



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS
EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:

ADRIAN

LEYTE

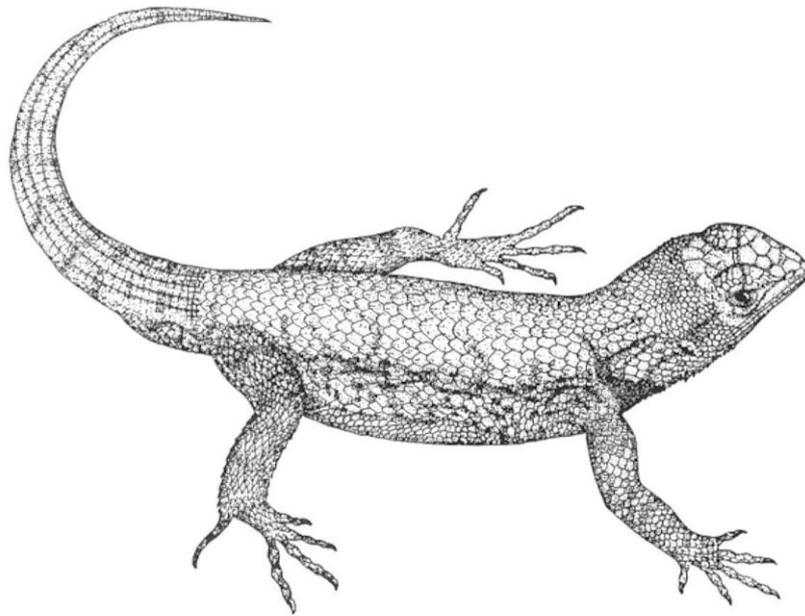
MANRIQUE

DIRECTOR DE TESIS
DR. AURELIO RAMÍREZ BAUTISTA

PACHUCA, HIDALGO, MÉXICO

MARZO 2011

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS



ADRIAN LEYTE MANRIQUE

**ECOLOGÍA DE POBLACIONES
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS/ ICBI- UAEH
DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

M. en C. Julio César Leines Medécigo
Director de Administración Escolar
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que el Comité Revisor de tesis asignado al alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, **Adrián Leyte Manrique**, quien presenta el trabajo de tesis titulado "ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS", después de revisarlo ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

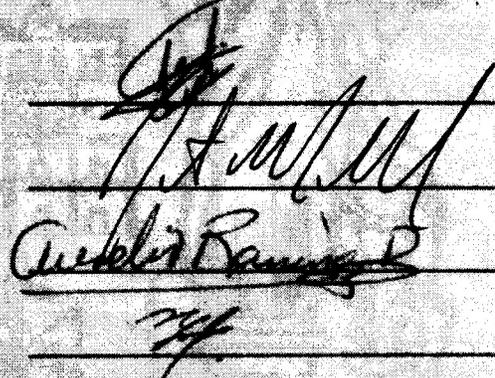
A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor:

PRESIDENTE: Dr. Gerardo Sánchez Rojas

SECRETARIO: Dr. Jonathon Marshall

VOCAL: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

SUPLENTE: Dra. Norma Manriquez Morán

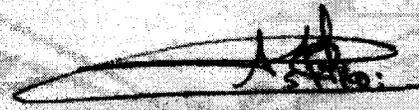


Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE

"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"

Mineral de la Reforma, Hidalgo, a 12 de Enero de 2011



M. en C. Octavio Castillo Acosta
Director

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería



AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, por su confianza, apoyo y amistad durante todos estos años que pase en el CIB; por los buenos momentos que pasamos en campo, laboratorio, aula de clase y fuera de ella. Muchas gracias por todo amigo.

A la Dra. Norma Manríquez Morán, por todo el apoyo, amistad, consejos y sobre todo por la disponibilidad que mostró conmigo para que este trabajo saliera adelante.

Al Dr. Gerardo Sánchez Rojas, por su amistad y apoyo constante durante esta etapa de mi vida. Gerardo, te agradezco los consejos, y en ocasiones regaños... pero sé que valieron la pena. Gracias por todo.

Al Dr. Jhonaton Marshall, por la confianza, apoyo y todos los consejos que me dio para que este trabajo saliera adelante. Gracias por estar interesado en *grammicus*.

Al Dr. Adrian Nieto Montes de Oca, por el apoyo brindado para la revisión de ejemplares de *Sceloporus grammicus* que se encuentran depositados en la Colección de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

A Gustavo, Carmen, Osiel, Ibeth, y al M en C. Uriel Hernández Salinas por su apoyo y amistad, y por el tiempo que pasamos juntos en el laboratorio y campo.

A la Ing. Diana Gachuz Hernández por su apoyo en este trabajo y su amistad.

A CONACYT por su apoyo con la beca otorgada mediante el Programa Nacional de Posgrado de Calidad (PNCP).

A los proyectos “Patrones reproductivos de algunas poblaciones de lagartijas vivíparas de ambientes templados y bosque mesófilo de montaña del Estado de Hidalgo, SEP-PROMEPA 1103.5/03/1130”; “Patrones reproductivos de algunas poblaciones de lagartijas del complejo *Sceloporus grammicus* del Estado de Hidalgo”, CONACYT-S52552-Q”; y “Diversidad biológica del Estado de Hidalgo, FOMIX-CONACYT 43761”.

Al Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo por haberme dado la oportunidad de formar parte de ella durante estos años.

A las autoridades municipales y pobladores de las localidades de El Cerezo, La Noria, Huichapan, Emiliano Zapata, San Miguel Regla, La Mojonera, La Manzana y Cahauacan. Así como a los niños de La Mojonera (Zacualtipan), él buen Geoffrey y sus cuates.

Finalmente quiero agradecer a las lagartijas del mezquite por dejarme adentrar nuevamente a su fascinante mundo.....Mil gracias *Sceloporus grammicus*.

DEDICATORIA

Carla, gracias por tú apoyo durante estos años, por comprender que esta etapa de mi vida que culmina con este impreso, no sólo es un triunfo mío sino también tuyo. Gracias mil por estar a mi lado.

Carla Paola con esta frase quiero decirte cuán importante eres en mi vida

*“en el mundo yo era sólo una persona más
pero anhelaba ser el mundo para una persona”*

Tonya Hurley (Ghotsgirl-Charlotte).....,

y esa persona eres tu hija. Te amo...tú papá.

A mis padres, Manuel y Conchis por su apoyo y cariño, por alentarme a seguir adelante y estar conmigo en los buenos y no tan gratos momentos de mi vida. Gracias de corazón.

A Manuel, Andrés, Valeria, Karina, Manuel Jr., Anita, Sami, Brian, Alexa, Viris, Andresito, Ana, Socorrín y Daniel por estar conmigo durante todos estos años y ser mi familia.

A DIOS POR CAMINAR A MI LADO

ÍNDICE

	<i>PÁGINA</i>
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	2
ANTECEDENTES	4
JUSTIFICACIÓN	5
OBJETIVOS	6
<i>GENERAL</i>	6
<i>PARTICULARES</i>	6
HIPÓTESIS	6
CAPÍTULO I	7
1.1. RESEÑA HISTÓRICA	8
<i>-BASADA EN TAXONOMÍA CLÁSICA</i>	9
<i>-BASADA EN EVIDENCIAS CITOGENÉTICAS</i>	9
<i>- PROBLEMAS EN LA CLASIFICACIÓN ACTUAL DEL COMPLEJO</i>	
<u><i>Sceloporus grammicus.</i></u>	10
1.2. DELIMITACIÓN DE ESPECIES	12
CAPÍTULO II (MORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA)	14
INTRODUCCIÓN	15
2.1. MATERIALES Y MÉTODOS	16
<i>- ÁREA DE ESTUDIO</i>	16
<i>- SITIOS DE COLECTA</i>	17
<i>- SELECCIÓN DEL GRUPO DE ESTUDIO</i>	19
<i>- COLECTA DE EJEMPLARES Y TAMAÑO DE LA MUESTRA</i>	19
<i>- TRATAMIENTO DE LOS EJEMPLARES</i>	20
2.2. MORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA	20
<i>- CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA</i>	20
<i>- CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA</i>	21
2.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	21
2.4. RESULTADOS	24
2.4.1. MORFOLOGÍA	24

