0.9
Diplopoda																
Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.2	0.9	0.4	0	0	0	0
Insecta																	
	Coleoptera (A)	<b>33.4</b>	<b>62.2</b>	<b>27.7</b>	<b>41.1</b>	<b>25.0</b>	<b>45.2</b>	<b>24.6</b>	<b>31.6</b>	14.6	<b>33.0</b>	<b>21.7</b>	<b>23.1</b>	14.6	11.8	<b>19.2</b>	<b>15.2</b>
	Coleoptera (L)	0.4	0.04	1.3	0.6	0.9	0.6	3.4	1.6	0.8	1.3	2.6	1.6	0.7	0.4	2.1	1.0
	Dermaptera	0.4	1.0	1.3	0.9	0	0	0	0	0.6	0.8	2.6	1.3	0	0	0	0
	Diptera (A)	1.8	1.0	4.5	2.4	0	0	0	0	3.4	2.2	8.7	4.8	4.8	1.7	8.9	5.2
	Diptera (L)	1.1	0.03	0.6	0.6	1.9	2.1	3.4	2.5	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hemiptera	<b>28.5</b>	10.3	<b>16.1</b>	<b>18.3</b>	10.8	10.9	<b>16.9</b>	<b>12.9</b>	9.3	9.9	<b>18.3</b>	<b>12.5</b>	<b>15.0</b>	11.7	<b>15.1</b>	13.9
	Hymenoptera																
	(Formicidae)	24.3	2.8	<b>21.3</b>	<b>16.1</b>	<b>49.8</b>	8.2	<b>20.3</b>	<b>26.1</b>	<b>63.2</b>	<b>14.6</b>	<b>20.9</b>	<b>32.9</b>	<b>55.0</b>	<b>19.9</b>	<b>21.2</b>	<b>32.0</b>
	Hymenoptera (Otros)	4.2	1.5	9.0	4.9	2.8	0.8	7.6	3.7	1.8	7.6	5.2	4.9	2.3	2.6	7.5	4.2
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.04	0.7	0.3
	Lepidoptera (A)	0.5	1.3	1.9	1.3	0	0	0	0	0.4	0.5	0.9	0.6	0.8	0.05	2.1	1.0
	Lepidoptera (L)	0.7	5.8	1.3	2.6	1.7	1.3	5.9	2.9	0.2	0.02	0.9	0.4	0.4	0.3	2.1	0.9
	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0.2	0.1	0.6	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0.6	1.4	0.8
	Orthoptera	1.8	6.5	5.8	4.7	0.9	<b>25.1</b>	2.5	9.5	2.0	<b>28.7</b>	7.8	12.8	1.1	<b>45.9</b>	4.8	<b>17.3</b>
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.2	0.7	0.4
Mollusca																	
	Gastropoda	0.2	0.002	0.6	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.1	1.4	0.6
Otros																	
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Cuadro 3. Composición anual de la dieta de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* de los cuatro tipos de vegetación analizados. Se muestran los porcentajes del número (%N), volumen (%V), frecuencia de ocurrencia (%F), e índice de importancia relativa (%I) para cada categoría de presa. Para las categorías de presas holometabolos, se muestran adultos (A) y larvas (L). En negrita se encuentran las principales categorías cuyo porcentaje acumulado represento entre el 50% y 78% del total de presas consumidas.

Categoría de presa	Bosque mesófilo de montaña								Bosque de pino-encino								
	Machos (n = 29)				Hembras (n = 33)				Machos (n = 32)				Hembras (n = 35)				
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	
Arachnida																	
Acari	0.4	0.00003	1.0	0.4	0	0	0	0	0.5	0.02	2.0	0.8	0.3	0.01	1.0	0.5	
Araneae	3.5	2.8	6.7	4.3	12.1	3.9	6.6	7.5	1.9	1.1	7.0	3.3	1.0	6.1	3.1	3.4	
Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.1	1.0	0.4	0	0	0	0	
Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Chilopoda																	
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0.2	0.9	0.8	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	
Crustacea																	
Isopoda	3.5	5.6	4.8	4.6	1.6	0.5	3.3	1.8	0.7	2.5	3.0	2.1	0.7	1.4	1.0	1.0	
Diplopoda																	
Julida	0.4	0.3	1.0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Insecta																	
Coleoptera (A)	<b>33.7</b>	<b>37.6</b>	<b>23.1</b>	<b>31.5</b>	<b>18.3</b>	<b>24.3</b>	<b>19.8</b>	<b>20.8</b>	<b>21.6</b>	<b>42.3</b>	<b>25.0</b>	<b>29.6</b>	<b>32.4</b>	<b>36.7</b>	<b>25.5</b>	<b>31.6</b>	
Coleoptera (L)	1.9	1.4	4.8	2.7	0.7	0.3	2.5	1.1	0	0	0	0	0.7	3.3	2.0	2.0	
Dermaptera	0.8	0.1	1.9	0.9	0.9	0.2	2.5	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	
Diptera (A)	5.4	2.4	7.7	5.2	3.4	2.3	6.6	4.1	1.7	0.9	5.0	2.5	2.4	2.9	7.1	4.1	
Diptera (L)	0	0	0	0	0.2	0.003	0.8	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hemiptera	8.9	1.4	9.6	6.6	<b>16.0</b>	3.3	11.6	10.3	<b>24.0</b>	<b>12.9</b>	<b>10.0</b>	<b>15.6</b>	8.4	4.2	13.3	8.6	
Hymenoptera (Formicidae)	<b>17.1</b>	1.6	<b>13.5</b>	<b>10.7</b>	<b>30.0</b>	7.7	<b>18.2</b>	<b>18.6</b>	<b>16.1</b>	7.5	<b>19.0</b>	<b>14.2</b>	<b>28.4</b>	8.4	<b>20.4</b>	<b>19.0</b>	
Hymenoptera (Otros)	<b>19.0</b>	<b>26.9</b>	<b>15.4</b>	<b>20.4</b>	11.7	<b>49.2</b>	<b>16.5</b>	<b>25.8</b>	<b>16.1</b>	<b>20.2</b>	<b>14.0</b>	<b>16.8</b>	22.3	<b>17.8</b>	<b>18.4</b>	<b>19.5</b>	

	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (A)	1.2	0.4	2.9	1.5	0.7	0.2	1.7	0.9	0	0	0	0	0.3	0.2	1.0	0.5
	Lepidoptera (L)	2.7	14.1	4.8	7.2	1.4	1.8	2.5	1.9	1.9	9.9	7.0	6.3	0.7	2.3	2.0	1.7
	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Orthoptera	1.2	5.5	1.9	2.8	2.3	5.4	5.0	4.2	1.2	1.4	5.0	2.5	2.4	<b>16.5</b>	5.1	8.0
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																	
	Gastropoda	0.4	0.04	1.0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																	
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0.5	0.005	1.7	0.7	14.1	1.3	2.0	5.8	0	0	0	0

Cuadro 3. Continuación.

Categoría de presa	Matorral xerófilo								Pastizal								
	Machos (n = 28)				Hembras (n = 33)				Machos (n = 82)				Hembras (n = 80)				
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	
Arachnida																	
	Acari	3.7	0.1	4.2	2.6	2.1	0.04	2.6	1.6	0.1	0.001	0.4	0.2	0.9	0.004	1.1	0.7
	Araneae	4.3	8.0	10.5	7.6	0.6	0.1	1.7	0.8	2.3	0.5	6.7	3.2	3.1	4.9	10.9	6.3
	Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	1.7	0.4	0.8	0.1	0.1	0.4	0.2
	Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	3.2	0.4	1.2	0	0	0	0
Chilopoda																	
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.1	0.8	0.4
Crustacea																	
	Isopoda	0.7	0.8	2.1	1.2	0.6	1.1	2.6	1.4	0.3	0.04	0.7	0.4	0.5	0.2	0.8	0.5
Diplopoda																	

	Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0.4	0.2	0	0	0	0
Insecta																	
	Coleoptera (A)	<b>15.1</b>	<b>25.4</b>	<b>20.0</b>	<b>20.2</b>	<b>24.7</b>	<b>41.0</b>	<b>25.6</b>	<b>30.4</b>	<b>24.4</b>	<b>52.9</b>	<b>25.2</b>	<b>34.2</b>	<b>18.5</b>	<b>31.6</b>	<b>21.5</b>	<b>23.9</b>
	Coleoptera (L)	4.0	3.3	1.1	2.8	4.0	4.9	3.4	4.1	0.6	0.4	1.9	1.0	0.8	0.5	2.6	1.3
	Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	1.0	1.9	1.1	0	0	0	0
	Diptera (A)	<b>13.7</b>	11.9	<b>14.7</b>	<b>13.5</b>	13.8	<b>25.5</b>	<b>15.4</b>	<b>18.2</b>	2.6	1.4	6.3	3.4	3.7	2.0	6.4	4.0
	Diptera (L)	0	0	0	0	0.4	0.1	0.9	0.5	0.6	0.02	0.4	0.3	0	0	0	0
	Hemiptera	8.4	4.6	<b>11.6</b>	8.2	<b>19.1</b>	15.3	<b>15.4</b>	16.6	19.3	<b>10.2</b>	<b>17.0</b>	<b>15.5</b>	13.5	11.3	<b>15.8</b>	<b>13.5</b>
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>35.8</b>	<b>12.5</b>	<b>17.9</b>	<b>22.1</b>	<b>27.4</b>	8.8	<b>17.9</b>	<b>18.1</b>	<b>43.0</b>	6.5	<b>21.1</b>	<b>23.5</b>	<b>53.1</b>	12.9	<b>21.1</b>	<b>29.1</b>
	Hymenoptera (Otros)	<b>11.7</b>	<b>26.1</b>	<b>10.5</b>	<b>16.1</b>	4.5	2.7	8.5	5.2	3.0	3.4	7.4	4.6	2.5	1.5	7.5	3.9
	Isoptera	0.3	0.1	1.1	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.02	0.4	0.2
	Lepidoptera (A)	0.3	4.5	1.1	2.0	0	0	0	0	0.5	1.1	1.5	1.0	0.5	0.02	1.1	0.6
	Lepidoptera (L)	0.7	0.6	1.1	0.8	0.2	0.3	0.9	0.4	0.5	4.0	1.1	1.9	0.9	0.9	3.8	1.8
	Neuroptera (A)	0.3	0.4	1.1	0.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0.3	0.04	1.1	0.5	0.2	0.1	0.9	0.4	0.1	0.1	0.4	0.2	0.3	0.2	0.8	0.4
	Orthoptera	0.7	1.5	2.1	1.4	2.1	0.2	4.3	2.2	1.9	<b>13.5</b>	6.7	7.4	1.0	<b>33.6</b>	3.8	12.8
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0.4	0.2
Mollusca																	
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.001	0.4	0.2	0.2	0.1	0.8	0.3
Otros																	
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 4. Categorías de materia orgánica e inorgánica encontradas en el contenido estomacal anual de machos y hembras de *Sceloporus grammicus*, de los cuatro tipos de vegetación analizados. Para cada categoría se muestra la frecuencia de ocurrencia y la cantidad de materia encontrada. Los tamaños de muestra pueden diferir con respecto a los de los cuadros 2 y 3, debido a que algunas lagartijas no tuvieron material identificable o solo presentaron nematodos.

Categoría	Bosque mesófilo de montaña		Bosque de pino-encino		Matorral xerófilo		Pastizal	
	Machos n = 29	Hembras n = 34	Machos n = 34	Hembras n = 35	Machos n = 29	Hembras n = 33	Machos n = 82	Hembras n = 80
Materia vegetal								
Corteza	0	0	0	0	0	0	1 (1)	0
Hojas	0	1 (2)	0	2 (2)	3 (7)	2 (3)	1 (1)	3 (6)
Flor	0	0	0	0	0	1 (1)	0	3 (3)
Tallos	0	0	0	1 (2)	0	1 (1)	2 (2)	0
Semillas	1 (35)	3 (38)	1 (1)	2 (10)	1 (7)	0	3 (29)	3 (5)
Briofitas	0	1 (1)	0	0	0	0	0	0
Planta	0	0	0	0	0	0	1 (2)	0
No identificado	2 (5)	5 (7)	6 (7)	4 (46)	4 (11)	3 (4)	9 (19)	7 (9)
Otros								
Rocas	7 (13)	2 (4)	3 (4)	4 (8)	3 (17)	6 (16)	23 (69)	20 (71)
Nematoda	5 (26)	3 (8)	7 (10)	5 (9)	6 (91)	2 (2)	8 (82)	3 (3)
Cestoda	0	0	0	0	0	0	2 (41)	0
Escamas	0	0	0	1 (1)	1 (1)	0	2 (2)	3 (4)
Dedo (lagartija)	0	0	1 (1)	0	0	0	0	0

Cuadro 5. Composición de la dieta de los morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* durante la época de lluvias en los cuatro tipos de vegetación analizados. Los morfos de color son amarillo-naranja (AN), amarillo puro (AP), azul-naranja (AZN), blanco-amarillo (BA), blanco puro (BP), blanco-naranja (BN), y naranja puro (NP). Se muestran los porcentajes del número (%N), volumen (%V), frecuencia de ocurrencia (%F), e índice de importancia relativa (%I) para cada categoría de presa. Para las categorías de presas holometabolas, se muestran adultos (A) y larvas (L). En negrita se encuentran las principales categorías cuyo porcentaje acumulado represento entre el 50% y 79% del total de presas consumidas.