- <i>MORFOMÉTRICOS</i>	25
- <i>MERÍSTICOS</i>	25
- <i>ESCUTELACIÓN</i>	26
- <i>PATRONES DE COLORACIÓN</i>	26
- <i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS</i>	27
- <i>PCA Y ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS (CLÚSTER)</i>	27
- <i>VARIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE MACHOS Y HEMBRAS DE CADA POBLACIÓN</i>	30
- <i>DIMORFISMO SEXUAL</i>	30
2.4.2. ECOLOGÍA: MICROHÁBITAT	30
- <i>MICROHÁBITAT</i>	30
- <i>VARIACIÓN ECOLÓGICA ENTRE MACHOS Y HEMBRAS DE CADA POBLACIÓN</i>	32
2.4.3. DIETA	33
2.4.4. REPRODUCCIÓN	33
2.4.5. DISEÑO MORFOLÓGICO	35
- <i>DISEÑO MORFOLÓGICO ENTRE RAZAS CON RESPECTO A LAS EXTREMIDADES Y DIMENSIONES DE LA CABEZA</i>	35
CAPÍTULO III (PROPUESTA DE ESPECIACIÓN PARA LAS RAZAS CROMOSÓMICAS DEL COMPLEJO <i>Sceloporus grammicus</i>)	38
RESUMEN	39
INTRODUCCIÓN	39
3.1. EVIDENCIAS MORFOLÓGICAS	40
- <i>MORFOLOGÍA</i>	40
3.2. EVIDENCIAS ECOLÓGICAS	43
- <i>MICROHÁBITAT</i>	43
- <i>DIETA</i>	44
- <i>REPRODUCCIÓN</i>	46
- <i>DISEÑO MORFOLÓGICO</i>	48
3.3. PROPUESTA DE ESPECIACIÓN	50
CONCLUSIONES	54
LITERATURA CITADA	55
ANEXOS	65

<i>ANEXO I. 46 CARACTERES MORFOLÓGICOS</i>	65
<i>ANEXO I. 13 CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS</i>	66
<i>ANEXO II. CARACTERES MORFOLÓGICOS SIGNIFICATIVOS</i>	67
<i>ANEXO III. VARIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE HEMBRAS Y MACHOS DE CADA RAZA</i>	74
<i>ANEXO IV. DIMORFISMO SEXUAL</i>	84
<i>ANEXO V. DISTRIBUCIÓN DE LAS RAZAS CROMOSÓMICAS</i>	86
<i>ANEXO VI. ARTÍCULOS: DIETA; DIETA-MORFOLOGÍA; ECOMORFOLOGÍA</i>	87

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

PÁGINA

CAPÍTULO I

CUADRO 1.1. Distribución geográfica comparativa entre las razas y especies del complejo <i>Sceloporus grammicus</i> .	12
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CAPÍTULO II

Fig. 2.1. Área de estudio.	17
-----------------------------------	----

Fig. 2.2. Mapa de distribución de las razas cromosómicas en el Estado de Hidalgo.	19
------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.3. Caracteres morfométricos.	21
--------------------------------------------	----

CUADRO 2.1. Valores de los análisis discriminantes para los caracteres morfológicos analizados.	25
--------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.4. Agrupamiento de las ocho razas cromosómicas en cinco grupos o morfotipos .	27
---------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.5. Análisis de componentes principales de los caracteres morfológicos que explican la variación entre las ocho razas.	28
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CUADRO 2.2. Análisis de componentes principales de las características morfológicas que explican la variación entre razas.	29
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.6. Agrupación de las razas en cinco morfotipos.	29
---------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.7 a y b. Agrupación de hembras y machos a partir del análisis discriminante de sus características morfológicas.	30
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.8. Microhábitats explotados por las lagartijas de las ocho razas de <i>Sceloporus grammicus</i> .	31
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.9. Número de microhábitats explotados por cada una de las razas cromosómicas.	31
---------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.10. Agrupación de las razas cromosómicas con respecto a su similitud ecológica (microhábitats y componentes de su estructura).	32
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CUADRO 2.3. Tipo de presa más frecuente en la dieta de cada raza.	33
--------------------------------------------------------------------------	----

CUADRO 2.4. Tamaño de camada (TC) y longitud hocico cloaca (promedio) presente en las hembras de las ocho poblaciones.	34
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Fig. 2.11. Relación entre el TC y la LHC, para las hembras de las ocho	
-------------------------------------------------------------------------------	--

razas cromosómicas.	34
CUADRO 2.5. Relación entre la morfología y ecología de las razas, y que explica su diseño morfológico.	35
CUADRO 2.6. PCA, que explica la variación de las características morfológicas en las extremidades y dimensiones de la cabeza.	36
CUADRO 2.7. PCA, de la variación explicada por el microhábitats y componentes de su estructura.	36
CUADRO 2.8. Diseño morfológico para las razas cromosómicas de <i>Sceloporus grammicus</i> .	37
Fig. 2.12. Agrupamiento de las razas en siete ecomorfotipos, considerando conjuntamente sus características morfológicas y ecológicas.	37

CAPÍTULO III

Fig. 3.1. Mapa de distribución geográfica de las razas cromosómicas en Hidalgo.	51
----------------------------------------------------------------------------------------	----

ANEXOS

ANEXO II

Fig. 2.1. LHC.	67
Fig. 2.2. Tíbia.	67
Fig. 2.3. Antebrazo.	67
Fig. 2.4. LCr.	68
Fig. 2.5. EDOR, ERIP, SCILIAR y NLFW.	68
Fig. 2.6. EVENTR.	68
Fig. 2.7. EM.	69
Fig. 2.8. LS.	69
Figs. 2.9 a y b. SPM y SONM, respectivamente.	69
Fig. 2.10. LAUREC.	69
Fig. 2.11. NEI/CND	70
Fig. 2.12. IMBRIC.	70
Figs. 2.13 a y b. FLC.	70
Figs. 2.14 a y b. CN.	72

Figs. 2.15 a y b. PPVENTR y FPVENTR, respectivamente.	71
Fig. 2.16. FPVENTR.	71
Fig. 2.17. CDOR.	72
Figs. 2.18 a, b, c, d y, e. CAG.	72
Fig. 2.19. CPVENTR.	72
Fig. 2.20. CRPFEM.	73
Fig. 2.21. TCSLPO.	73

ANEXO III

CUADRO 1. Variación morfológica hembras.	74
CUADRO 2. Variación morfológica machos.	79

ANEXO IV

CUADRO 1. Dimorfismo sexual.	84
-------------------------------------	----

ANEXO V

CUADRO 1. Distribución de las razas cromosómicas.	86
----------------------------------------------------------	----

Portada interna. *Imagen de Sceloporus grammicus tomada de Arévalo et al. (1994).*

ANEXO VI

Artículos	87
-----------	----

1) Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. Publicado en The Southwestern Naturalist.

2) Diet and morphology in three populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. Sometido en Western North Americana Naturalist.

3) Ecomorphology of the *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae) in Mexico. Sometido en Herpetologica.

RESUMEN

En las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus* los criterios operacionales y conceptuales para la delimitación de éstas, históricamente han involucrado el uso de datos de tipo genético (cariotipos) y moleculares (aloenzimas y DNA mitocondrial), mediante métodos filogenéticos. Los cuales, señalan divergencias entre las razas que podrían ser consecuencia de una serie de procesos (ejemplo, distancia geográfica) involucrados en la separación, divergencia y posible formación de nuevas especies no nombradas aún. En el presente trabajo, bajo criterios morfológicos y ecológicos se analizan divergencias entre las razas, aportándose evidencias que pueden apoyar la hipótesis de que estas se encuentran en especiación.

Los resultados de este estudio, indican que morfológica y ecológicamente las razas presentan divergencias; éstas, se observaron en caracteres morfométricos, merísticos, y de escutelación, así como en su coloración. Al igual que en aspectos relacionados a su ecología, como el tipo de microhábitat utilizado, su actividad, aspectos de su dieta (tipo de presas), y características reproductoras como el tamaño de camada y longitud hocico cloaca de las hembras. El apoyo de los métodos y análisis multivariados (análisis discriminantes, componentes principales y correlación canónica), así lo confirman. A partir de ello, se puede agrupar y delimitar a las razas cromosómicas en función de sus relaciones ecomorfológicas en siete unidades evolutivas, designadas aquí como ecomorfotipos (EMT): EMTI = FM2, EMTII = F5+6, EMTIII = F6, EMTIV = LS, EMTV = HS, FM3, EMTVI = FM1, y EMTVII = F5.

En este sentido, se puede decir que las variaciones observadas entre las razas son un reflejo de los ambientes en los que viven. Es decir, la distribución geográfica de los cariotipos reportados, así como barreras físicas pudieron ocasionar en algunas razas (LS, FM2, F5, F5+6 y F6), la evolución de diferencias genéticas reflejadas en su morfología y ecología.

Por lo que a partir de ello, se establece que el modelo de especiación que puede ser considerado para las razas sea del tipo alopátrido por aislamiento periférico y geográfico, relacionado a un modelo de tipo centrífugo, y que de alguna manera es concordante con él modelo alopátrido ya propuesto a partir de datos genéticos.

INTRODUCCIÓN GENERAL

En ecología y biología evolutiva, el estudio de la variación fenotípica entre poblaciones de una especie, es un campo que ha sido de gran interés para poder explicar las causas y consecuencias de esta variación (Jetz et al., 2009). En este sentido, las causas que promueven la variación podrían ser contempladas como la influencia del ambiente en que viven los individuos, la deriva génica y selección natural; cuyas consecuencias serían el reflejo de distintos diseños morfológicos, así como estrategias de conducta y reproducción diversificadas (Wiens et al., 2006; Kozak et al., 2009). La variación es una característica que puede conllevar a procesos tales como la especiación, en el que la división de una especie puede dar lugar a una o más (formación de nuevas especies; Lewontin, 1999), las cuales se van separando mediante mecanismos de aislamiento como son los reproductivos, fisiológicos, morfológicos, conductuales y ecológicos (Coyne y Orr, 2004; Wiens, 2004a).

En grupos modelo como el de las lagartijas, se han estudiado eventos evolutivos de divergencia relacionados con aspectos ecológicos, como el uso del hábitat en ambientes contrastantes que pueden influir directamente en el diseño morfológico de los individuos como una respuesta adaptativa que origina especiación (Losos et al., 1990; Sites et al., 1992; Michaud y Echternacht, 1995; Herrel et al., 2002; Vanhooyndock e Irschick, 2002; Scolaro et al., 2003).

Un ejemplo de esto, es el complejo *Sceloporus grammicus*, concretamente las poblaciones de las razas cromosómicas (HS, LS, FM1, FM2, FM3, F5, F5+6 y F6; Arévalo et al., 1991), en las que se han llevado a cabo estudio dirigidos a sistemática, genética, evolución (Hall, 1973; Hall y Selander, 1973; Sites et al., 1988a, b; Arévalo et al., 1991; Marshall et al., 2006), morfología, ecología y reproducción (Sites, 1982; Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique, 2006; Ramírez-Bautista et al., 2006).

Al respecto, las razas cromosómicas del complejo *S. grammicus*, han sido delimitadas a partir de datos de tipo genético (cariotipos) y moleculares (aloenzimas y DNA mitocondrial; Hall, 1973; Hall y Selander, 1973; Porter y Sites, 1986, 1987; Sites et al., 1988a, b; Arévalo et al., 1991, 1993, 1994). Las evidencias obtenidas, aluden a que éstas pueden proponerse como especies nuevas no nombradas (en el caso de algunas de ellas; Marshall et al., 2006), además, a partir de ello, se han establecido dos modelos de

especiación para las razas, siendo estos la especiación parapátrida y estasispátrida (Hall, 1973, Hall y Selander, 1973; Arévalo et al., 1994).

Por otra parte, se considera a las razas como unidades taxonómicas operativas que pueden ser evaluadas a partir de ciertas características morfológicas y ecológicas (así como otras no evaluadas aquí), y las cuales pueden dar la pauta para establecer diferencias reflejadas a nivel reproductivo y ecológico-como parte de un proceso evolutivo-en los que la formación de nuevas formas estaría subyugado por tendencias y rutas evolutivas propias en cada raza (Rubio-Pérez, 2005; Marshall et al., 2006).

Por lo antes mencionado, en el presente estudio a partir de criterios morfológicos y ecológicos se pretende considerar y evaluar si estos, reflejan los procesos de especiación que pueden estar ocurriendo en las razas cromosómicas del complejo *S. grammicus*, a partir del análisis de datos de tipo morfológico y ecológico. Cabe señalar que este trabajo, se delimita al área de distribución de las razas para el estado de Hidalgo, ya que es aquí donde se presentan siete de las ocho razas reconocidas para este complejo (Arévalo et al., 1991; Leyte-Manrique et al., 2006).

Este trabajo, se estructura en tres capítulos. Capítulo I. Se hace una reseña histórica de las propuestas taxonómicas (morfológica y citogenética) para el complejo *Sceloporus grammicus*, y se analizan los puntos de vista de ambas perspectivas. Capítulo II. Morfología y Ecología, este capítulo contempla los resultados generados a partir de los análisis de 46 caracteres morfológicos (morfométricos, merísticos, escutelación y patrones de coloración), así como de 13 características ecológicas, entre las que se incluyen tipo de microhábitat, dieta y biología reproductiva. Capítulo III. Discusión general, en la que se da una propuesta del tipo de especiación que puede estar ocurriendo en las razas cromosómicas con base en las evidencias morfológicas y ecológicas generadas en este trabajo.

Finalmente, en este trabajo se incluyen tres artículos que se desprenden de los resultados obtenidos en *Sceloporus grammicus*. Uno dirigido a aspectos de su dieta, otro hace referencia a su dieta y morfología, y el tercero versa a sus relaciones ecomorfológicas (anexo VI).

ANTECEDENTES

Los estudios llevados a cabo en algunas poblaciones de las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus* en su área de distribución-particularmente en la zona centro de México-han sido dirigidos a distintas líneas de investigación, entre las que se incluyen: (1) patrones reproductivos (Ramírez-Bautista et al., 2004; Jiménez-Cruz et al., 2005), (2) uso diferencial de hábitat y microhábitats (Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique, 2006), (3) análisis de procesos de especiación, descripción cromosómica y geográfica de los diferentes citotipos de las poblaciones de sus razas (Arévalo et al., 1991; Sites et al., 1992; Marshall et al., 2006) y (4) dieta (Leyte-Manrique, 2006; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010).

Sin embargo, a la fecha no hay estudios que consideren la integración de datos de tipo morfológico, (morfométricos, merísticos y coloración, entre otros) y ecológico (uso de microhábitat, dieta y biología reproductiva). Así como de la relación entre estos, como una evidencia que ayude a establecer y robustecer las propuestas de especiación generadas para las razas, a partir de datos de tipo genético y molecular.

JUSTIFICACIÓN

Sceloporus grammicus hoy en día es considerado como un grupo complejo integrado por ocho especies y dos subespecies (propuesta taxonómica; Lara-Góngora, 2004), pero desde un contexto cromosómico se describen ocho razas que presentan variaciones entre éstas a nivel de cromosomas (Arévalo et al., 1991; ver capítulo I). En relación a esta propuesta, los resultados que se han obtenido con datos moleculares (Hall, 1973; Sites, 1988a,b; Arévalo et al., 1991, 1993, 1994; Marshall et al., 2006), sugieren que la integración de datos basados en morfología y ecología (uso del hábitat y microhábitat, dieta, tamaño de la camada y LHC mínima a la madurez sexual), pueden ser una nueva perspectiva para analizar la variación observada en las poblaciones de las razas cromosómicas, y que aporten evidencias de que está ocurriendo un proceso de especiación (Leyte-Manrique et al., 2006).

De esta manera, analizar los procesos de especiación a partir de criterios morfológicos y ecológicos, surge como una propuesta nueva que no había sido contemplada para explicar el modelo de especiación en estas lagartijas; siendo que los estudios llevados a cabo anteriormente habían sido dirigidos a partir de datos de tipo genético (cariotipos; Arévalo et al., 1991), y moleculares (aloenzimas y DNA mitocondrial; Arévalo et al., 1993, 1994; Marshall et al., 2006).