Categoría de presa		Bosque mesófilo de montaña															
		Machos				Hembras											
		AZN (n = 16)				BP (n = 2)				BN (n = 4)				NP (n = 9)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																	
	Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Araneae	6.1	7.7	10.2	8.0	15.4	4.4	14.3	11.3	0	0	0	0	1.1	0.01	3.4	1.5
	Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																	
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1	1.6	3.4	2.1
Crustacea																	
	Isopoda	3.1	2.4	4.1	3.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplopoda																	
	Julida	1.0	0.9	2.0	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																	
	Coleoptera (A)	<b>40.8</b>	<b>41.3</b>	<b>28.6</b>	<b>36.9</b>	<b>30.8</b>	<b>76.9</b>	<b>28.6</b>	<b>45.4</b>	<b>61.1</b>	<b>63.2</b>	<b>42.9</b>	<b>55.7</b>	<b>25.6</b>	14.0	<b>20.7</b>	<b>20.1</b>
	Coleoptera (L)	2.0	0.1	4.1	2.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.2	0.3	6.9	3.1
	Diptera (A)	2.0	0.8	4.1	2.3	<b>15.4</b>	0.4	14.3	10.0	0	0	0	0	5.6	0.2	6.9	4.2
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hemiptera	4.1	2.2	6.1	4.1	7.7	0.4	<b>14.3</b>	7.5	16.7	31.0	14.3	<b>20.6</b>	7.8	1.9	<b>10.3</b>	6.7
	Hymenoptera (Formicidae)	14.3	2.4	<b>12.2</b>	<b>9.6</b>	<b>23.1</b>	5.3	<b>14.3</b>	<b>14.2</b>	5.6	0.06	14.3	6.6	<b>25.6</b>	4.7	<b>13.8</b>	<b>14.7</b>

	Hymenoptera (Otros)	<b>19.4</b>	20.1	<b>16.3</b>	<b>18.6</b>	7.7	12.6	<b>14.3</b>	<b>11.5</b>	16.7	5.7	<b>28.6</b>	17.0	<b>25.6</b>	<b>71.5</b>	<b>20.7</b>	<b>39.3</b>
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (A)	2.0	0.7	4.1	2.3	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1	0.3	3.4	1.6
	Lepidoptera (L)	4.1	<b>21.3</b>	6.1	<b>10.5</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Orthoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.3	5.4	6.9	5.2
Mollusca																	
	Gastropoda	1.0	0.1	2.0	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																	
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1	0.004	3.4	1.5

Cuadro 5. Continuación.

Categoría de presa		Bosque de pino-encino																			
		Machos								Hembras											
		AZN (n = 8)				NP (n = 7)				AN (n = 3)				BN (n = 8)				NP (n = 8)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																					
	Acari	1.7	0.02	5.3	2.3	0.8	0.0	4.8	1.8	0	0	0	0	0.9	0.02	3.8	1.6	0	0	0	0
	Araneae	1.7	0.2	5.3	2.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	12.7	3.8	5.8	2.6	4.2	4.8	3.8
	Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0.8	0.2	4.8	1.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																					
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																					
	Isopoda	3.4	2.8	10.5	5.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplopoda																					
	Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																					

Coleoptera (A)	<b>46.6</b>	<b>53.2</b>	<b>31.6</b>	<b>43.8</b>	<b>20.3</b>	<b>54.2</b>	<b>28.6</b>	<b>34.4</b>	<b>50.0</b>	30.3	<b>40.0</b>	<b>40.1</b>	<b>29.8</b>	<b>54.6</b>	<b>23.1</b>	<b>35.8</b>	<b>35.9</b>	<b>25.1</b>	<b>19.0</b>	<b>26.7</b>
Coleoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	16.7	<b>68.3</b>	20.0	<b>35.0</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera (A)	0	0	0	0	3.0	0.4	9.5	4.3	0	0	0	0	2.6	6.1	11.5	6.8	2.6	0.1	4.8	2.5
Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera	3.4	<b>21.4</b>	5.3	<b>10.0</b>	0.8	1.3	4.8	2.3	16.7	1.2	20.0	12.6	4.4	0.8	11.5	5.6	<b>17.9</b>	9.7	<b>19.0</b>	15.6
Hymenoptera (Formicidae)	5.2	1.0	<b>10.5</b>	5.6	12.0	9.7	<b>19.0</b>	13.6	0	0	0	0	26.3	4.5	<b>15.4</b>	<b>15.4</b>	12.8	0.6	<b>19.0</b>	10.8
Hymenoptera (Otros)	<b>29.3</b>	17.3	<b>10.5</b>	<b>19.1</b>	18.8	30.2	<b>23.8</b>	<b>24.3</b>	16.7	0.2	<b>20.0</b>	12.3	<b>34.2</b>	<b>15.6</b>	<b>26.9</b>	<b>25.6</b>	<b>20.5</b>	14.1	<b>19.0</b>	<b>17.9</b>
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.6	0.8	4.8	2.7
Lepidoptera (L)	6.9	3.9	<b>15.8</b>	8.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	5.7	3.8	3.5	0	0	0	0
Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthoptera	1.7	0.05	5.3	2.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.1	<b>45.4</b>	9.5	<b>20.0</b>
Mollusca																				
Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																				
Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	<b>43.6</b>	3.9	4.8	<b>17.4</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 5. Continuación.

Categoría de presa	Matorral xerófilo																			
	Machos										Hembras									
	AP (n = 5)				AN (n = 2)				BA (n = 5)				AP (n = 4)				BA (n = 14)			
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																				
Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Araneae	0	0	0	0	8.3	2.6	16.7	9.2	9.4	<b>35.3</b>	<b>15.0</b>	<b>19.9</b>	0	0	0	0	1.3	0.1	3.7	1.7
Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Chilopoda																					
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Crustacea																					
	Isopoda	0	0	0	0	0	0	0	3.1	1.9	5.0	3.4	3.2	0.4	8.3	4.0	0.9	2.0	3.7	2.2	
Diplopoda																					
	Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Insecta																					
	Coleoptera (A)	<b>37.1</b>	<b>70.5</b>	<b>36.4</b>	<b>48.0</b>	8.3	<b>46.5</b>	<b>16.7</b>	<b>23.8</b>	<b>28.1</b>	6.5	<b>20.0</b>	<b>18.2</b>	<b>48.4</b>	<b>50.6</b>	<b>33.3</b>	<b>44.1</b>	<b>29.6</b>	<b>57.3</b>	<b>25.9</b>	<b>37.6</b>
	Coleoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7.7	9.9	5.6	7.7
	Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diptera (A)	14.3	6.5	9.1	10.0	<b>16.7</b>	3.4	<b>16.7</b>	12.2	6.3	2.0	10.0	6.1	12.9	0.9	<b>16.7</b>	10.1	12.0	<b>17.5</b>	<b>14.8</b>	<b>14.8</b>
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0.3	1.9	1.0
	Hemiptera	2.9	5.0	9.1	5.6	16.7	11.2	<b>16.7</b>	<b>14.8</b>	9.4	1.5	<b>15.0</b>	8.6	<b>19.4</b>	47.3	<b>16.7</b>	<b>27.8</b>	<b>19.7</b>	2.6	13.0	<b>11.8</b>
Hymenoptera (Formicidae)		11.4	0.1	9.1	6.9	<b>41.7</b>	<b>26.7</b>	<b>16.7</b>	<b>28.3</b>	<b>28.1</b>	1.0	<b>15.0</b>	<b>14.7</b>	9.7	0.5	8.3	6.2	<b>18.9</b>	4.5	<b>14.8</b>	<b>12.7</b>
Hymenoptera (Otros)		<b>28.6</b>	17.3	<b>18.2</b>	<b>21.3</b>	0	0	0	0	6.3	1.7	10.0	6.0	3.2	0.2	8.3	3.9	7.7	5.4	13.0	8.7
	Isoptera	2.9	0.5	9.1	4.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	3.1	<b>43.9</b>	5.0	<b>17.3</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	6.3	6.1	5.0	5.8	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	2.9	0.2	9.1	4.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.2	1.9	0.8
	Orthoptera	0	0	0	0	8.3	9.7	16.7	11.6	0	0	0	0	3.2	0.2	8.3	3.9	0.9	0.2	1.9	1.0
Mollusca																					
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																					
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 5. Continuación.



Categoría de presa	Pastizal																							
	Machos												Hembras											
	AP (n = 10)				AN (n = 9)				BA (n = 23)				NP (n = 6)				AP (n = 20)				BA (n = 19)			
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																								
Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.4	0.01	3.0	2.1	0	0	0	0
Araneae	3.3	0.3	8.0	3.9	1.4	0.01	3.2	1.5	1.7	0.1	7.5	3.1	1.6	1.2	5.3	2.7	3.0	3.7	9.1	5.3	4.8	7.7	<b>15.4</b>	9.3
Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	5.8	1.3	2.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	1.9	1.0
Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones	0	0	0	0	2.7	13.2	3.2	6.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																								
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.2	1.5	0.7	0	0	0	0
Crustacea																								
Isopoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplopoda																								
Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																								
Coleoptera (A)	<b>43.3</b>	<b>42.2</b>	<b>36.0</b>	<b>40.5</b>	<b>51.4</b>	<b>77.9</b>	<b>29.0</b>	<b>52.7</b>	<b>26.8</b>	<b>45.6</b>	<b>23.8</b>	<b>32.0</b>	<b>39.7</b>	<b>88.0</b>	<b>31.6</b>	<b>53.1</b>	<b>29.4</b>	<b>64.2</b>	<b>21.2</b>	<b>38.3</b>	19.6	<b>23.5</b>	<b>28.8</b>	<b>24.0</b>
Coleoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.04	1.3	0.5	1.6	0.2	5.3	2.3	0.4	0.2	1.5	0.7	1.6	1.0	5.8	2.8
Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	2.4	2.5	1.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera (A)	1.7	0.1	4.0	1.9	1.4	0.003	3.2	1.5	2.0	2.2	5.0	3.1	1.6	0.1	5.3	2.3	3.0	3.9	4.5	3.8	0.5	0.02	1.9	0.8
Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	1.7	0.1	1.3	1.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera	<b>23.3</b>	<b>30.2</b>	<b>16.0</b>	<b>23.2</b>	13.5	3.6	<b>19.4</b>	<b>12.1</b>	<b>35.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.0</b>	<b>21.7</b>	14.3	0.4	<b>15.8</b>	10.2	10.6	17.4	<b>15.2</b>	14.4	11.1	3.5	<b>19.2</b>	11.3
Hymenoptera (Formicidae)	21.7	0.3	<b>20.0</b>	14.0	<b>17.6</b>	0.2	<b>19.4</b>	<b>12.4</b>	23.6	3.2	<b>21.3</b>	<b>16.0</b>	<b>38.1</b>	9.8	<b>26.3</b>	<b>24.7</b>	<b>43.8</b>	5.6	<b>25.8</b>	<b>25.0</b>	<b>57.1</b>	11.2	<b>13.5</b>	<b>27.3</b>
Hymenoptera (Otros)	5.0	0.2	12.0	5.7	5.4	0.3	6.5	4.1	4.3	3.1	<b>10.0</b>	5.8	1.6	0.1	5.3	2.3	3.0	1.3	9.1	4.5	2.6	0.2	5.8	2.9
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera (A)	0	0	0	0	1.4	0.003	3.2	1.5	0.6	3.0	2.5	2.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera (L)	0	0	0	0	1.4	2.0	3.2	2.2	0.9	<b>11.7</b>	1.3	4.6	0	0	0	0	2.1	1.5	7.6	3.7	1.1	0.9	3.8	1.9

	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.2	1.3	0.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Orthoptera	1.7	26.6	4.0	10.8	4.1	2.8	9.7	5.5	1.4	7.6	5.0	4.7	1.6	0.3	5.3	2.4	0.9	2.0	1.5	1.5	1.1	<b>51.6</b>	3.8	<b>18.8</b>
Mollusca																									
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.005	1.3	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																									
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 6. Composición de la dieta de los morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* durante la época de secas en los cuatro tipos de vegetación analizados. Los morfos de color son amarillo-naranja (AN), amarillo puro (AP), azul-naranja (AZN), blanco-amarillo (BA), blanco puro (BP), blanco-naranja (BN), y naranja puro (NP). Se muestran los porcentajes del número (%N), volumen (%V), frecuencia de ocurrencia (%F), e índice de importancia relativa (%I) para cada categoría de presa. Para las categorías de presas holometabolos, se muestran adultos (A) y larvas (L). En negrita se encuentran las principales categorías cuyo porcentaje acumulado represento entre el 50% y 79% del total de presas consumidas.

Categoría de presa		Bosque mesófilo de montaña															
		Machos				Hembras											
		AZN (n = 13)				BP (n = 3)				BN (n = 6)				NP (n = 9)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																	
	Acari	0.6	0.0001	1.8	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Araneae	1.9	0.1	3.6	1.9	2.2	0.1	6.3	2.8	6.9	<b>21.0</b>	<b>14.3</b>	<b>14.1</b>	<b>21.2</b>	7.3	4.9	11.1
Chilopoda																	
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																	
	Isopoda	3.8	7.3	5.5	5.5	10.9	5.8	12.5	9.7	0	0	0	0	0.9	1.3	4.9	2.4
Diplopoda																	
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																	
	Coleoptera (A)	<b>29.4</b>	<b>35.5</b>	<b>18.2</b>	<b>27.7</b>	<b>37.0</b>	<b>52.1</b>	<b>18.8</b>	<b>35.9</b>	13.8	4.2	<b>14.3</b>	10.8	8.0	<b>43.2</b>	<b>17.1</b>	<b>22.8</b>
	Coleoptera (L)	1.9	2.2	5.5	3.2	0	0	0	0	0	0	0	0	1.4	1.2	7.3	3.3
	Dermaptera	1.3	0.1	3.6	1.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0.02	2.4	1.1
	Diptera (A)	7.5	3.3	10.9	7.2	4.3	1.7	<b>12.5</b>	6.2	3.4	7.0	4.8	5.1	1.9	6.3	4.9	4.4
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.01	2.4	1.0
	Hemiptera	11.9	0.9	<b>12.7</b>	8.5	<b>13.0</b>	1.8	<b>12.5</b>	9.1	<b>31.0</b>	2.5	9.5	<b>14.4</b>	16.5	3.6	<b>12.2</b>	10.8
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>18.8</b>	1.2	<b>14.5</b>	<b>11.5</b>	<b>17.4</b>	1.4	<b>18.8</b>	<b>12.5</b>	<b>20.7</b>	9.9	<b>23.8</b>	<b>18.1</b>	<b>39.6</b>	<b>17.1</b>	<b>19.5</b>	<b>25.4</b>
	Hymenoptera (Otros)	<b>18.8</b>	<b>30.6</b>	<b>14.5</b>	<b>21.3</b>	4.3	0.5	6.3	3.7	13.8	<b>32.7</b>	<b>14.3</b>	<b>20.3</b>	6.6	<b>16.5</b>	<b>17.1</b>	<b>13.4</b>
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (A)	0.6	0.2	1.8	0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0.3	2.4	1.2

	Lepidoptera (L)	1.9	10.2	3.6	5.2	6.5	36.4	6.3	<b>16.4</b>	5.2	7.4	9.5	7.4	0	0	0	0
	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Orthoptera	1.9	8.4	3.6	4.6	4.3	0.3	6.3	3.6	3.4	<b>15.3</b>	4.8	7.8	1.4	3.1	4.9	3.1
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																	
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																	
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	1.7	0.03	4.8	2.2	0	0	0	0

Cuadro 6. Continuación.