OBJETIVOS

GENERAL

Determinar si la variación morfológica (características morfométricas, merísticas, escutelación y patrones de coloración), y ecológica (uso de microhábitat, dieta y biología reproductiva) son evidencias de que las poblaciones de las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus* en su área de distribución dentro del estado de Hidalgo, se encuentren ante un proceso de especiación.

PARTICULARES

- 1- Analizar y comparar la morfología y ecología de ocho razas cromosómicas) del complejo *Sceloporus grammicus*.
- 2- Determinar si existe variación morfológica entre las distintas poblaciones, a partir de la relación estructuras mandibulares y tamaño de presa que consumen las lagartijas de cada una de las poblaciones (razas cromosómicas).
- 3- Determinar si entre las distintas poblaciones existe variación en la longitud hocico cloaca (LHC) y tamaño de camada.
- 4- Establecer si existe una relación entre el diseño morfológico y el tipo de microhábitat explotado entre las ocho razas.

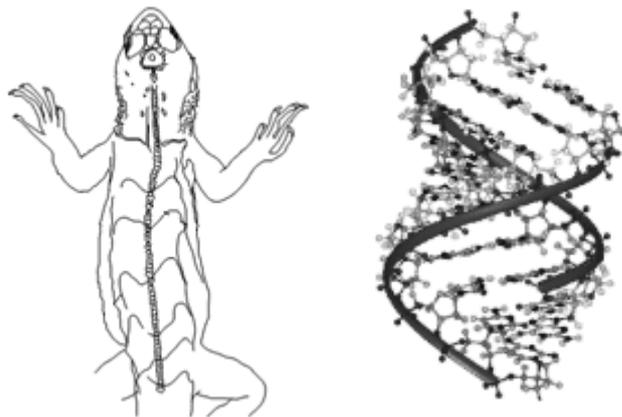
HIPÓTESIS

Ho: Se espera que las poblaciones de ocho razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus* que se distribuyen en ambientes contrastantes, no presenten variaciones morfológicas ni ecológicas, y por lo tanto, se les considere como una misma especie con amplia distribución.

Ha: Se espera que la morfología y ecología las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus* que se distribuyen en ambientes contrastantes, presenten variación, y por lo tanto, las diferencias podrían ser divergencias como resultado de un proceso de especiación.

CAPÍTULO I

RESEÑA HISTÓRICA DE LAS PROPUESTAS TAXONÓMICAS PARA EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: PROBLEMÁTICA Y PERSPECTIVAS EN LA DELIMITACIÓN DE ESPECIES



1.1. RESEÑA HISTÓRICA

Con aproximadamente 86 especies, se considera que el género *Sceloporus* (Wiens et al., 2010), presenta una alta diversidad de especies y diversos grupos complejos, lo cual, en algunos casos dificulta el reconocimiento de sus especies (Wiens y Reeder, 1997).

Por ejemplo, las poblaciones (razas cromosómicas) del complejo *Sceloporus grammicus* (Sites, 1982; Sites et al., 1988a, b), presentan variación en cariotipos, aloenzimas, DNA mitocondrial (Sites et al., 1988a, b; Arévalo et al., 1991, 1993, 1994; Marshall et al., 2006), en morfología (tallas, número de escamas en las diferentes estructuras del cuerpo y patrones de coloración en la región dorsal y ventral), y en su ecología (uso del hábitat y tipos de microhábitats, reproducción y hábitos alimentarios; Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique, 2006). Las variaciones antes mencionadas pueden presentarse entre poblaciones cercanas, como aquellas distanciadas geográficamente.

El complejo *Sceloporus grammicus* presenta una distribución que comprende desde la parte norte y centro de México, al Istmo de Tehuantepec, además de los estados de Guerrero y Oaxaca, en el sur de México (Sites et al., 1988a; Arévalo et al., 1991; Uribe-Peña et al., 1999). Este grupo de lagartijas se presenta en una gran cantidad de ambientes, entre los que se incluyen bosques de pino, pino-encino y vegetación xerófila, en los que explota casi todos los tipos de microhábitats disponibles (rocas, troncos, arbustos, etc.). Su presencia se ha observado en elevaciones que van desde el nivel mar hasta los 4000 msnm (Uribe-Peña et al., 1999; Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique, 2006).

Son precisamente estos factores y condiciones ambientales, así como la amplia distribución que presentan las especies del complejo *S. grammicus*, los responsables de una alta diversidad de formas tanto morfológicas como cromosómicas (Sites, 1982; Arévalo et al., 1991). Por lo que, a partir de esto, se tienen dos propuestas en la taxonomía de *S. grammicus*. La *morfológica* (la más formal) de Lara-Góngora (2004), considera que el complejo esta integrado por ocho especies y dos subespecies, y la *citogenética* de Arévalo et al. (1991) en la que se caracterizan ocho razas cromosómicas. Ambas propuestas se han considerado para poder establecer los límites de especies en los miembros del complejo *S. grammicus*.

BASADA EN TAXONOMÍA CLÁSICA-Wiegmann en 1828 describió la especie *Sceloporus grammicus*. Más tarde Smith (1934) propuso que *S. grammicus* era un grupo conformado por cuatro especies, entre las que se incluyó a *S. grammicus disparilis*. Posteriormente Smith y Taylor (1966), mencionan que el grupo *grammicus* está integrado por *S. grammicus grammicus*, *S. grammicus microlepidotus*, *S. grammicus disparilis* y *S. heterolepis*.

Previo a la propuesta y reevaluación del estado taxonómico de las especies que conforman el complejo, llevada a cabo por Lara-Góngora (2004), se consideraba que el complejo *S. grammicus* estaba formado por cinco especies, *S. anahuacus*, *S. grammicus*, *S. heterolepis*, *S. shannonorum* y *S. palaciosi*, aunque autores como Wiens y Reeder (1997), incluyen como parte del grupo a *S. asper*. Finalmente, y con base en un análisis morfológico, Lara-Góngora (2004) propuso, que el complejo *S. grammicus* está integrado por ocho especies, *S. shannonorum*, *S. heterolepis*, *S. grammicus*, *S. microlepidotus*, *S. anahuacus*, *S. palaciosi*, *S. lemosespinali* y *S. disparilis*, esta última con dos subespecies, *S. disparilis disparilis* y *S. disparilis tamaulipensis*.

BASADA EN EVIDENCIAS CITOGENÉTICAS-Los trabajos pioneros de Hall (1973), Hall y Selander (1973), son los primeros en los que se muestra una diversidad cromosómica amplia en *Sceloporus grammicus*. Posteriormente estudios realizados en las especies del complejo, como los efectuados por Porter y Sites (1986, 1987), Sites et al. (1988a, b) y Sites y Davis (1989), sientan las bases para que investigadores como Arévalo et al. (1991), llevaran a cabo la caracterización de las razas cromosómicas para el complejo. Siendo estas, S (LS y HS) FM1, FM2, FM3, F5, F5+6 y F6.

A partir de la comparación de métodos filogenéticos y no filogenéticos, Marshall et al. (2006), analizaron datos moleculares y agruparon a las razas como linajes, a los cuales denominaron unidades HES "Hipótesis Evolutiva de las Especies: HES1 = LS, HES2 = F6, HES3 = FM1, FM2, F5 y F5+6, y HES4 = HS y FM3". Finalmente, Wiens et al. (2010) empleando secuencias de DNA mitocondrial, proponen una nueva filogenia para los phrynosomatidos, en ella, consideran que el complejo *Sceloporus grammicus* está integrado por seis especies; *S. anahuacus*, *S. asper*, *S. grammicus*, *S. heterolepis*, *S. palaciosi* y *S. shannonorum*.

PROBLEMAS EN LA CLASIFICACIÓN ACTUAL DEL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*-Uno de los principales problemas que se tienen en cuanto al reconocimiento de las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus*, estriba en que tanto los métodos no filogenéticos como filogenéticos con los que se han analizado los datos morfológicos (Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique, 2006), citogenéticos y moleculares; Sites, 1982, 1986; Porter y Sites, 1986, 1987; Sites y Davis, 1989; Sites et al., 1988a, b; Arévalo et al., 1991, 1993, 1994; Marshall et al., 2006), hasta el momento no han podido establecer una clasificación taxonómica formal. Sin embargo, aun que se tiene la propuesta taxonómica de Lara-Góngora (2004) para el complejo *grammicus*, está no contempla a las razas cromosómicas, sino a las especies en su conjunto que forman parte del complejo. Por lo que a la fecha, existe un problema histórico que se viene arrastrando desde hace más de 30 años, y el cual se desprende del trabajo pionero de Hall (1973).

Al respecto, en el presente capítulo se considera que el problema no radica en los métodos que pueden ser utilizados, y los que han sido ya contemplados en trabajos previos (métodos filogenéticos y no filogenéticos; Arévalo et al., 1994; Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique, 2006; Marshall et al., 2006). Sino más bien, en que las propuestas dadas, más que unificar los criterios de clasificación para las razas y en general para las especies que componen el complejo *Sceloporus grammicus*, se han manejado de manera independiente.

Por ejemplo, en la clasificación propuesta y basada en morfología externa, se considera como punto principal y prioritario, la distribución de las especies del complejo *S. grammicus*, y a partir de ello, se caracterizaron, describieron y clasificaron las especies que hoy conforman al complejo *grammicus* (Smith y Taylor, 1966; Sites et al., 1992; Wiens y Reeder, 1997; Lara-Góngora, 2004).

En este sentido, la propuesta dada por Arévalo et al. (1991), sólo contempla a los taxones del complejo que ocurren en la zona centro de México (*Sceloporus anahuacus*, *S. shannonorum*, *S. microlepidotus*, *S. disparilis* y *S. palaciosi*; Lara-Góngora, 2004), por lo que estas especies estarían formando parte de las razas cromosómicas descritas para el complejo, es decir, algunas de ellas serían sinónimo de algunas de las razas consideradas por Arévalo et al. (1991).

De esta manera se tienen a *S. palaciosi* y a *S. anahuacus* como posibles sinónimos de las razas HS y F6, respectivamente (Marshall et al., 2006). En el caso de *S.*

microlepidotus, se piensa que ésta podría ser sinónimo de la raza FM2, ello, considerando su amplia distribución en la zona centro de México (Ramírez-Bautista et al., 2009).

Por otro lado, especies como *S. shanonorum*, *S. heterolepis* y *S. lemospinali* (todas ellas con distribución en el norte de México, a excepción del estado de Baja California), y *S. grammicus* (en el Istmo de Tehuantepec, estados de Guerrero y Oaxaca), podría ser sinónimo de LS, aunque realmente esto podría ser controversial, dado a que no se ha definido muy bien la distribución de esta raza, además de que también se le confina al Distrito Federal y Estado de México (Arévalo et al., 1994; Rubio-Pérez, 2005).

En el caso de las razas FM1, FM3, F5 y F5+6, no se tienen evidencias de que puedan ser sinónimos de alguna de las especies reconocidas para el complejo, y en este sentido, podrían ser entidades taxonómicas que se diversificaron a partir de la raza ancestral (HS; Arévalo, et al., 1994), sin embargo podrían estar más asociadas con *S. microlepidotus* debido a la similitud de su distribución geográfica, aunque esto no ha podido ser definido aún con certeza (Cuadro 1.1). Debido a que tanto F5 como F5+6, se presentan también en la parte norte de México, donde se distribuyen especies como *S. lemospinali* y *S. shannonorum* (Lara-Góngora, 2004).

Las perspectivas a futuro en la solución al problema taxonómico que enfrenta hoy en día el complejo *S. grammicus*, y en el que se lleguen a establecer los límites de especie, es considerando a todas las poblaciones del complejo en su área de distribución (independientemente los métodos a utilizar y del tipo de datos, a partir de los cuales se analicen éstas). Integrando a los estudios morfológicos y genéticos ya realizados, información de tipo ecológica y de biogeografía con lo que finalmente se de una propuesta sólida en cuanto a su clasificación taxonómica.

CUADRO 1.1. Distribución geográfica comparativa entre las razas y especies del complejo *Sceloporus grammicus*.

	Razas				Especies				
	DT	H	IA	F	DT	H	E	F	
HS	A	a, b	2450-3200	3, 6, 8	Sa	Aa	a	2800-4000	5, 7
LS	B	a, c	2348-2400	3, 6, 8	Sdd	Bb	c, e, f	0-990	1, 2, 7
FM1	C	b, c	2098-2129	6, 8	Sg	Cc	e, f	1600-2400	2, 7
FM2	C	b, c	2219-2312	6, 8	Sh	Dd	e, f	2000-2400	7
FM3	D	b, c, d	2074-2337	6, 8	Sl	Ee	a, b	1800-2500	7
F5	E	a, b	2062-2332	3, 6, 8	SM	Ff	a, b, c	2000-2900	2, 7
F5+6	F	b, c	2207-2507	3, 6, 8	Spa	Gg	b, c	2600-4000	5, 7
F6	G	a, b	2058-3000	3, 6, 8	Ssh	Hh	e, f	1400-2400	7
					Sdt	Ii	a, b	800-1450	4, 7

Abreviaturas: DT = distribución ([para las razas: Valle de México = A; Oaxaca, Guerrero, Estado de México “EdoMéx”, y Norte del país = B; Hidalgo y EdoMéx = C; Hidalgo = D; Hidalgo, Puebla, Veracruz, Nuevo León y Querétaro = E; Centro de México, Tamaulipas y San Luís Potosí = F; Morelos, EdoMéx y Querétaro = G]; [para las especies: Distrito Federal, EdoMéx y Morelos = Aa; Texas, Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, San Luís Potosí y Veracruz = Bb; EdoMéx, Michoacán y Guerrero = Cc; Jalisco y Michoacán = Dd; Sonora y Chihuahua = Ee; Distrito Federal, EdoMéx, Puebla, Tlaxcala, Hidalgo y Michoacán = Ff; Distrito Federal, EdoMéx y Morelos = Gg; Sinaloa, Durango y Nayarit = Hh; Tamaulipas = Ii]). H = hábitats (tipo de vegetación: bosque pino = a; bosque pino-encino = b; matorral xerófilo = c; bosque de abeto = d; bosque tropical = e; bosque encino = f), IA = intervalo altitudinal (msnm), y F = fuente (1- Smith, 1934; 2- Smith y Taylor, 1966; 3- Hall, 1973; 4- Sites y Dixon, 1981; 5- Lara-Góngora, 1983; 6- Arévalo et al., 1991; 7- Lara-Góngora, 2004; 8- Este estudio (la información que se incorpora es referente a los tipos de vegetación y elevación de las razas en el Estado de Hidalgo). Especies: *Sceloporus anahucaus* = Sa; *S. disparilis* = Sd (con dos subespecies, *S. d. disparilis* = Sdd, y *S. d. tamaulipensis* = Sdt); *S. grammicus* = Sg; *S. heterolepis* = Sh; *S. leospinali* = Sl; *S. microlepidotus* = Sm; *S. palaciosi* = Spa, y *S. shannonorum* = Ssh.

1.2. DELIMITACIÓN DE ESPECIES

La delimitación de especies es importante, si se considera a la especie como la unidad básica de análisis en diversas áreas de investigación, como la biogeografía, ecología, macro y microevolución (Sites y Marshall, 2004). El concepto de especie o su delimitación no es tan sencillo y puede tener varias vertientes, dependiendo del enfoque y línea de investigación. La delimitación de especies es un proceso mediante el cual se pueden determinar las fronteras para nuevas especies, siendo un tópico emergente para los sistemáticos modernos (Sites y Crandall, 1997; Sites y Marshall, 2003). Los métodos para la delimitación de especies se están desarrollando, y esto tendrá implicaciones no sólo en sistemática, sino también en tópicos como el de la conservación en un futuro (Agapow et al., 2004).

Las perspectivas actuales indican que los métodos y técnicas elaborados para delimitar especies deben de incluir una variedad de datos, tanto morfológicos como

moleculares, y sistemas de información geográfica (SIG), basados en distancias geográficas pero también deben considerar datos ecológicos, fisiológicos y conductuales entre otros (Wiens, 2007). Lo anterior indica, que la delimitación está en función de los conceptos que se emplean, es decir, éstos en la mayoría de las veces están inclinados a responder y robustecer tendencias de cierta conceptualización de la especie como tal. Para esto, existen varias propuestas exploratorias en la delimitación de especies e incluyen modelos basados y no basados en la elaboración de árboles (Sites y Marshall, 2004).