Categoría de presa		Bosque de pino-encino																			
		Machos								Hembras											
		AZN (n = 15)				NP (n = 2)				AN (n = 3)				BN (n = 7)				NP (n = 6)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																					
	Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Araneae	2.3	2.2	7.5	4.0	16.7	17.8	28.6	21.0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.4	0.2	5.0	2.5
Chilopoda																					
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																					
	Isopoda	0.5	4.3	1.9	2.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.9	11.4	5.0	7.1
Diplopoda																					
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																					
	Coleoptera (A)	14.5	<b>25.2</b>	<b>20.8</b>	<b>20.2</b>	<b>41.7</b>	<b>61.3</b>	<b>28.6</b>	<b>43.9</b>	29.8	<b>47.8</b>	<b>25.0</b>	<b>34.2</b>	<b>32.7</b>	33.1	<b>27.8</b>	<b>31.2</b>	<b>36.6</b>	11.0	<b>30.0</b>	<b>25.9</b>
	Coleoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.0	4.4	5.6	4.0	0	0	0	0
	Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diptera (A)	1.4	2.0	5.7	3.0	0	0	0	0	2.1	0.3	12.5	5.0	0	0	0	0	4.9	4.4	10.0	6.4
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hemiptera	<b>45.3</b>	<b>16.8</b>	<b>15.1</b>	<b>25.7</b>	0	0	0	0	2.1	0.1	12.5	4.9	<b>20.4</b>	9.4	<b>16.7</b>	<b>15.5</b>	2.4	0.2	5.0	2.5

Hymenoptera (Formicidae)	<b>20.6</b>	10.2	<b>20.8</b>	<b>17.2</b>	<b>33.3</b>	3.7	<b>28.6</b>	<b>21.9</b>	<b>61.7</b>	<b>32.3</b>	<b>25.0</b>	<b>39.7</b>	16.3	0.5	<b>27.8</b>	14.9	<b>29.3</b>	<b>37.7</b>	<b>25.0</b>	<b>30.6</b>
Hymenoptera (Otros)	11.7	14.5	<b>13.2</b>	13.1	0	0	0	0	4.3	19.5	<b>25.0</b>	16.3	<b>22.4</b>	<b>51.3</b>	11.1	<b>28.3</b>	12.2	13.7	10.0	12.0
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera (L)	1.9	<b>21.8</b>	7.5	10.4	0	0	0	0	0	0	0	0	2.0	1.3	5.6	3.0	0	0	0	0
Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthoptera	1.4	3.0	5.7	3.4	8.3	17.2	14.3	13.3	0	0	0	0	4.1	0.04	5.6	3.2	7.3	<b>21.5</b>	10.0	<b>13.0</b>
Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																				
Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																				
Huevos (Arachnida / Insecta)	0.5	0.02	1.9	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 6. Continuación.

Categoría de presa		Matorral xerófilo																			
		Machos										Hembras									
		AP (n = 8)				AN (n = 2)				BA (n = 6)				AP (n = 2)				BA (n = 13)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																					
	Acari	11.8	0.2	11.1	7.7	11.8	1.1	16.7	9.8	0	0	0	0	0	0	0	0	5.3	0.1	6.4	3.9
	Araneae	3.9	2.4	11.1	5.8	0	0	0	0	4.7	9.2	12.5	8.8	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																					
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																					
	Isopoda	1.3	3.0	3.7	2.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplopoda																					
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																					
	Coleoptera (A)	<b>13.2</b>	<b>27.7</b>	<b>18.5</b>	<b>19.8</b>	0	0	0	0	9.4	1.6	<b>20.8</b>	<b>10.6</b>	<b>27.8</b>	<b>38.9</b>	<b>25.0</b>	<b>30.6</b>	14.4	10.8	<b>23.4</b>	16.2
	Coleoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	9.4	8.3	4.2	7.3	0	0	0	0	0.5	0.2	2.1	1.0

	Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diptera (A)	<b>23.7</b>	<b>46.9</b>	<b>18.5</b>	<b>29.7</b>	<b>41.2</b>	32.7	<b>16.7</b>	<b>30.2</b>	5.5	1.7	<b>16.7</b>	7.9	22.2	30.0	25.0	25.7	15.4	<b>50.5</b>	14.9	<b>26.9</b>		
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hemiptera	14.5	11.0	7.4	11.0	<b>23.5</b>	14.2	<b>33.3</b>	<b>23.7</b>	3.1	0.7	8.3	4.1	0	0	0	0	<b>20.2</b>	<b>19.4</b>	<b>19.1</b>	<b>19.6</b>		
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>26.3</b>	8.4	<b>25.9</b>	<b>20.2</b>	17.6	2.1	<b>16.7</b>	12.1	<b>52.0</b>	<b>22.6</b>	<b>16.7</b>	<b>30.4</b>	<b>50.0</b>	<b>31.1</b>	<b>50.0</b>	<b>43.7</b>	<b>38.8</b>	17.8	<b>21.3</b>	<b>26.0</b>		
	Hymenoptera (Otros)	5.3	0.4	3.7	3.1	0	0	0	0	<b>15.0</b>	<b>54.9</b>	<b>16.7</b>	<b>28.9</b>	0	0	0	0	1.1	0.1	4.3	1.8		
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.9	2.1	1.2		
	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8	1.0	4.2	2.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Orthoptera	0	0	0	0	5.9	<b>49.9</b>	16.7	<b>24.1</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	3.7	0.1	6.4	3.4		
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																							
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																							
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 6. Continuación.

Categoría de presa		Pastizal																							
		Machos																Hembras							
		AP (n = 10)				AN (n = 5)				BA (n = 15)				NP (n = 4)				AP (n = 15)				BA (n = 26)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																									
	Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.01	1.8	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Araneae	5.3	1.5	<b>15.2</b>	7.3	9.7	0.2	5.9	5.3	0.8	1.5	3.6	2.0	0	0	0	0	1.2	1.0	8.2	3.5	4.0	5.8	<b>11.2</b>	7.0
Chilopoda																									
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.5	2.0	1.0	0	0	0	0
Crustacea																									
	Isoptoda	0	0	0	0	3.2	0.3	5.9	3.1	0.8	0.1	1.8	0.9	0	0	0	0	0.3	0.2	2.0	0.8	1.2	0.8	1.0	1.0

Diplopoda																									
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.5	1.8	0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																									
	Coleoptera (A)	10.7	<b>26.5</b>	<b>15.2</b>	<b>17.4</b>	<b>35.5</b>	<b>55.7</b>	<b>23.5</b>	<b>38.2</b>	13.4	<b>22.4</b>	<b>23.6</b>	<b>19.8</b>	21.2	<b>40.9</b>	<b>30.0</b>	<b>30.7</b>	17.8	11.0	<b>24.5</b>	17.8	12.1	12.3	<b>16.3</b>	<b>13.6</b>
	Coleoptera (L)	0	0	0	0	3.2	0.6	5.9	3.2	1.2	3.6	3.6	2.8	0	0	0	0	0.6	0.1	2.0	0.9	0.7	0.5	2.0	1.1
	Dermaptera	0.6	0.9	3.0	1.5	3.2	0.7	5.9	3.3	0.4	0.7	1.8	1.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diptera (A)	3.0	5.1	9.1	5.7	3.2	0.1	5.9	3.1	4.3	0.7	10.9	5.3	0	0	0	0	5.6	2.0	6.1	4.6	4.2	1.6	10.2	5.3
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hemiptera	5.3	2.1	12.1	6.5	12.9	15.6	<b>17.6</b>	<b>15.4</b>	11.8	15.2	<b>21.8</b>	<b>16.3</b>	7.7	2.7	20.0	10.1	9.3	4.5	<b>16.3</b>	10.1	<b>19.6</b>	<b>16.2</b>	<b>14.3</b>	<b>16.7</b>
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>68.0</b>	17.0	<b>21.2</b>	<b>35.4</b>	<b>22.6</b>	0.1	<b>17.6</b>	<b>13.4</b>	<b>63.8</b>	<b>22.8</b>	<b>18.2</b>	<b>34.9</b>	<b>69.2</b>	15.9	<b>40.0</b>	<b>41.7</b>	<b>61.4</b>	21.5	<b>22.4</b>	<b>35.1</b>	<b>50.0</b>	<b>18.8</b>	<b>21.4</b>	<b>30.1</b>
	Hymenoptera (Otros)	3.6	1.4	9.1	4.7	3.2	26.5	5.9	11.9	0.8	0.7	3.6	1.7	0	0	0	0	1.9	3.6	8.2	4.5	2.7	2.0	7.1	3.9
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.1	1.0	0.4
	Lepidoptera (A)	1.2	1.2	3.0	1.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	0.1	3.1	1.5
	Lepidoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.1	1.8	0.8	0	0	0	0	0.3	0.1	2.0	0.8	0.5	0.4	2.0	1.0
	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.0	1.0	2.0	1.3
	Orthoptera	2.4	<b>44.3</b>	12.1	<b>19.6</b>	3.2	0.2	5.9	3.1	1.6	<b>31.7</b>	5.5	12.9	1.9	<b>40.5</b>	10.0	17.5	1.2	<b>55.4</b>	6.1	<b>20.9</b>	1.0	<b>39.9</b>	4.1	<b>15.0</b>
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.4	1.0	0.6
Mollusca																									
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.2	2.0	0.9
Otros																									
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 7. Composición anual de la dieta de los morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus*, de los cuatro tipos de vegetación analizados. Los morfos de color corresponden a los de los cuadros 5 y 6. Se muestran los porcentajes del número (%N), volumen (%V), frecuencia de ocurrencia (%F), e índice de importancia relativa (%I) para cada categoría de presa. Para las categorías de presas holometabolos, se muestran adultos (A) y larvas (L). En negrita se encuentran las principales categorías cuyo porcentaje acumulado represento entre el 49% y 84% del total de presas consumidas.

Categoría de presa		Bosque mesófilo de montaña															
		Machos				Hembras											
		AZN (n = 29)				BP (n = 5)				BN (n = 10)				NP (n = 18)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																	
	Acari	0.4	0.00003	1.0	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Araneae	3.5	2.8	6.7	4.3	5.1	2.3	8.7	5.3	5.3	<b>15.7</b>	10.7	10.5	<b>15.2</b>	2.0	4.3	7.2
	Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																	
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	1.2	1.4	1.0
Crustacea																	
	Isopoda	3.5	5.6	4.8	4.6	8.5	2.9	8.7	6.7	0	0	0	0	0.7	0.4	2.9	1.3
Diplopoda																	
	Julida	0.4	0.3	1.0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																	
	Coleoptera (A)	<b>33.7</b>	<b>37.6</b>	<b>23.1</b>	<b>31.5</b>	<b>35.6</b>	<b>64.7</b>	<b>21.7</b>	<b>40.7</b>	<b>25.0</b>	<b>19.2</b>	<b>21.4</b>	<b>21.9</b>	13.2	22.1	<b>18.6</b>	<b>18.0</b>
	Coleoptera (L)	1.9	1.4	4.8	2.7	0	0	0	0	0	0	0	0	1.0	0.3	4.3	1.9
	Dermaptera	0.8	0.1	1.9	0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3	0.2	4.3	1.9
	Diptera (A)	5.4	2.4	7.7	5.2	6.8	1.0	<b>13.0</b>	7.0	2.6	5.2	3.6	3.8	3.0	1.9	5.7	3.5
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.004	1.4	0.6
	Hemiptera	8.9	1.4	9.6	6.6	<b>11.9</b>	1.1	<b>13.0</b>	<b>8.7</b>	<b>27.6</b>	9.8	10.7	<b>16.0</b>	<b>13.9</b>	2.4	<b>11.4</b>	9.2
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>17.1</b>	1.6	<b>13.5</b>	<b>10.7</b>	<b>18.6</b>	3.3	<b>17.4</b>	<b>13.1</b>	<b>17.1</b>	7.4	<b>21.4</b>	<b>15.3</b>	<b>35.4</b>	8.1	<b>17.1</b>	<b>20.2</b>



Hymenoptera (Otros)	<b>19.0</b>	<b>26.9</b>	<b>15.4</b>	<b>20.4</b>	5.1	6.6	8.7	6.8	14.5	<b>25.8</b>	<b>17.9</b>	<b>19.4</b>	12.3	<b>56.3</b>	<b>18.6</b>	<b>29.0</b>
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera (A)	1.2	0.4	2.9	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1.0	0.3	2.9	1.4
Lepidoptera (L)	2.7	14.1	4.8	7.2	5.1	17.9	4.3	9.1	3.9	5.5	7.1	5.5	0	0	0	0
Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthoptera	1.2	5.5	1.9	2.8	3.4	0.1	4.3	2.6	2.6	11.4	3.6	5.9	2.0	4.8	5.7	4.2
Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																
Gastropoda	0.4	0.04	1.0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																
Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3	0.0	3.6	1.6	0.3	0.003	1.4	0.6

Cuadro 7. Continuación.