En el género *Sceloporus*, los grupos complejos como *S. jarrovi* y *S. grammicus*, han sido objeto de estudios mediante la aplicación de métodos alternativos para la delimitación de especies (Wiens y Penkrot, 2002; Marshall et al., 2006). En *Sceloporus grammicus*, los métodos que se han empleado para la delimitación de especies han sido dirigidos principalmente a métodos filogenéticos, y en su mayoría contemplan el uso de datos genéticos, como son cariotipos y moleculares (DNA mitocondrial y aloenzimas; Arévalo et al., 1991, 1993, 1994; Marshall et al., 2006).

Los resultados que se han obtenido en los últimos 30 años, con este tipo de datos, hasta el momento no han podido establecer los límites de especies para las razas cromosómicas (Hall, 1973; Hall y Selander; Sites et al., 1988a, b; Arévalo et al, 1991, 1993, 1994). Sin embargo, autores como Marshall et al. (2006), consideran que las razas se pueden proponer como especies nuevas (en algunos casos), no nombradas, ello a partir de la información molecular (DNA mitocondrial). Por otra parte, otro de los métodos que se contemplan para delimitar a las razas, se basan en métodos no filogenéticos, que hacen uso de datos de tipo morfológico, por ejemplo, el estudio de Rubio-Pérez (2005), quien da una propuesta para su clasificación, sin embargo este último método no ha sido profundamente abordado.

CAPÍTULO II

MORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA

MORFOLOGÍA

USO DE MICROHÁBITAT

DIETA

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

DISEÑO MORFOLÓGICO



INTRODUCCIÓN

Los estudios ecomorfológicos se basan en analizar la relación entre las características anatómicas de los organismos y el ambiente, siendo esta una forma de estudiar el significado de la variación morfológica entre poblaciones de una especie (Wiens et al., 2006; Kozak et al., 2009). Esto da la oportunidad de analizar desde un punto de vista ecológico-evolutivo los cambios de los diseños morfológicos entre las especies y el microhábitat que emplean, lo que permite inferir posibles respuestas adaptativas hacia algunos caracteres morfológicos (Wainwright, 1994; Rubio-Pérez, 2005). Pero también podrían estar involucrados aspectos de su ecología, como es la dieta (hábitos alimentarios), que podrían ser causales de la diferenciación morfológica entre poblaciones y sexos (Losos et al., 2003).

El presente estudio, considera la morfología y ecología de ocho razas cromosómicas (caracterizadas por Arévalo et al., 1991) del complejo *Sceloporus grammicus*. Esta clasificación, se debe a que en el complejo se reconoce la presencia de especies incipientes “dos o más poblaciones divergentes que están sustancialmente pero no completamente aisladas reproductivamente hablando”, y de reciente separación (Rubio-Pérez, 2005). Esta diversificación se ha denominado desde un punto de vista ecológico-evolutivo como “radiación de moradores de grietas”, siendo un comportamiento compartido con otras especies del género *Sceloporus*, como son las de los grupos *S. torquatus* y *S. megalepidurus* (Sites et al., 1992). Los moradores de grietas ocupan espacios entre las rocas, corteza de los árboles (*Quercus* sp.), y en huecos de plantas (*Yucca* sp. y *Opuntia* sp.; Hall, 1973). Sites et al. (1992) mencionan que este comportamiento puede ser un carácter derivado que evolucionó sólo una vez en el género *Sceloporus* y que es una consecuencia de la pérdida del comportamiento de dejar de esconderse en la tierra. Considerando que en estas especies moradoras de grietas tuvo que ocurrir un gran cambio evolutivo y ecológico en la manera de explotar el hábitat (as) en que viven.

Los estudios enfocados a analizar la relación entre la morfología y el ambiente (uso del hábitat, clinas ambientales, nicho ecológico) han sido abordados en reptiles. Por ejemplo, los trabajos de Michaud y Echternacht (1995) quienes analizan la variación morfológica entre ocho poblaciones de la lagartijas *Anolis carolinensis* en su área de distribución, en un gradiente altitudinal del sur-este de Estados Unidos. Losos et al.

(2003) y Vanhooyndock e Irschick (2002), en el mismo contexto que los autores anteriores, trabajaron con poblaciones de *Anolis* en el área del Caribe, y evaluaron los límites de especies a través de la relación entre el microhábitat y la morfología. En el caso de los phrynosomatidos, también se han llevado a cabo trabajos en los que se analiza la relación morfología y microhábitat (Herrel et al., 2002; Rubio-Pérez, 2005). En el presente trabajo, se analizan 46 caracteres morfológicos y 13 características ecológicas (uso de microhábitat y componentes de su estructura, dieta y biología reproductiva) de ocho razas cromosómicas del complejo *S. grammicus*, y se establece la relación entre dichos caracteres en función de los diseños morfológicos que presentan como una consecuencia de los ambientes en los que ocurren y a los que responden de manera diferente.

2.1. MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO-Los ejemplares recolectados para este trabajo provienen de nueve localidades; ocho de estas, se encuentran en el estado de Hidalgo, Parque Nacional El Chico, Mineral del Chico (HS), Alrededores de Pachuca, Mineral de la Reforma (LS), Huichapan y Jonacapa, Huichapan (FM1), Emiliano Zapata, Tizayuca (FM2), San Miguel Regla, Huasca de Ocampo (FM3) La Mojonera, Zacualtipan (F5), La Manzana, Zimapan (F5+6), y cabecera Municipal de Cahuacan, Cahuacan (F6), está última se localiza en el Estado de México (INEGI, 1994; Fig. 2.1; *ver apartado sitios de colecta*).

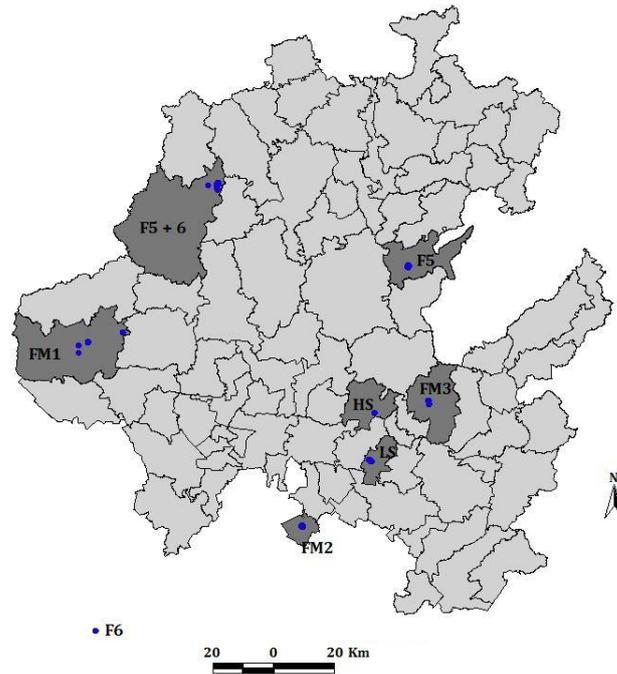


FIG. 2.1. Mapa del área de estudio para las poblaciones de las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus*.

Las razas HS, FM3, F5, F5+6 y F6 se caracterizan por presentarse en tipos de vegetación de pino, pino-encino y encino, en tanto que LS, FM1 y FM2, ocurren en ambientes con tipo de vegetación predominante xerófilo. Por otra parte, se presenta la distribución de las razas cromosómicas sólo para el estado de Hidalgo; las localidades que aparecen en el mapa (Fig. 2.1) fueron tomadas de Arévalo et al. (1991), Chávez-Calzada (2008), y este estudio (Ver mapa, Fig. 2.2).

SITIOS DE COLECTA-1- El Cerezo, Parque Nacional El Chico "PNEC", Mineral El Chico, Hgo. (HS). Se recolectaron ejemplares dentro del PNEC (20° 10' 09" N, 98° 43' 31" O). El tipo de vegetación predominante de esta localidad es bosque de pino-encino y encino. La altitud promedio es de 2450 msnm. La temperatura y precipitación promedio anual es de 14.9°C y 1502.6 mm, respectivamente.