Categoría de presa	Bosque de pino-encino																			
	Machos								Hembras											
	AZN (n = 23)				NP (n = 9)				AN (n = 6)				BN (n = 15)				NP (n = 14)			
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																				
Acari	0.4	0.01	1.4	0.6	0.7	0.03	3.6	1.4	0	0	0	0	0.6	0.02	2.3	1.0	0	0	0	0
Araneae	2.2	1.4	6.9	3.5	1.4	0.4	7.1	3.0	0	0	0	0	0.6	10.2	2.3	4.4	2.5	3.0	4.9	3.5
Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0.7	0.2	3.6	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																				
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																				
Isopoda	1.1	3.7	4.2	3.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.5	3.4	2.4	2.8

Diplopoda																					
	Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																					
	Coleoptera (A)	<b>21.3</b>	<b>36.3</b>	<b>23.6</b>	<b>27.1</b>	<b>22.1</b>	<b>54.4</b>	<b>28.6</b>	<b>35.0</b>	32.1	<b>39.8</b>	<b>30.8</b>	<b>34.2</b>	<b>30.7</b>	<b>50.3</b>	<b>25.0</b>	<b>35.3</b>	<b>36.3</b>	<b>21.0</b>	<b>24.4</b>	<b>27.2</b>
	Coleoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	1.9	<b>31.1</b>	7.7	13.6	0.6	0.9	2.3	1.3	0	0	0	0
	Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diptera (A)	1.1	1.2	4.2	2.2	2.8	0.4	7.1	3.4	1.9	0.2	7.7	3.3	1.8	4.9	6.8	4.5	3.8	1.4	7.3	4.1
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hemiptera	<b>36.4</b>	<b>18.6</b>	<b>12.5</b>	<b>22.5</b>	0.7	1.3	3.6	1.9	3.8	0.6	15.4	6.6	9.2	2.5	13.6	8.5	10.0	6.9	12.2	9.7
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>17.3</b>	6.6	<b>18.1</b>	<b>14.0</b>	13.8	9.5	<b>21.4</b>	14.9	<b>54.7</b>	17.6	15.4	<b>29.2</b>	23.3	3.7	<b>20.5</b>	<b>15.8</b>	<b>21.3</b>	11.5	<b>22.0</b>	<b>18.2</b>
	Hymenoptera (Otros)	15.4	<b>15.6</b>	<b>12.5</b>	<b>14.5</b>	17.2	29.5	<b>17.9</b>	<b>21.5</b>	5.7	10.7	<b>23.1</b>	13.1	<b>30.7</b>	<b>22.7</b>	<b>20.5</b>	<b>24.6</b>	<b>16.3</b>	<b>14.0</b>	<b>14.6</b>	15.0
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3	0.6	2.4	1.4
	Lepidoptera (L)	2.9	14.7	9.7	9.1	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	4.8	4.5	3.5	0	0	0	0
	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Orthoptera	1.5	1.9	5.6	3.0	0.7	0.4	3.6	1.5	0	0	0	0	1.2	0.01	2.3	1.2	6.3	<b>38.3</b>	9.8	<b>18.1</b>
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																					
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																					
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0.4	0.01	1.4	0.6	<b>40.0</b>	3.8	3.6	<b>15.8</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 7. Continuación.

Categoría de presa	Matorral xerófilo																				
	Machos										Hembras										

		AP (n = 13)				AN (n = 4)				BA (n = 11)				AP (n = 6)				BA (n = 27)			
		%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I
Arachnida																					
	Acari	8.1	0.1	7.7	5.3	6.9	0.2	8.3	5.2	0	0	0	0	0	0	0	0	2.4	0.05	3.0	1.8
	Araneae	2.7	1.1	7.7	3.8	3.4	2.0	8.3	4.6	5.7	<b>14.6</b>	<b>13.6</b>	11.3	0	0	0	0	0.7	0.1	2.0	0.9
	Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Scorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																					
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																					
	Isopoda	0.9	1.4	2.6	1.6	0	0	0	0	0.6	0.4	2.3	1.1	2.0	0.3	6.3	2.9	0.5	1.2	2.0	1.2
Diplopoda																					
	Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																					
	Coleoptera (A)	<b>20.7</b>	<b>51.0</b>	<b>23.1</b>	<b>31.6</b>	3.4	<b>36.7</b>	8.3	<b>16.2</b>	<b>13.2</b>	2.6	<b>20.5</b>	<b>12.1</b>	<b>40.8</b>	<b>48.8</b>	<b>31.3</b>	<b>40.3</b>	<b>22.8</b>	<b>39.0</b>	<b>24.8</b>	<b>28.9</b>
	Coleoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	7.5	6.6	2.3	5.5	0	0	0	0	4.5	6.1	4.0	4.9
	Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diptera (A)	<b>20.7</b>	<b>24.9</b>	<b>15.4</b>	<b>20.3</b>	<b>31.0</b>	9.6	<b>16.7</b>	<b>19.1</b>	5.7	1.7	<b>13.6</b>	7.0	16.3	5.5	<b>18.8</b>	13.5	13.5	<b>30.4</b>	<b>14.9</b>	<b>19.6</b>
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.2	1.0	0.5
	Hemiptera	10.8	7.7	7.7	8.7	20.7	11.8	<b>25.0</b>	<b>19.2</b>	4.4	0.9	11.4	5.5	12.2	39.8	12.5	<b>21.5</b>	<b>20.0</b>	9.2	<b>15.8</b>	15.0
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>21.6</b>	3.9	<b>20.5</b>	<b>15.3</b>	<b>27.6</b>	<b>21.5</b>	<b>16.7</b>	<b>21.9</b>	<b>47.2</b>	<b>18.2</b>	<b>15.9</b>	<b>27.1</b>	<b>24.5</b>	5.3	<b>18.8</b>	16.2	<b>27.8</b>	9.7	<b>17.8</b>	<b>18.4</b>
	Hymenoptera (Otros)	12.6	9.6	10.3	10.8	0	0	0	0	13.2	<b>44.0</b>	<b>13.6</b>	<b>23.6</b>	2.0	0.2	6.3	2.8	4.8	3.3	8.9	5.7
	Isoptera	0.9	0.3	2.6	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	9.0	2.3	4.0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepidoptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3	1.2	2.3	1.6	0	0	0	0	0.2	0.3	1.0	0.5

	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0.8	2.3	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0.9	0.1	2.6	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.1	1.0	0.4
	Orthoptera	0	0	0	0	6.9	<b>18.1</b>	16.7	13.9	0	0	0	0	2.0	0.2	6.3	2.8	2.1	0.2	4.0	2.1
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																					
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Otros																					
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 7. Continuación.

Categoría de presa	Pastizal																								
	Machos												Hembras												
	AP (n = 20)				AN (n = 14)				BA (n = 38)				NP (n = 10)				AP (n = 35)				BA (n = 45)				
	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	%N	%V	%F	%I	
Arachnida																									
	Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.002	0.7	0.3	0	0	0	0	1.4	0.01	1.7	1.1	0.3	0.004	0.7	0.3
	Araneae	4.8	1.2	12.1	6.0	3.8	0.1	4.2	2.7	1.3	0.5	5.9	2.6	0.9	1.1	3.4	1.8	2.0	2.8	8.7	4.5	4.2	6.7	<b>12.7</b>	7.9
	Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	4.3	0.7	1.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.2	0.7	0.4
	Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Scorpiones	0	0	0	0	1.9	9.9	2.1	4.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chilopoda																									
	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.3	1.7	0.8	0	0	0	0
Crustacea																									
	Isopoda	0	0	0	0	1.0	0.1	2.1	1.0	0.3	0.03	0.7	0.4	0	0	0	0	0.2	0.1	0.9	0.4	0.8	0.4	0.7	0.6
Diplopoda																									
	Julida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Polydesmida	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.1	0.7	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta																									
	Coleoptera (A)	19.2	<b>31.3</b>	<b>24.1</b>	<b>24.9</b>	<b>46.7</b>	<b>72.3</b>	<b>27.1</b>	<b>48.7</b>	21.2	<b>39.6</b>	<b>23.7</b>	<b>28.1</b>	31.3	<b>83.8</b>	<b>31.0</b>	<b>48.7</b>	22.7	<b>46.6</b>	<b>22.6</b>	<b>30.6</b>	14.5	<b>18.2</b>	<b>20.7</b>	<b>17.8</b>
	Coleoptera (L)	0	0	0	0	1.0	0.1	2.1	1.1	0.7	0.9	2.2	1.3	0.9	0.2	3.4	1.5	0.5	0.1	1.7	0.8	1.0	0.8	3.3	1.7
	Dermaptera	0.4	0.7	1.7	0.9	1.0	0.2	2.1	1.1	0.5	1.9	2.2	1.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diptera (A)	2.6	3.6	6.9	4.4	1.9	0.03	4.2	2.0	3.0	1.8	7.4	4.1	0.9	0.1	3.4	1.5	4.5	3.3	5.2	4.3	3.0	0.8	7.3	3.7
	Diptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	1.0	0.05	0.7	0.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hemiptera	10.0	10.6	<b>13.8</b>	11.5	13.3	6.6	<b>18.8</b>	<b>12.9</b>	<b>25.3</b>	<b>15.0</b>	<b>17.8</b>	<b>19.4</b>	11.3	0.6	17.2	9.7	9.9	13.2	<b>15.7</b>	12.9	<b>16.9</b>	9.5	<b>16.0</b>	<b>14.1</b>
	Hymenoptera (Formicidae)	<b>55.9</b>	11.9	<b>20.7</b>	<b>29.5</b>	<b>19.0</b>	0.2	<b>18.8</b>	<b>12.7</b>	<b>40.5</b>	8.3	<b>20.0</b>	<b>22.9</b>	<b>52.2</b>	10.3	<b>31.0</b>	<b>31.2</b>	<b>54.0</b>	10.8	<b>24.3</b>	<b>29.7</b>	<b>52.3</b>	14.8	<b>18.7</b>	<b>28.6</b>
	Hymenoptera (Otros)	3.9	1.0	10.3	5.1	4.8	6.9	6.3	6.0	2.8	2.5	7.4	4.2	0.9	0.1	3.4	1.5	2.3	2.1	8.7	4.4	2.7	1.0	6.7	3.5
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.03	0.7	0.3
	Lepidoptera (A)	0.9	0.8	1.7	1.1	1.0	0.002	2.1	1.0	0.3	2.3	1.5	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	1.0	0.04	2.0	1.0
	Lepidoptera (L)	0	0	0	0	1.0	1.5	2.1	1.5	0.7	8.7	1.5	3.6	0	0	0	0	1.1	1.1	5.2	2.5	0.7	0.7	2.7	1.3
	Neuroptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Neuroptera (L)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.1	0.7	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7	0.5	1.3	0.8
	Orthoptera	2.2	<b>38.9</b>	8.6	<b>16.6</b>	3.8	2.2	8.3	4.8	1.5	<b>13.9</b>	5.2	6.9	1.7	3.9	6.9	4.2	1.1	<b>19.7</b>	3.5	8.1	1.0	<b>46.1</b>	4.0	<b>17.0</b>
	Trichoptera (A)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.2	0.7	0.3
Mollusca																									
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.003	0.7	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.1	1.3	0.6
Otros																									
	Huevos (Arachnida / Insecta)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 8. Categorías de materia orgánica e inorgánica encontradas en el contenido estomacal anual de morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* de los cuatro tipos de vegetación analizados. Para cada categoría se muestra la frecuencia de ocurrencia y la cantidad de materia encontrada. Los tamaños de muestra pueden diferir con respecto a los de los cuadros 5 al 7, debido a que algunas lagartijas no tuvieron material identificable o solo presentaron nematodos.

Categoría	Bosque mesófilo de montaña				Bosque de pino-encino				
	Machos	Hembras			Machos		Hembras		
	AZN	BP	BN	NP	AZN	NP	AN	BN	NP
	n = 29	n = 5	n = 11	n = 18	n = 25	n = 9	n = 6	n = 15	n = 14
Materia vegetal									
Corteza	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (5)
Hojas	0	0	0	1 (2)	0	0	1 (1)	1 (1)	0
Flor	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tallos	0	0	0	0	0	0	0	1 (2)	0
Semillas	1 (35)	0	1 (1)	2 (37)	1 (1)	0	1 (1)	1 (2)	0
Briofitas	0	1 (1)	0	0	0	0	0	0	0
Planta	0	0	0	0	0	0	0	0	0
No identificado	2 (5)	1 (1)	2 (3)	2 (3)	5 (6)	1 (1)	0	3 (38)	1 (8)
Otros									
Rocas	7 (13)	1 (3)	0	1 (1)	3 (4)	0	0	3 (3)	1 (5)
Nematoda	5 (26)	0	1 (1)	2 (7)	5 (8)	2 (2)	0	4 (8)	1 (1)
Cestoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Escamas	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (1)
Dedo (lagartija)	0	0	0	0	1 (1)	0	0	0	0

Cuadro 8. Continuación.

Categoría	Matorral xerófilo					Pastizal					
	Machos			Hembras		Machos				Hembras	
	AP	AN	BA	AP	BA	AP	AN	BA	NP	AP	BA
	n = 13	n = 4	n = 12	n = 6	n = 27	n = 20	n = 14	n = 38	n = 10	n = 35	n = 45
Materia vegetal											
Corteza	0	0	0	0	0	0	0	1 (1)	0	0	0
Hojas	0	2 (6)	1 (1)	0	2 (3)	0	0	0	1 (1)	1 (1)	2 (5)
Flor	0	0	0	1 (1)	0	0	0	0	0	3 (3)	0
Tallos	0	0	0	0	1 (1)	0	0	1 (1)	1 (1)	0	0
Semillas	0	1 (7)	0	0	0	0	0	1 (1)	2 (28)	1 (2)	2 (3)
Briofitas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Planta	0	0	0	0	0	0	0	1 (2)	0	0	0
No identificado	3 (8)	0	1 (3)	0	3 (4)	4 (5)	2 (3)	3 (11)	0	3 (5)	4 (4)
Otros											
Rocas	1 (4)	0	2 (13)	0	6 (16)	6 (24)	5 (10)	8 (18)	4 (17)	9 (42)	11 (29)
Nematoda	4 (52)	0	2 (39)	0	1 (2)	3 (77)	3 (3)	1 (1)	1 (1)	3 (3)	0
Cestoda	0	0	0	0	0	1 (39)	0	0	0	0	0
Escamas	0	0	1 (1)	0	0	0	0	2 (2)	0	0	3 (4)
Dedo (lagartija)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 9. Amplitud de nicho trófico entre sexos y morfos de color de *Sceloporus grammicus* en cada época de los cuatro tipos de vegetación analizados. Se muestran los valores para la época de lluvias (L), secas (S), y agrupando ambas (L + S). Los morfos de color corresponden a los de los cuadros 5 y 6, mientras que los tipos de vegetación son bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de pino-encino, matorral xerófilo (MXE), y pastizal (PAS).

	BMM			BPE			MXE			PAS		
	L	S	L + S	L	S	L + S	L	S	L + S	L	S	L + S
Machos												
Total	0.30	0.38	0.30	0.30	0.30	0.42	0.41	0.35	0.29	0.20	0.10	0.14
AZN	0.30	0.38	0.30	0.27	0.28	0.33	-	-	-	-	-	-
NP	-	-	-	0.36	0.71	0.32	-	-	-	0.30	0.30	0.23
AP	-	-	-	-	-	-	0.49	0.64	0.55	0.40	0.13	0.22
AN	-	-	-	-	-	-	0.60	0.67	0.57	0.24	0.42	0.22
BA	-	-	-	-	-	-	0.54	0.31	0.27	0.21	0.11	0.16
Hembras												
Total	0.37	0.32	0.33	0.30	0.31	0.28	0.41	0.38	0.34	0.19	0.12	0.12
BP	0.77	0.48	0.51	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BN	0.44	0.54	0.52	0.37	0.57	0.33	-	-	-	-	-	-
NP	0.38	0.29	0.30	0.49	0.44	0.44	-	-	-	-	-	-
AN	-	-	-	0.67	0.28	0.29	-	-	-	-	-	-
AP	-	-	-	-	-	-	0.39	0.83	0.45	0.24	0.14	0.17
BA	-	-	-	-	-	-	0.43	0.40	0.35	0.18	0.15	0.13



Cuadro 10. Solapamiento de nicho trófico entre machos y hembras de *Sceloporus grammicus* en cada época de los cuatro tipos de vegetación analizados. Se muestran los valores para la época de lluvias y secas por debajo y encima de la diagonal, respectivamente. Las abreviaciones corresponden a machos (BMM-M) y hembras (BMM-H) de bosque mesófilo de montaña, machos (BPE-M) y hembras (BPE-H) de bosque de pino-encino, machos (MXE-M) y hembras (MXE-H) de matorral xerófilo, machos (PAS-M) y hembras (PAS-H) de pastizal.

	BMM-M	BMM-H	BPE-M	BPE-H	MXE-M	MXE-H	PAS-M	PAS-H
BMM-M	-	0.77	0.73	0.93	0.75	0.75	0.65	0.69
BMM-H	0.94	-	0.81	0.85	0.88	0.88	0.87	0.91
BPE-M	0.75	0.75	-	0.68	0.63	0.75	0.59	0.68
BPE-H	0.93	0.99	0.75	-	0.84	0.85	0.85	0.87
MXE-M	0.92	0.97	0.70	0.93	-	0.94	0.93	0.94
MXE-H	0.85	0.89	0.61	0.82	0.92	-	0.91	0.95
PAS-M	0.79	0.85	0.55	0.78	0.85	0.95	-	0.99
PAS-H	0.68	0.79	0.47	0.73	0.83	0.77	0.83	-

Cuadro 11. Solapamiento de nicho trófico anual entre machos y hembras de *Sceloporus grammicus* de los cuatro tipos de vegetación analizados. Las abreviaciones corresponden a las del cuadro 10.

	BMM-M	BMM-H	BPE-M	BPE-H	MXE-M	MXE-H	PAS-M	PAS-H
BMM-M	-							
BMM-H	0.84	-						
BPE-M	0.84	0.84	-					
BPE-H	0.97	0.89	0.83	-				
MXE-M	0.78	0.92	0.71	0.86	-			
MXE-H	0.84	0.90	0.82	0.86	0.91	-		
PAS-M	0.77	0.94	0.78	0.86	0.91	0.93	-	
PAS-H	0.68	0.91	0.67	0.80	0.93	0.87	0.98	-

Cuadro 12. Solapamiento de nicho trófico entre morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* en cada época de los cuatro tipos de vegetación analizados. Se muestran los valores para la época de lluvias y secas por debajo y encima de la diagonal, respectivamente. Los grupos están ordenados por tipos de vegetación, sexo, y morfo. Las letras asignadas para bosque mesófilo de montaña son machos azul-naranja (A), hembras blanco puro (B), hembras blanco-naranja (C), hembras naranja puro (D); para bosque de pino-encino son machos azul-naranja (E), machos naranja puro (F), hembras amarillo-naranja (G), hembras blanco-naranja (H), hembras naranja puro (I); para matorral xerófilo son machos amarillo puro (J), machos amarillo-naranja (K), machos blanco-amarillo (L), hembras amarillo puro (M), hembras blanco-amarillo (N); y para pastizal son machos amarillo puro (O), machos amarillo-naranja (P), machos blanco-amarillo (Q), machos naranja puro (R), hembras amarillo puro (S), hembras blanco-amarillo (T).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
A	-	0.91	0.81	0.66	0.71	0.79	0.74	0.96	0.93	0.75	0.42	0.69	0.74	0.74	0.60	0.90	0.64	0.65	0.68	0.69
B	0.86	-	0.72	0.58	0.65	0.85	0.72	0.87	0.91	0.66	0.35	0.55	0.72	0.70	0.54	0.95	0.60	0.63	0.64	0.65
C	0.93	0.76	-	0.80	0.97	0.58	0.61	0.85	0.66	0.74	0.56	0.64	0.56	0.81	0.61	0.75	0.66	0.63	0.66	0.79
D	0.89	0.84	0.76	-	0.69	0.73	0.82	0.60	0.68	0.74	0.46	0.87	0.75	0.84	0.88	0.73	0.88	0.85	0.87	0.92
E	0.96	0.72	0.93	0.83	-	0.45	0.51	0.79	0.53	0.66	0.54	0.51	0.45	0.75	0.50	0.67	0.58	0.54	0.57	0.72
F	0.54	0.46	0.47	0.57	0.53	-	0.85	0.72	0.93	0.62	0.22	0.69	0.81	0.69	0.72	0.94	0.72	0.78	0.77	0.72
G	0.88	0.68	0.95	0.70	0.89	0.44	-	0.65	0.87	0.72	0.34	0.92	0.94	0.86	0.95	0.80	0.96	0.98	0.98	0.92
H	0.90	0.78	0.75	0.98	0.86	0.56	0.70	-	0.86	0.63	0.32	0.59	0.59	0.67	0.50	0.86	0.55	0.57	0.59	0.63
I	0.94	0.82	0.93	0.90	0.91	0.51	0.89	0.88	-	0.70	0.32	0.75	0.85	0.75	0.72	0.93	0.74	0.79	0.79	0.74
J	0.93	0.81	0.86	0.90	0.93	0.55	0.82	0.91	0.90	-	0.86	0.74	0.84	0.93	0.71	0.71	0.76	0.71	0.77	0.80
K	0.45	0.76	0.31	0.68	0.25	0.28	0.24	0.56	0.52	0.42	-	0.41	0.56	0.73	0.40	0.36	0.46	0.37	0.45	0.53
L	0.87	0.95	0.75	0.87	0.71	0.46	0.66	0.81	0.83	0.76	0.80	-	0.86	0.84	0.96	0.66	0.94	0.93	0.95	0.92
M	0.86	0.84	0.94	0.72	0.81	0.42	0.88	0.67	0.90	0.81	0.50	0.81	-	0.89	0.88	0.78	0.90	0.91	0.93	0.86
N	0.84	0.89	0.83	0.84	0.73	0.44	0.82	0.77	0.90	0.80	0.73	0.89	0.92	-	0.87	0.76	0.92	0.88	0.92	0.95
O	0.88	0.86	0.91	0.81	0.78	0.44	0.84	0.75	0.93	0.76	0.64	0.90	0.94	0.94	-	0.65	0.99	0.98	0.99	0.96
P	0.93	0.85	0.96	0.79	0.86	0.46	0.88	0.75	0.92	0.81	0.52	0.87	0.96	0.89	0.97	-	0.69	0.73	0.74	0.74
Q	0.69	0.75	0.73	0.74	0.58	0.35	0.69	0.65	0.84	0.60	0.74	0.83	0.81	0.91	0.93	0.81	-	0.99	1.00	0.98
R	0.82	0.88	0.78	0.83	0.67	0.43	0.69	0.77	0.82	0.70	0.78	0.95	0.83	0.90	0.94	0.91	0.87	-	1.00	0.96

S	0.75	0.86	0.64	0.83	0.58	0.42	0.54	0.77	0.74	0.64	0.86	0.95	0.71	0.84	0.85	0.80	0.81	0.97	-	0.97
T	0.59	0.75	0.43	0.76	0.39	0.35	0.35	0.69	0.59	0.48	0.90	0.87	0.51	0.72	0.71	0.63	0.74	0.89	0.96	-

---

Cuadro 13. Solapamiento de nicho trófico anual entre morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* de los cuatro tipos de vegetación analizados. Los grupos están ordenados por tipo de vegetación, sexo, y morfo. Las letras asignadas para cada grupo corresponden a las del cuadro 12.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
A	-																			
B	0.94	-																		
C	0.88	0.86	-																	
D	0.75	0.74	0.80	-																
E	0.78	0.77	0.98	0.75	-															
F	0.60	0.52	0.50	0.46	0.42	-														
G	0.77	0.80	0.68	0.87	0.60	0.48	-													
H	0.96	0.82	0.85	0.78	0.77	0.60	0.77	-												
I	0.98	0.95	0.88	0.78	0.78	0.59	0.82	0.94	-											
J	0.85	0.82	0.80	0.79	0.73	0.50	0.76	0.81	0.84	-										
K	0.46	0.54	0.59	0.69	0.59	0.24	0.58	0.42	0.49	0.82	-									
L	0.70	0.67	0.65	0.93	0.59	0.45	0.94	0.75	0.73	0.77	0.66	-								
M	0.89	0.96	0.81	0.71	0.72	0.50	0.83	0.78	0.92	0.88	0.64	0.69	-							
N	0.83	0.87	0.88	0.85	0.84	0.46	0.85	0.78	0.86	0.92	0.82	0.82	0.92	-						
O	0.68	0.72	0.68	0.92	0.62	0.42	0.97	0.70	0.74	0.74	0.67	0.96	0.74	0.85	-					
P	0.92	0.97	0.85	0.68	0.75	0.52	0.78	0.82	0.95	0.76	0.42	0.61	0.94	0.83	0.67	-				
Q	0.74	0.80	0.86	0.91	0.84	0.41	0.90	0.73	0.79	0.79	0.73	0.87	0.82	0.94	0.93	0.77	-			
R	0.76	0.82	0.74	0.88	0.67	0.46	0.99	0.74	0.82	0.76	0.62	0.91	0.84	0.89	0.98	0.80	0.95	-		
S	0.71	0.75	0.69	0.90	0.63	0.43	0.98	0.71	0.76	0.77	0.68	0.95	0.79	0.88	1.00	0.72	0.94	0.99	-	
T	0.65	0.70	0.71	0.93	0.68	0.38	0.94	0.67	0.70	0.74	0.72	0.95	0.72	0.87	0.99	0.64	0.96	0.96	0.98	-

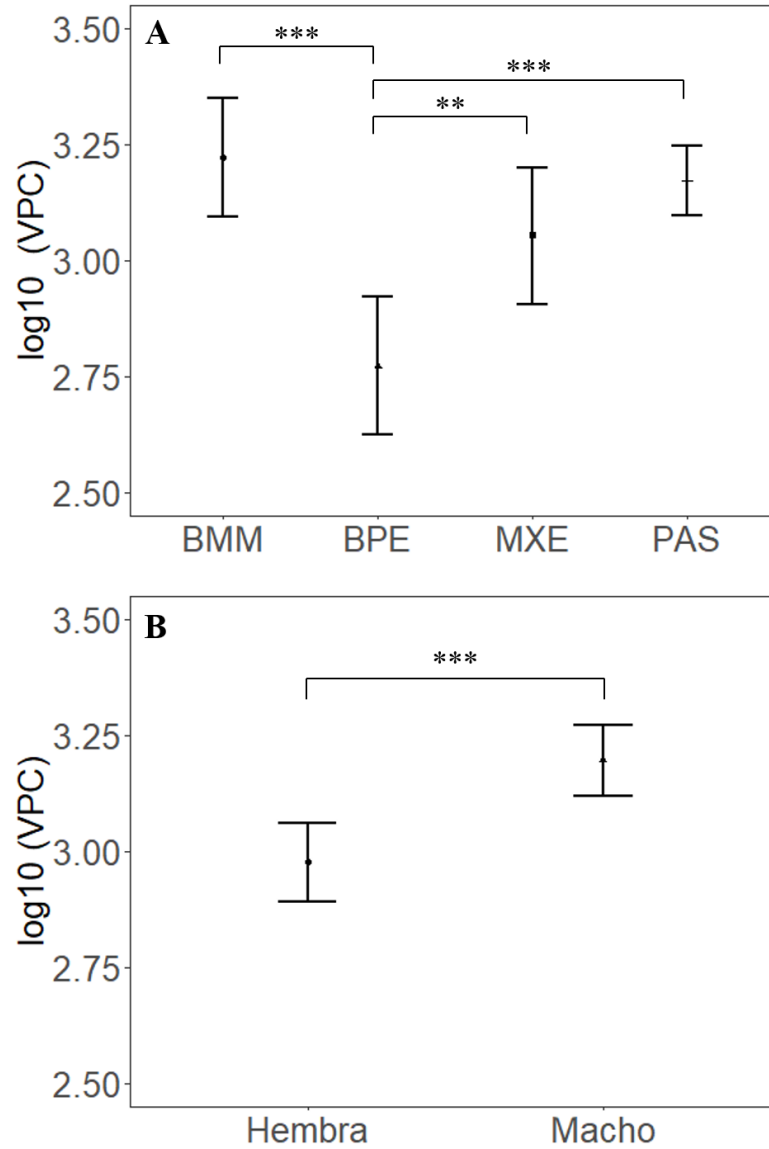


Figura 1. Variación en el volumen de presas consumidas (VPC) entre tipos de vegetación (A) y sexos (B) en *Sceloporus grammicus*. Los tipos de vegetación son bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de pino-encino (BPE), matorral xerófilo (MXE), y pastizal (PAS). Los asteriscos entre los grupos indican diferencias significativas entre ellos (\*\* $P \leq 0.01$ , \*\*\* $P \leq 0.001$ ), mientras que las barras de error representan intervalos de confianza al 95%.