2- Alrededores de Pachuca, Mineral de la Reforma, Hgo. (LS). Se colectó al suroeste de la Ciudad de Pachuca (20° 03' 06" N, 98° 44' 24" O), en los límites con el Municipio de Mineral de la Reforma, en la colonia La Noria. El clima es semiseco, siendo los tipos de vegetación, el xerófilo y mezquital. La altitud del sitio es de 2348 msnm, y la

temperatura y precipitación promedio anual oscilan entre 14.2 °C y 386.8 mm, respectivamente.

3- Huichapan (Huichapan y Jonacapa), Huichapan, Hgo. (FM1). Las colectas se llevaron a cabo en los alrededores de Huichapan (20° 19' 32" N, 99° 07' 44" O) y en el poblado de Jonacapa (20° 26' N, 99° 31' O), 10 km al sureste de la cabecera Municipal de Huichapan. En ambos sitios se presenta un clima seco, cuyo tipo de vegetación está conformada por elementos del tipo xerófilo y mezquital; a una elevación de 2098 (Huichapan) y 2287 (Jonacapa) msnm. La temperatura promedio para ambos sitios oscila entre los 16°C y la precipitación es de 437.1 mm.

4- Emiliano Zapata, Tizayuca, Hgo. (FM2). Los ejemplares se recolectaron en La Colonia Emiliano Zapata (19° 51' 30" N, 98° 57' 31" O), localizada a 5 km al sur del Municipio de Tizayuca. El clima es semiseco con vegetación predominante xerófila, y elementos de mezquital y pastizal inducido y cultivado: y una altitud de 2312 msnm, la temperatura es de 14.9°C y la precipitación promedio anual de 600.5 mm.

5- San Miguel Regla, Huasca de Ocampo, Hgo. (FM3). Se colectó a los alrededores de Huasca de Ocampo (20° 13' 11" N, 98° 33' 39" O). Vegetación de pino-encino, con algunos elementos xerófilos; altitud de 2074 msnm. La temperatura promedio anual es de 15.3°C y precipitación de 854.7 mm.

6- La Mojonera, Zacualtipan, Hgo. (F5). Los ejemplares fueron colectados en la localidad de La Mojonera (20° 37'35" N, 99° 02' 33" O), localizada a 2.8 km al sureste de Zacualtipan. La vegetación predominante corresponde a elementos de pino-encino y encino; la altitud es de 2062 msnm. La temperatura y precipitación promedio anual es de 13.6°C y 2047 mm, respectivamente.

7- La Manzana, Zimapan, Hgo. (F5+6). El sitio de colecta es La Manzana (20° 52' 14" N, 99° 13' 20" O) que se encuentra a una elevación de 2507 msnm. Esta se encuentra aproximadamente a 22 km al norte de la cabecera municipal de Zimapan. Presenta un clima templado y el tipo de vegetación es particularmente de bosque de pino, encino y pino-encino. La temperatura y precipitación promedio anual oscilan entre los 18.3°C y 1391 mm, respectivamente.

8- Cahuacan, Cahuacan, Edomex. (F6). Las recolectas se realizaron en los alrededores de la cabecera Municipal de Cahuacan (19° 33' N, 99° 36' O), Estado de México. La elevación promedio es de 2583 msnm. El tipo de vegetación es de bosque de

pino-encino. La temperatura promedio anual es de 12°C y la precipitación de 1200 mm (García, 1973; Rzedowski, 1978; INE-SEMARNAT, 2007; Pavón-Meza-Sánchez, 2009).

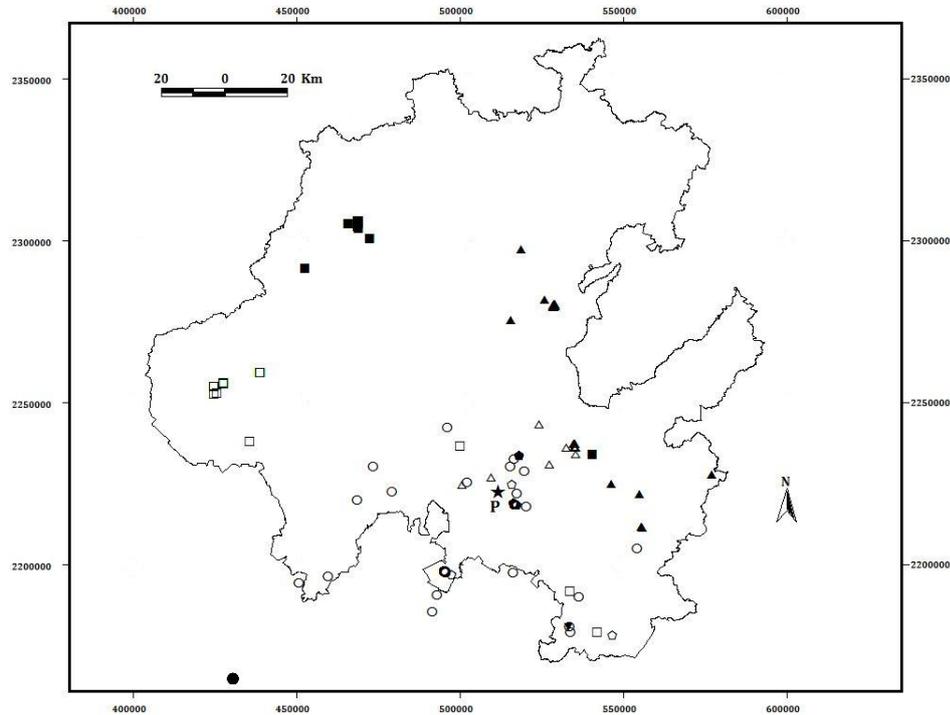


FIG. 2.2. Mapa de distribución para las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus* en el estado de Hidalgo. Los sitios en el mapa, fueron tomados de Arévalo et al. (1991), Chávez-Calzada (2008), y presente estudio. ▼ S , ● HS , ◑ LS , □ FM1 , ○ FM2 , △ FM3 , ▲ F5 , ■ F5+6 y ● F6 . Se incluye también a F6.

SELECCIÓN DEL GRUPO DE ESTUDIO-El presente trabajo contempla como grupo de estudio a poblaciones de ocho razas (S “HS y LS”, FM1, FM2, FM3, F5, F5+6, y F6) cromosómicas del complejo *S. grammicus* con base en la caracterización de los cariotipos descritos por Arévalo et al. (1991) para la zona centro de México.

COLECTA DE LOS EJEMPLARES Y TAMAÑO DE LA MUESTRA-Para este estudio se recolectaron un total de 249 ejemplares, la colecta de los mismos se llevó a cabo de manera bimestral a partir de febrero de 2007 y hasta diciembre de 2008. Las técnicas convencionales de colecta y toma de datos morfológicos y ecológicos que se consideraron son las ya establecidas previamente en estudios herpetológicos (Casas-Andreu et al., 1991). Los

organismos se recolectaron con ayuda de pinzas, ligas de plástico y en ocasiones con la mano, considerándose el horario de actividad (de 09:00 a 17:00 horas), que ha sido sugerido previamente para poblaciones de las razas cromosómicas de Hidalgo (Leyte-Manrique, 2006).

A los ejemplares recolectados, se les tomaron *in situ* datos morfológicos estándar y datos ecológicos como el tipo de microhábitat, altura de la percha, cobertura de rocas, vegetación y suelo desnudo en porcentaje alrededor del microhábitat, microhábitat más cercano (distancia y altura de éste en relación al microhábitat donde se observó por primera vez al ejemplar), temperatura ambiental y del microhábitat, así como también el peso (con ayuda de una balanza manual de 10 g, marca Pesola) y la temperatura cloacal (con un termómetro cloacal; Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique, 2006).

Los organismos se transportaron en bolsas de yute al laboratorio de Ecología de Poblaciones del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, para posteriores análisis de morfología y ecología (dieta y biología reproductiva).

TRATAMIENTO DE LOS EJEMPLARES-Los ejemplares recolectados fueron sacrificados por medio de congelación (disminuyendo su metabolismo) y posteriormente se fijaron con formol al 10%, dejándolos con este fijador de dos a tres días, posteriormente se lavaron con agua. Y se les asignó un acrónimo para su identificación (etiqueta), preservándose en alcohol al 70 % (Casas-Andreu et al., 1991).