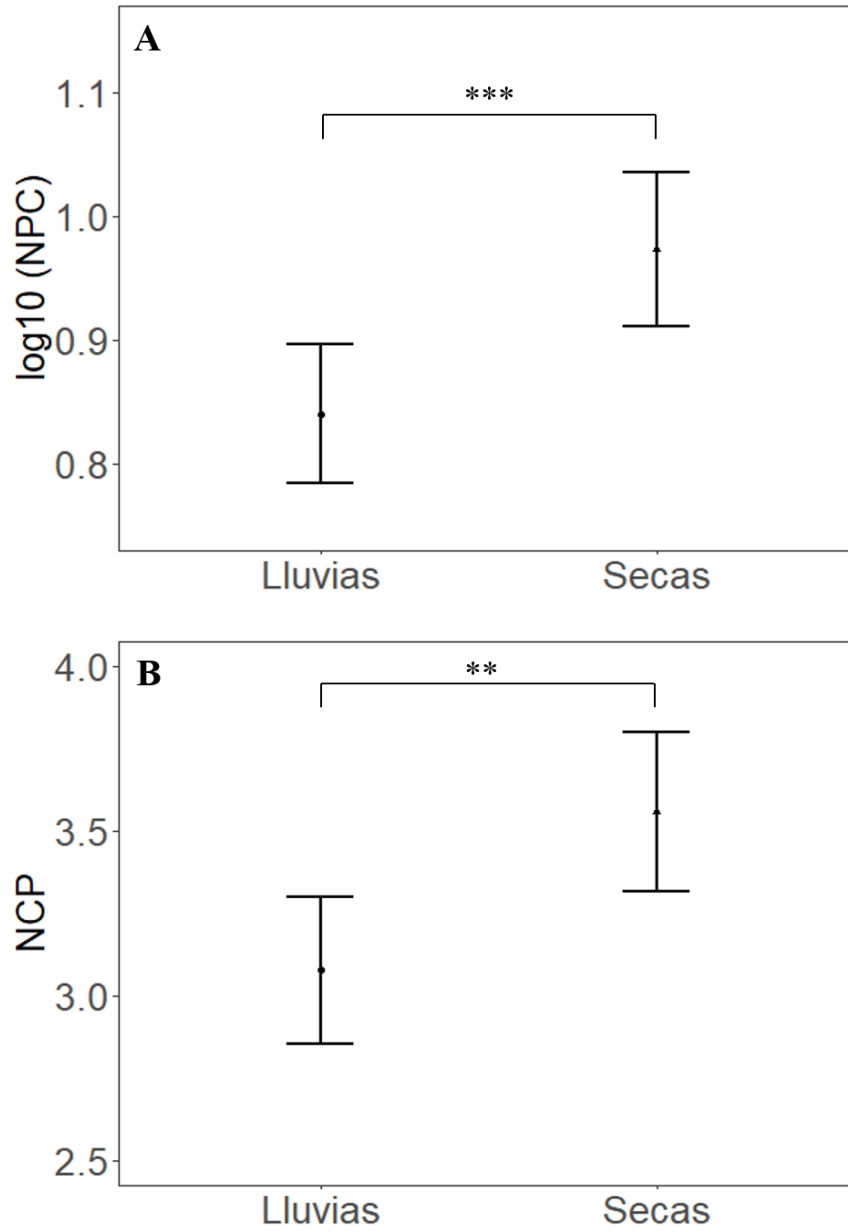


Figura 2. Estacionalidad en el número de presas consumidas (NPC, A) y el número de categorías de presas (NCP, B) en *Sceloporus grammicus*. Los asteriscos entre los grupos indican diferencias significativas entre ellos (\*\* $P \leq 0.01$ , \*\*\* $P \leq 0.001$ ), mientras que las barras de error representan intervalos de confianza al 95%.

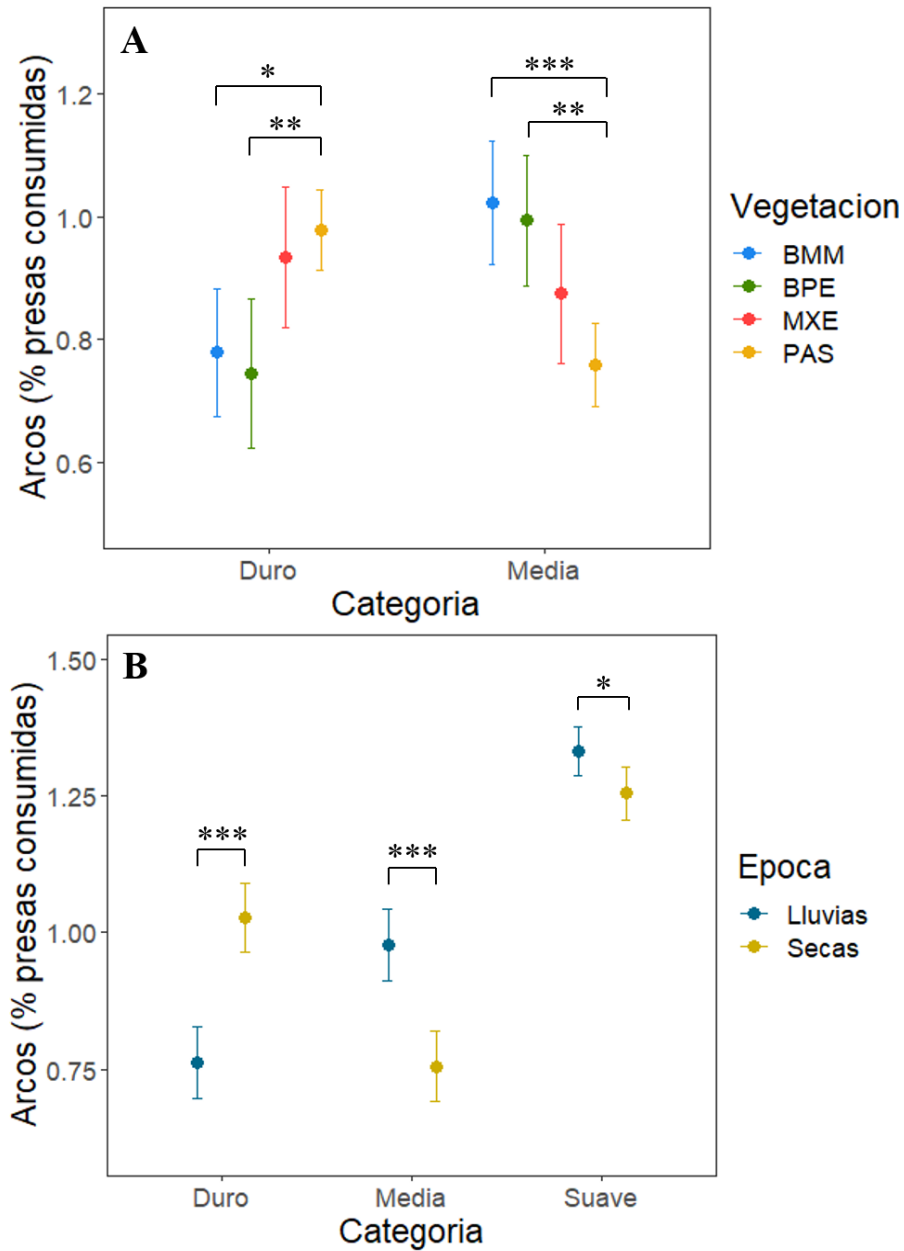


Figura 3. Divergencia entre tipos de vegetación (A) y épocas (B) en el porcentaje de presas consumidas por categoría de dureza para *Sceloporus grammicus* en el centro de México. Los asteriscos entre los grupos indican diferencias significativas entre ellos (\* $P \leq 0.05$ , \*\* $P \leq 0.01$ , \*\*\* $P \leq 0.001$ ), mientras que las barras de error representan intervalos de confianza al 95%.



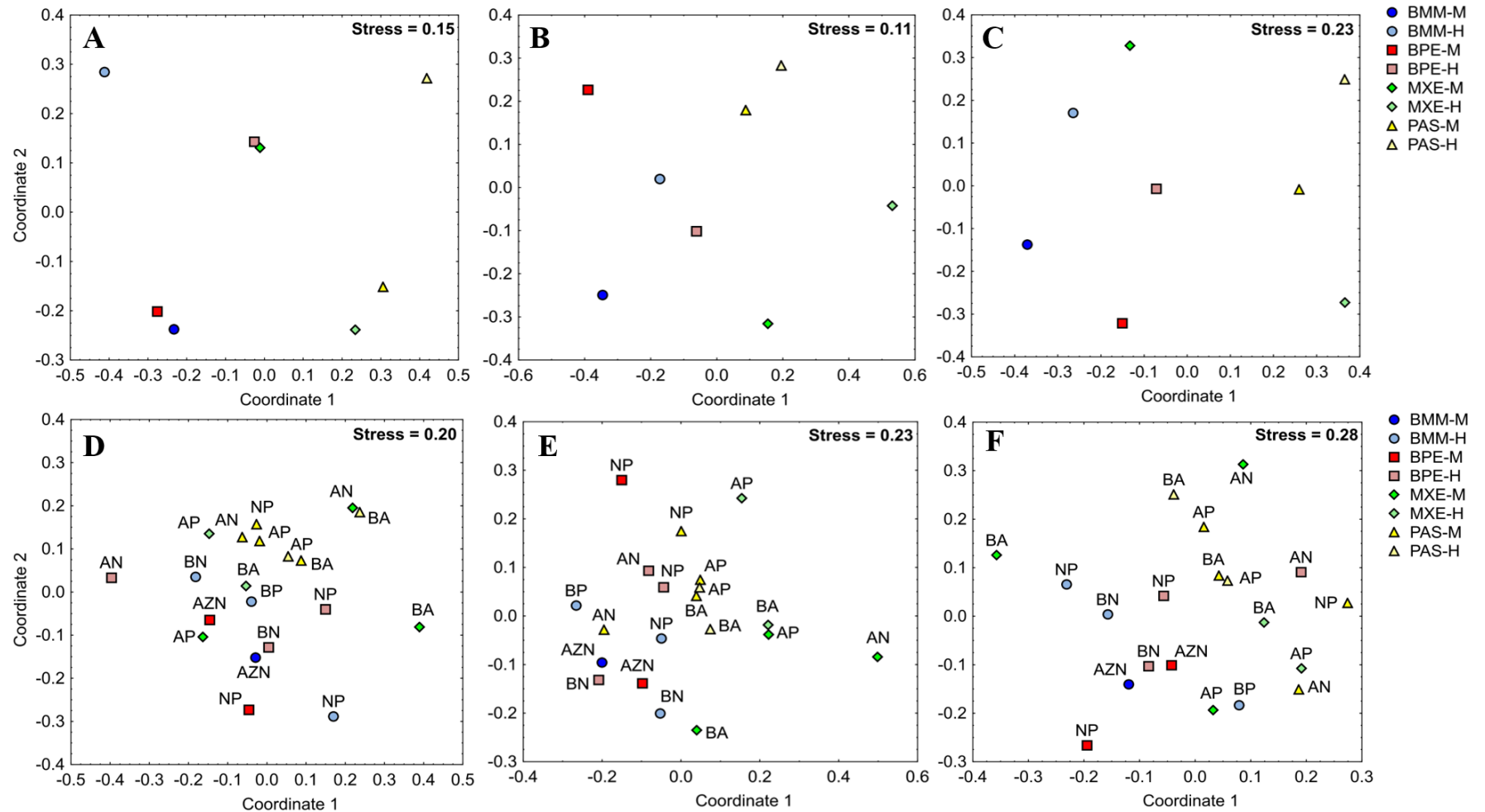


Figura 4. Ordenamiento del escalamiento multidimensional no métrico de la dieta de *Sceloporus grammicus* basado en matrices de distancias con el índice Bray-Curtis y el índice de importancia relativa de las categorías de presas consumidas de cada grupo. El panel superior muestra la variación en la dieta de machos y hembras de cada tipo de vegetación en la época de lluvias (A), secas (B), y

anualmente (C), mientras que el panel inferior muestra la dieta por morfos de color de machos y hembras de cada tipo de vegetación en lluvias (D), secas (E), y anualmente (F). Las abreviaciones de las leyendas corresponden a machos (BMM-M) y hembras (BMM-H) de bosque mesófilo de montaña, machos (BPE-M) y hembras (BPE-H) de bosque de pino-encino, machos (MXE-M) y hembras (MXE-H) de matorral xerófilo, machos (PAS-M) y hembras (PAS-H) de pastizal. Los morfos de color son amarillo-naranja (AN), amarillo puro (AP), azul-naranja (AZN), blanco-amarillo (BA), blanco puro (BP), blanco-naranja (BN), y naranja puro (NP).

Apéndice 1. Listado de categorías de dureza y contenido energético para las categorías de presas consumidas por *Sceloporus grammicus*.

Categoría de presa	Categoría de dureza	Contenido energético (Kcal/g)
Coleoptera (adulto)	Duro	5.07
Dermaptera	Duro	6.41
Gastropoda	Duro	3.50
Hymenoptera	Duro	5.02
Isopoda	Duro	4.20
Julida	Duro	3.42
Polydesmida	Duro	3.42
Scolopendromorpha	Duro	5.00
Acari	Media	5.64
Formicidae	Media	4.58
Hemiptera	Media	3.95
Orthoptera	Media	3.24
Pseudoscorpiones	Media	5.64
Scorpiones	Media	5.64
Araneae	Suave	5.64
Coleoptera (larva)	Suave	5.07
Diptera (adulto)	Suave	3.79
Diptera (larva)	Suave	3.79
Huevo	Suave	5.00
Isoptera	Suave	3.92
Lepidoptera (adulto)	Suave	5.30
Lepidoptera (larva)	Suave	5.30
Neuroptera (larva)	Suave	5.94
Neuroptera (adulto)	Suave	5.94
Opiliones	Suave	6.00
Trichoptera	Suave	6.15

Apéndice 2. Modelos lineales generalizados aplicados a las variables tróficas de las cuatro poblaciones de *Sceloporus grammicus* analizadas. Las variables son volumen de presas consumidas (VPC), número de presas consumidas (NPC), número de categorías de presas consumidas (NCP), y contenido energético (CE). Todos los modelos incluyeron la longitud hocico-cloaca como covariable. Se muestra el valor del criterio de información de Akaike ajustado a muestras pequeñas (AICc) y la diferencia del mismo entre cada modelo y aquel con mejor ajuste ( $\Delta AICc$ ). En negrita se resalta el modelo que fue seleccionado para la interpretación de los resultados de cada variable (i.e. el modelo más parsimonioso).

Variable	Modelo	AICc	$\Delta AICc$
VPC	<b>Tipo de vegetación + Sexo</b>	<b>6596.2</b>	<b>0</b>
	Morfo	6600.4	4.2
	Sexo + Morfo	6600.4	4.2
	Tipo de vegetación + Época + Sexo	6604.9	8.7
	Tipo de vegetación	6609.3	13.1
	Época + Sexo	6609.4	13.2
	Tipo de vegetación + Época	6615.2	19.0
	Sexo	6615.8	19.6
	Tipo de vegetación + Morfo	6619.9	23.8
	Tipo de vegetación + Sexo + Morfo	6619.9	23.8
	Época	6620.9	24.7
	Época + Morfo	6633.3	37.1
	Época + Sexo + Morfo	6633.3	37.1
	Tipo de vegetación + Época + Morfo	6674.7	78.5
	Tipo de vegetación + Época + Sexo + Morfo	6674.7	78.5
NPC	<b>Tipo de vegetación + Época + Morfo</b>	<b>4472.5</b>	<b>0</b>
	Tipo de vegetación + Época + Sexo + Morfo	4472.5	0
	Época + Morfo	4629.3	156.8
	Época + Sexo + Morfo	4629.3	156.8
	Tipo de vegetación + Época + Sexo	4811.0	338.5
	Tipo de vegetación + Morfo	4831.8	359.3
	Tipo de vegetación + Sexo + Morfo	4831.8	359.3
	Morfo	4997.8	525.3
	Sexo + Morfo	4997.8	525.3
	Tipo de vegetación + Época	5023.3	550.8
	Tipo de vegetación + Sexo	5108.2	635.8
	Época + Sexo	5124.3	651.8
	Época	5131.3	658.8
	Tipo de vegetación	5212.6	740.1
	Sexo	5263.8	791.3
NCP	<b>Época</b>	<b>1316.5</b>	<b>0</b>
	Sexo	1318.7	2.2

	Tipo de vegetación	1320.6	4.1
	Tipo de vegetación + Época	1325.2	8.7
	Época + Sexo	1327.0	10.5
	Tipo de vegetación + Sexo	1333.3	16.8
	Morfo	1336.6	20.1
	Sexo + Morfo	1336.6	20.1
	Tipo de vegetación + Época + Sexo	1354.0	37.5
	Tipo de vegetación + Morfo	1369.3	52.8
	Tipo de vegetación + Sexo + Morfo	1369.3	52.8
	Época + Morfo	1395.7	79.2
	Época + Sexo + Morfo	1395.7	79.2
	Tipo de vegetación + Época + Morfo	1456.8	140.3
	Tipo de vegetación + Época + Sexo + Morfo	1456.8	140.3
<b>CE</b>	<b>Época</b>	<b>2416.6</b>	<b>0</b>
	Tipo de vegetación	2422.4	5.8
	Sexo	2423.2	6.6
	Época + Sexo	2423.6	7.0
	Tipo de vegetación + Época	2424.2	7.6
	Tipo de vegetación + Sexo	2432.8	16.2
	Morfo	2433.6	17.0
	Sexo + Morfo	2433.6	17.0
	Tipo de vegetación + Época + Sexo	2449.0	32.4
	Época + Morfo	2459.3	42.7
	Época + Sexo + Morfo	2459.3	42.7
	Tipo de vegetación + Morfo	2461.1	44.5
	Tipo de vegetación + Sexo + Morfo	2461.1	44.5
	Tipo de vegetación + Época + Morfo	2535.8	119.2
	Tipo de vegetación + Época + Sexo + Morfo	2535.8	119.2

---

Apéndice 3. Modelos lineales generalizados significativos para las categorías de dureza (duro, media, y suave) de las presas consumidas por *Sceloporus gramicus*. Los parámetros de grados de libertad (gl), chi cuadrada ( $X^2$ ) y probabilidad ( $P$ ) corresponden a las pruebas de razón de verosimilitud

Modelo	gl	$X^2$	$P$
Duro = Tipo de vegetación			
Tipo de vegetación	3	463.3	< 0.001
Duro = Época			
Época	1	813.1	< 0.001
Duro = Sexo			
Sexo	1	63.4	< 0.001
Duro = Morfo			
Morfo	10	563.05	< 0.001
Duro = Tipo de vegetación + Época			
Tipo de vegetación	3	436.3	< 0.001
Época	1	839.5	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	103.0	< 0.001
Duro = Tipo de vegetación + Sexo			
Tipo de vegetación	3	436.3	< 0.001
Sexo	1	70.5	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	3	80.9	< 0.001
Duro = Tipo de vegetación + Morfo			
Tipo de vegetación	3	436.3	< 0.001
Morfo	10	134.7	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	6	355.1	< 0.001
Duro = Época + Sexo			
Época	1	813.1	< 0.001
Sexo	1	50.8	< 0.001
Duro = Época + Morfo			
Época	1	813.1	< 0.001
Morfo	10	592.8	< 0.001
Época:Morfo	10	231.4	< 0.001
Duro = Sexo + Morfo			
Sexo	1	63.35	< 0.001
Morfo	9	499.7	< 0.001
Sexo:Morfo	0	0	
Duro = Tipo de vegetación + Época + Sexo			
Tipo de vegetación	3	436.3	< 0.001
Época	1	839.5	< 0.001

Sexo	1	59.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	105.3	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	3	55.0	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Sexo	3	90.5	< 0.001
Duro = Tipo de vegetación + Sexo + Morfo			
Tipo de vegetación	3	436.3	< 0.001
Sexo	1	70.5	< 0.001
Morfo	9	64.1	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	2	53.6	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	4	301.5	< 0.001
Duro = Tipo de vegetación + Época + Morfo			
Tipo de vegetación	3	436.3	< 0.001
Época	1	839.5	< 0.001
Morfo	10	142.8	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	100.3	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	6	332.1	< 0.001
Época:Morfo	10	150.0	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Morfo	6	189.7	< 0.001
Duro = Época + Sexo + Morfo			
Época	1	813.1	< 0.001
Sexo	1	50.8	< 0.001
Morfo	9	542.0	< 0.001
Época:Morfo	9	229.4	< 0.001
Duro = Tipo de vegetación + Época + Sexo + Morfo			
Tipo de vegetación	3	436.3	< 0.001
Época	1	839.5	< 0.001
Sexo	1	59.9	< 0.001
Morfo	9	82.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	100.3	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	2	25.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	4	306.4	< 0.001
Época:Morfo	9	146.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Sexo	2	146.0	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Morfo	4	43.7	< 0.001
Media = Tipo de vegetación			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001
Media = Época			
Época	1	493.4	< 0.001
Media = Sexo			
Sexo	1	39.5	< 0.001

Media = Morfo			
Morfo	10	570.3	< 0.001
Media = Tipo de vegetación + Época			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001
Época	1	525.2	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	84.0	< 0.001
Media = Tipo de vegetación + Sexo			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001
Sexo	1	48.8	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	3	98.4	< 0.001
Media = Tipo de vegetación + Morfo			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001
Morfo	10	120.7	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	6	251.8	< 0.001
Media = Época + Sexo			
Época	1	493.43	< 0.001
Sexo	1	31.79	< 0.001
Época:Sexo	1	5.45	0.02
Media = Época + Morfo			
Época	1	493.4	< 0.001
Morfo	10	638.4	< 0.001
Época:Morfo	10	220.8	< 0.001
Media = Sexo + Morfo			
Sexo	1	39.5	< 0.001
Morfo	9	530.7	< 0.001
Media = Tipo de vegetación + Época + Sexo			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001
Época	1	525.2	< 0.001
Sexo	1	38.3	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	93.1	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	3	100.3	< 0.001
Época:Sexo	1	20.8	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Sexo	3	29.5	< 0.001
Media = Tipo de vegetación + Sexo + Morfo			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001
Sexo	1	48.8	< 0.001
Morfo	9	71.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	2	89.6	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	4	162.2	< 0.001
Media = Tipo de vegetación + Época + Morfo			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001



Época	1	525.2	< 0.001
Morfo	10	145.3	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	87.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	6	253.9	< 0.001
Época:Morfo	10	219.0	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Morfo	6	105.4	< 0.001
Media = Época + Sexo + Morfo			
Época	1	493.4	< 0.001
Sexo	1	31.8	< 0.001
Morfo	9	606.6	< 0.001
Época:Sexo	1	8.1	0.004
Época:Morfo	9	212.7	< 0.001
Media = Tipo de vegetación + Época + Sexo + Morfo			
Tipo de vegetación	3	542.1	< 0.001
Época	1	525.2	< 0.001
Sexo	1	38.3	< 0.001
Morfo	9	107.0	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	87.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	2	87.3	< 0.001
Época:Sexo	1	16.0	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	4	166.2	< 0.001
Época:Morfo	9	203.5	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Sexo	2	32.4	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Morfo	4	73.0	< 0.001
Suave = Tipo de vegetación			
Tipo de vegetación	3	201	< 0.001
Suave = Época			
Época	1	89.6	< 0.001
Suave = Sexo			
Sexo	1	6.7	0.01
Suave = Morfo			
Morfo	10	277.6	< 0.001
Suave = Tipo de vegetación + Época			
Tipo de vegetación	3	201.0	< 0.001
Época	1	81.3	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	95.9	< 0.001
Suave = Tipo de vegetación + Sexo			
Tipo de vegetación	3	201.0	< 0.001
Sexo	1	4.5	0.03
Tipo de vegetación:Sexo	3	279.9	< 0.001

Suave = Tipo de vegetación + Morfo			
Tipo de vegetación	3	201.0	< 0.001
Morfo	10	380.7	< 0.001
Tipo de vegetación:Morfo	6	175.2	< 0.001
Suave = Época + Sexo			
Época	1	89.6	< 0.001
Sexo	1	5.4	0.02
Época:Sexo	1	4.4	0.04
Suave = Época + Morfo			
Época	1	89.6	< 0.001
Morfo	10	247.4	< 0.001
Época:Morfo	10	374.9	< 0.001
Suave = Sexo + Morfo			
Sexo	1	6.7	0.01
Morfo	9	270.8	< 0.001
Sexo:Morfo	0	0	
Suave = Tipo de vegetación + Época + Sexo			
Tipo de vegetación	3	201.0	< 0.001
Época	1	81.3	< 0.001
Sexo	1	3.7	0.05
Tipo de vegetación:Época	3	94.1	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	3	247.9	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Sexo	3	119.8	< 0.001
Suave = Tipo de vegetación + Sexo + Morfo			
Tipo de vegetación	3	200.99	< 0.001
Sexo	1	4.46	0.03
Morfo	9	376.27	< 0.001
Tipo de vegetación:Sexo	2	169.73	< 0.001
Suave = Época + Sexo + Morfo			
Época	1	89.6	< 0.001
Sexo	1	5.4	0.02
Morfo	9	242.1	< 0.001
Época:Sexo	1	5.3	0.02
Época:Morfo	9	369.6	< 0.001
Suave = Tipo de vegetación + Época + Sexo + Morfo			
Tipo de vegetación	3	201.0	< 0.001
Época	1	81.3	< 0.001
Sexo	1	3.7	0.05
Morfo	9	367.8	< 0.001
Tipo de vegetación:Época	3	70.2	< 0.001

Tipo de vegetación:Sexo	2	146.5	< 0.001
Época:Morfo	9	312.8	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Sexo	2	95.4	< 0.001
Tipo de vegetación:Época:Morfo	5	16.0	0.01

---

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERALES

El polimorfismo en la coloración es un objeto de estudio importante ya que representa el resultado de un conjunto de procesos y mecanismos que mantienen y promueven una gran diversidad genética y fenotípica, que a su vez representan la materia prima para la formación de nuevas especies (Gray y McKinnon, 2007; McLean y Stuart-Fox, 2014; Takahashi y Noriyuki, 2019; Stuart-Fox et al., 2020). En este contexto, las especies polimórficas de amplia distribución han recibido especial atención, porque sus poblaciones: 1) pueden presentar diferencias o similitudes en la composición y frecuencia de ocurrencia de morfos de color, 2) ocurren en diferentes tipos de hábitats y, por lo tanto, 3) experimentan diferentes presiones selectivas asociadas a la variación ambiental (Corl et al., 2010; McLean y Stuart-Fox, 2014; Stuart-Fox et al., 2020; Lattanzio, 2022). De esta manera, este estudio se enfocó en analizar algunas dimensiones del nicho ecológico de los morfos de color de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* en cuatro tipos de vegetación del centro de México. Los resultados obtenidos muestran tanto patrones similares como diferentes a los encontrados en otras especies de lagartijas polimórficas de amplia distribución (p. ej. *Ctenophorus decresii*: McLean et al., 2015; *Podarcis muralis*: Pérez i de Lanuza et al., 2018; *Urosaurus ornatus*: Lattanzio, 2022).

Respecto a la morfología y coloración de *S. grammicus*, se evidenció que el tamaño corporal de los morfos de color de los machos fue un factor importante para la clasificación por tipo de vegetación, mientras que ninguna característica morfológica fue determinante en la clasificación de las hembras. A pesar de ello, los morfos de ambos sexos pueden ser clasificados con base en algunas características cromáticas y el tipo de vegetación donde ocurren, así que, de esta forma, los morfos muestran cierto grado de plasticidad fenotípica en sus características cromáticas, ya que estas pueden variar dentro y entre tipos de vegetación. En algunas lagartijas no polimórficas se ha encontrado que la variación y plasticidad de las características cromáticas está determinada por el tipo de hábitat y condiciones ambientales que experimentan los individuos de una población (Ng et al., 2013; Ortega et al., 2019), lo que consecuentemente influye en la intensidad y dirección de las interacciones intra e interpecíficas (Miner et al., 2005), a través de la producción y preferencia de señales visuales (Stuart-Fox y Ord, 2004; Kelly et al., 2021). Si bien esto no ha sido determinado en especies polimórficas en coloración, esto deja abierta la posibilidad de que los morfos de

color de *S. grammicus* presenten diferencias entre ellos con respecto a la plasticidad fenotípica de sus características cromáticas y, además, este intervalo de variación fenotípica sea más amplio en ciertos ambientes que en otros. Así, se podría esperar que los morfos de color que ocurren en una mayor variedad de tipos de vegetación y con ello experimentan más presiones selectivas, presenten una gran plasticidad fenotípica que aquellos que ocurren en menor variedad de tipos de vegetación y experimentan menores presiones selectivas. Esta hipótesis podría ser apoyada o descartada al incorporar información sobre la dinámica poblacional, el grado de competencia intra e interespecífico, y la diversidad genética a lo largo del rango de distribución de *S. grammicus*.

Asimismo, fue posible determinar divergencia de nicho térmico y variación parcial de nicho espacial entre morfos de color de machos y hembras de *S. grammicus* en el centro de México. Recientemente, existe la necesidad generalizada por evaluar integradamente ambas dimensiones de nicho, debido a que influyen en la capacidad de respuesta de las especies hacia eventos macroambientales como el calentamiento global y cambio climático (Sinervo et al., 2010; Gunderson et al., 2018; Gvoždík 2018). Aunque no fue parte de los objetivos de este trabajo, fue posible evidenciar que los morfos de color de esta especie de lagartija podrían presentar cierta afinidad climática, es decir, los machos naranjas fueron más frecuentes en los hábitats abiertos, cálidos y secos, mientras que las hembras naranjas lo fueron en hábitats cerrados, templados, y húmedos; y simultáneamente, el morfo amarillo de ambos sexos fue muy común en los primeros tipos de hábitats. Basándose en reconstrucciones Bayesianas de genes ancestrales nucleares, Bastiaans (2013) identificó un “clado norteño azul” (con poblaciones de Durango, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, y Estado de México) y un “clado sureño blanco” (con poblaciones de Coahuila, Querétaro, Estado de México, Ciudad de México, y Tlaxcala) en los morfos de color de los machos de *S. grammicus*. Así que, en cierta medida, es probable que esta clasificación previa basada únicamente en el genotipo de las poblaciones de machos también refleje indirectamente dicha afinidad climática. Sin embargo, para los morfos de las hembras no se han identificado clados definidos por el genotipo o el ambiente. Tomando todo en consideración y de confirmarse dicha afinidad climática, esto sugeriría que los morfos de color de ambos sexos podrían presentar capacidades de respuesta diferentes (basadas en sus nichos térmico y espacial) hacia el calentamiento global y cambio climático, lo que consecuentemente determinaría su

presencia y frecuencia de ocurrencia a lo largo de su rango de distribución.

El estudio de ectoparasitismo intraespecífico determinó que la prevalencia de ácaros fue similar entre tipos de vegetación, épocas, sexos, y morfos de color, mientras que la abundancia e intensidad promedios difirieron solo entre tipos de vegetación. Por otro lado, la afinidad de alojamiento de los ácaros en las regiones corporales de las lagartijas estuvo determinada por el tipo de vegetación, sexo, y morfo de color. Es importante resaltar que este tipo de interacción ecológica puede estar relacionada con las características de historia de vida de los hospederos (p.ej. tamaño corporal; Rocha et al., 2020; Watkins y Blouin-Demers, 2019) y así influir directa o indirectamente en sus nichos térmicos, espaciales, y tróficos (Lattanzio y Miles, 2014; Scali et al., 2016; BeVier et al., 2022). Asimismo, la variación en las condiciones y recursos ambientales influye de manera significativa en el éxito reproductivo y supervivencia de los ácaros, lo que consecuentemente determina diferentes parámetros de infección de sus hospederos potenciales (Wu et al., 2019; Chen et al., 2022). Esto implicaría que los patrones de carga ectoparasitaria (medido por la abundancia promedio) y gravedad relativa de las infecciones (medido por la intensidad promedio) en *S. grammicus* no son similares entre sus poblaciones que habitan ambientes contrastantes y, por lo cual, se podría esperar que los efectos sobre la adecuación de los individuos y la dinámica y persistencia poblacional tampoco lo sean. Estos supuestos podrían representar la base para futuras investigaciones, ya que una gran variedad de ectoparásitos (incluidos los ácaros) son vectores de endoparásitos que pueden producir efectos variados, desde enfermedades infecciosas (Schall y Smith, 2006; Delfino et al., 2011; Mendoza-Roldan et al., 2020) hasta disminuir la fecundidad de los individuos a través de la reducción del tamaño de las gónadas y las reservas energéticas (Schall et al., 1990).

El nicho trófico de *S. grammicus* es complejo y plástico, debido a que la composición general de la dieta fue similar entre sexos y morfos de color, pero conjuntamente algunas presas fueron más consumidas en ciertos tipos de vegetación que en otros. Asimismo, se encontró divergencia entre tipos de vegetación en el volumen de presas consumidas, mientras que el número de presas consumidas, número de categorías de presas, y contenido energético variaron entre épocas. La dureza de las presas consumidas también difirió entre tipos de vegetación y épocas. El índice de importancia relativa agrupó más a los sexos y morfos de color de vegetación iguales o similares que aquellos de tipos de vegetación diferentes. Dentro

y entre tipos de vegetación, se observó alta y baja amplitud y solapamiento de nicho trófico entre sexos y morfos de color. Estos resultados son parcialmente consistentes con lo encontrado en otras especies de lagartijas polimórficas en coloración del mismo (p. ej. *S. minor*: García-Rosales et al., 2019) o diferente género (p. ej. *U. ornatus*: Lattanzio y Miles, 2016; *Podarcis melisellensis*: Huyghe et al., 2007; y *P. muralis*: Scali et al., 2016), demostrando que a pesar de la distancia filogenética y variación ecológica que existe entre ellas, es posible identificar patrones comunes en su nicho trófico, el cual además puede, simultáneamente, presentar adaptaciones locales dependiendo del efecto (conjunto o aislado) de la variación ambiental y de diferentes características inherentes de cada especie, como el acervo genético, la plasticidad fenotípica y conductual. Adicionalmente, es importante considerar que la relación entre la densidad poblacional y la plasticidad fenotípica y conductual de los individuos puede jugar un papel clave en la variación del nicho trófico (Bolnick et al., 2007; Svanbäck y Bolnick, 2007), ya que una alta densidad poblacional puede estar asociada a competencia intraespecífica más intensa (Svanbäck y Bolnick, 2007; Forsman et al., 2008), en la que los individuos fenotípica y conductualmente más plásticos podrían aumentar su espectro de presas consumidas (Bolnick et al., 2007).

Considerando los objetivos e hipótesis planteados en este estudio y a través de los resultados obtenidos del mismo, se concluye que existe divergencia morfológica, cromática, térmica, espacial, ectoparasitaria, y trófica entre morfos de color de ambos sexos de *S. grammicus*; la cual está asociada principalmente al tipo de vegetación. En conjunto, este trabajo representa una aportación significativa al estudio y conocimiento ecológicos del polimorfismo en la coloración de machos y hembras de esta especie, que ocurren en ambientes contrastantes del centro de México. Por lo tanto, esto tiene implicaciones a diferentes escalas y contextos, ya que, por un lado, resalta el hecho de continuar realizando estudios que prueben hipótesis ecológicas, conductuales, y evolutivas que permitan determinar la relación subyacente entre el polimorfismo en la coloración y las características intrínsecas de los organismos; la cual puede variar a lo largo de su distribución geográfica. Por otro lado, evidencia el hecho de que la categoría de protección de esta especie de lagartija necesita ser reconsiderada por instituciones internacionales, debido al potencial que tiene como especie polimórfica para generar nuevas especies.

## LITERATURA CITADA

- Bastiaans E. 2013. Variation in reproductive behavior and sexual signals within and among populations of an incipiently speciating lizard. University of California, Santa Cruz, Ph.D. dissertation.
- BeVier GT, Ayton C, Brock KM. 2022. It ain't easy being orange: lizard colour morphs occupying highly vegetated microhabitats suffer greater ectoparasitism. *Amphibia-Reptilia*, 43: 287-297.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Araújo MS, Persson L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 10075-10079.
- Corl A, Davis AR, Kuchta SR, Sinervo B. 2010. Selective loss of polymorphic mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 4252-4259.
- Chen K, Roe RM, Ponnusamy L. 2022. Biology, systematics, microbiome, pathogen transmission and control of chiggers (Acari: Trombiculidae, Leewenhoekiidae) with emphasis on the United States. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 19: 15147.
- Delfino MMS, Ribeiro SC, Furtado IP, Anjos LA, Almeida WO. 2011. Pterygosomatidae and Trombiculidae mites infesting *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) (Tropiduridae) lizards in northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 71: 549-555.
- 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 BP. 2019. Comparative morphology and trophic ecology in a population of the polymorphic lizard *Sceloporus minor* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *PeerJ*, e8099.
- Gray SM, McKinnon JS. 2007. Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(2): 71-79.
- Gunderson AR, Mahler DL, Leal M. 2018. Thermal niche evolution across replicated *Anolis*



lizard adaptive radiations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285: 20172241.

Gvoždík L. 2018. Just what is the thermal niche? *Oikos*, 127: 1701-1710.

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*, 47: 211-220.

Kelly PW, Pfenning DW, Pfenning KS. 2021. Adaptive plasticity as a fitness benefit of mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 4: 294-307.

Lattanzio MS. 2022. Climate mediates color morph turnover in a species exhibiting alternative reproductive strategies. *Scientific Reports*, 12: 8474.

Lattanzio MS, Miles DB. 2014. Ecological divergence among colour morphs mediated by changes in spatial network structure associated with disturbance. *Journal of Animal Ecology*, 83: 1490-1500.

Lattanzio MS, Miles DB. 2016. Trophic niche divergence among colour morphs that exhibit alternative mating tactics. *Royal Society Open Science*, 3: 150531.

Mendoza-Roldan J, Ribeiro SR, Castilho-Onofrio V, Graziotin FG, Rocha B, Ferreto-Fiorillo B, Pereira JS, Benelli G, Otranto D, Barros-Battesti DM. 2020. Mites and ticks of reptiles and amphibians in Brazil. *Acta Tropica*, 208: 105515.

Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 686-692.

McLean CA, Stuart-Fox D. 2014. Geographic variation in animal colour polymorphisms and its role in speciation. *Biological Reviews*, 89: 860-873.

McLean CA, Stuart-Fox D, Moussalli. 2015. Environment, but not genetic divergence, influences geographic variation in colour morph frequencies in a lizard. *BMC Evolutionary Biology*, 15: 1-10.

Ng J, Landeen EL, Logsdon RM, Glor RE. 2013. Correlation between *Anolis* lizard dewlap phenotype and environmental variation indicates adaptive divergence of a signal important

to sexual selection and species recognition. *Evolution*, 67: 573-582.

Ortega J, Martín J, Pierre-André C, López P, Clobert J. 2019. Seasonal and interpopulational phenotypic variation in morphology and sexual signals of *Podarcis liolepis* lizards. *PLoS ONE* 14: e0211686.

Pérez i de Lanuza G, Sillero N, Carretero MA. 2018. Climate suggests environment-dependent selection on lizard colour morphs. *Journal of Biogeography*, 45: 2791-2802.

Rocha CFD, Cunha-Barros M, Menezes VA, Vrcibradic D, Kiefer MC, Fontes AF, Van Sluys M, Galdino CAB, Maia-Carneiro T. 2020. High prevalence and intensity of infestation of *Eutrombicula alfreddugesi* (Acarina: Trombiculidae) on *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae): effects of body size and body condition across ten populations along the Brazilian coast. *Biologia*, 75: 2231-2237.

Scali S, Sacchi R, Mangiacotti M, Pupin F, Gentilli A, Zucchi C, Sannolo M, Pavesi M, Zuffi MAL. 2016. Does a polymorphic species have 'polymorphic' diet? A case study from a lacertid lizard. 2016. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117: 492-502.

Schall JJ. 1990. Virulence of lizard malaria: the evolutionary ecology of an ancient parasite-host association. *Parasitology*, 100: S35-S52.

Schall JJ, Smith TC. 2006. Detection of a malaria parasite (*Plasmodium mexicanum*) in ectoparasites (mites and ticks), and possible significance for transmission. *The Journal of Parasitology*, 92: 413-415.

Sinervo B., F. Méndez-de-la-Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibarguengoytía, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert, y J. W. Sites Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328 (5980): 894-899.

Stuart-Fox D, Aulsebrook A, Rankin KJ, Dong CM, McLean CA. 2020. Convergence and divergence in lizard colour polymorphisms. *Biological Reveiws*, 96: 289-309.

Stuart-Fox DM, Ord TJ. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of

dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271: 2249-2255.

Svanbäck R, Bolnick DI. 2007. Intraspecific competition drives increased resource diversity use within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 839-844.

Takahashi Y, Noriyuki S. 2019. Colour polymorphism influences species' range and extinction risk. *Biology Letters*, 15: 2019228.

Watkins HV, Blouin-Demers G. 2019. Body size, not age, predicts parasite load in Clark's spiny lizards (*Sceloporus clarkii*). *Canadian Journal of Zoology*, 97: 220-224.

Wu Q, Richard M, Miles DB, Clobert J. 2019. Environmental variation mediates the prevalence and co-occurrence of parasites in the common lizard, *Zootoca vivipara*. *BMC Ecology*, 19-44.