2.2. MORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA-En este trabajo se revisaron y analizaron 46 caracteres morfológicos en los que se incluyen caracteres morfométricos (de longitud en mm; ejemplo, longitud hocico cloaca = LHC; con ayuda de un vernier digital; Fig. 2.3), merísticos (de cantidad; ejemplo, escamas dorsales = EDOR), escutelación (ejemplo, tipo de escamas; con ayuda de un microscopio estereoscópico de dos objetivos) y patrones de coloración (ejemplo, coloración de la zona gular). Estos últimos se determinaron con la ayuda de las tablas de color de suelo de Munsell (1994), y fueron codificados, asignándoles un valor, que sirviera para su posterior análisis estadístico (Leyte-Manrique, 2006; ver en anexo I, la descripción de los caracteres analizados). Los

caracteres considerados en este trabajo, se basaron en los propuestos por Nieto-Montes de Oca (1987), Sites (1982), Lara-Góngora (2004) y Leyte-Manrique (2006).

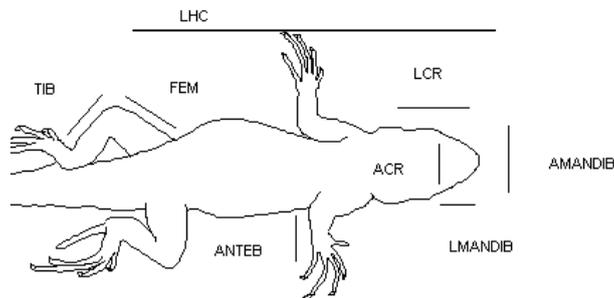


FIG. 2.3. Caracteres morfométricos analizados en este estudio. LHC = longitud hocico cloaca, TIB = tibia, ANTEB = antebrazo, FEM = fémur, ACR = ancho del cráneo, LCR = largo del cráneo, LMANDIB = largo mandíbula, y AMANDIB = ancho mandíbula.

CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA-En este estudio se consideraron 13 características ecológicas, nueve para el tipo de microhábitat y su estructura (tomadas de Rubio-Pérez, 2005), dos relacionadas con dieta y dos de su biología reproductiva (tamaño de camada y longitud hocico cloaca de las hembras; Ramírez-Bautista et al., 2005; ver anexo I). Así mismo, cabe señalar que para el análisis de las dos características enfocadas a la dieta (la técnica utilizada fue la propuesta por Acosta, 1982), se identificaron los tipos de presas a nivel de orden con ayuda de las claves de Borror y White (1970) y Borror et al. (1981).

2.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los datos morfológicos y ecológicos considerados en este trabajo fueron evaluados por medio de métodos estadísticos que incluyen análisis multivariados de análisis discriminantes, que se llevaron a cabo para ver cuáles son las variables morfológicas y ecológicas que están explicando las diferencias entre las razas, considerando las más significativas, es decir aquéllas que presentaron un valor de significancia de P menor a 0.05; así como análisis de conglomerados “de distancia euclidiana” para establecer la similitud morfológica y ecológica entre las razas, e identificar cuáles son más similares entre sí (Irschick et al., 1997); y análisis de componentes principales “PCA”.

Los análisis multivariados anteriormente señalados son exploratorios y permiten simplificar y relacionar variables medibles entre individuos que pueden ser contrastados a partir de la descripción de un conjunto de datos (Vanhooydonck e Irschick, 2002; Ramette, 2007). Estos métodos son recomendados para analizar datos morfológicos y ecológicos (Agapow et al., 2004; Sites y Marshall, 2004; Ramette, 2007).

Para establecer la existencia de diferencias morfológicas entre hembras y machos de cada población, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) no paramétrico de Kruskal-Wallis (H). Posteriormente se corrió un análisis discriminante-previo a ello-se ajustaron los datos mediante una prueba de F “de igualdad de varianzas” para evaluar las diferencias entre razas y sexos con la finalidad de agrupar a ambos sexos en razón de sus similitudes morfológicas analizadas.

El dimorfismo sexual entre machos y hembras de cada raza fue analizado a partir de una prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov, que permite el análisis de muestras no homogéneas. Para conocer la relación entre estructuras mandibulares y tamaño de presa, se llevó a cabo un análisis de regresión lineal. Mediante un análisis de varianza no paramétrico de “Kruskal-Wallis” se determinaron diferencias estadísticas entre las hembras de las razas con respecto a la longitud hocico cloaca (LHC) y tamaño de camada (TC), y se igualaron las varianzas mediante una prueba de F, y se llevó a cabo un análisis de regresión lineal entre la LHC y el TC.

Finalmente, por medio de un análisis de correlación canónica (ACC) se avaluó la correlación entre los caracteres morfológicos y ecológicos, como es el tipo de microhábitat y componentes de su estructura (Rubio-Pérez, 2005; anexo I). Las variables morfológicas fueron consideradas como dependientes, y las ecológicas como independientes. El índice de correlación canónica (R_c) refleja el grado de asociación entre los grupos de variables y su valor va de 1 a -1. El índice de redundancia (IR) es una prueba de significancia del valor obtenido de R_c , y se calcula por medio de la siguiente fórmula:

$$IR = R_c \sqrt{(n-2) / \sqrt{1-R_c^2}}$$

Dónde:

R_c = el valor de índice de correlación canónica; n = total de las variables analizadas; R_c^2 = el cuadrado del coeficiente de correlación canónica. El valor de R_c^2 muestra la cantidad de varianza de los caracteres morfológicos que es explicada por las variables

ambientales, en tanto mayor sea este valor, es posible suponer que no hay efecto de la historia evolutiva del grupo sobre dichos caracteres (Rubio-Pérez, 2005).

Los resultados obtenidos en este trabajo se expresan con un valor medio \pm D.E (desviación estándar), y fueron desarrollados con el programa estadístico InfoStat versión 2.1. Cabe señalar que la caracterización de los datos morfológicos, ecológicos y reproductores, se realizó con base en trabajos previos de las diferentes poblaciones (razas cromosómicas), así como de aquellos afines: morfología (Nieto-Montes de Oca, 1987; Sites, 1982; Lara-Góngora, 2004), ecología, uso de microhábitat (Davor y Duarte, 1995; Vanhooydonck et al., 2000; Herrel et al., 2002; Rubio-Pérez, 2005), dieta (Gadsden-Esparza y Palacios-Orana, 1995; Leyte-Manrique, 2006) y reproducción (Jiménez-Cruz et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., 2006; Hernández-Salinas, 2007).

2.4. RESULTADOS

2.4.1. **MORFOLOGÍA**-Mediante el empleo de ANOVA's, se encontró que existen diferencias morfológicas significativas ($P < 0.05$) entre las ocho poblaciones estudiadas (ver apartados 2.4.1.1, 2.4.1.2, 2.4.1.3 y 2.4.1.4). En el caso de los caracteres morfométricos LHC, TIBIA, ANTEBRAZO y LCr., se observaron diferencias significativas ($F_{7, 249} = 3.5, P = 0.02$) entre las ocho razas. Para los caracteres merísticos en 12 de 16 se observan diferencias significativas ($F_{7, 249} = 4.6; P = 0.001$) en EDOR, EVENTR, EM, SCILIAR, LS, SPM, SONM, LAUREC, NEI/CND, ERIP, IFL y NLFW.

Con respecto a los caracteres de escutelación, seis de ellos (CN, FPVENTR, PPVENTR, TQ, IMBRIC y FLC), presentaron diferencias significativas ($F_{7, 249} = 5.2, P = 0.004$). Finalmente, en los patrones de coloración se observan también diferencias significativas ($F_{7, 249} = 6.2, P = 0.003$) en el CDOR, C.VENTR, CPV, CAG y TCSSLPO (Ver en anexo I, los acrónimos y significado los caracteres morfológicos).

Posteriormente mediante análisis discriminantes se llevó a cabo la extracción de aquellas variables morfológicas que pueden explicar mejor la variación morfológica entre las razas, es decir los caracteres diagnósticos que dan la pauta para poder establecer diferencias entre las poblaciones de las razas en relación a su morfología (Cuadro 2.1).

CUADRO 2.1. Valores de los análisis discriminantes de Wilks Lambda para cada tipo de caracteres morfológicos por separado. Morfométricos (WL = 0.005; $F_{7, 249} = 3.55; P = 0.05$); merísticos (WL = 0.001; $F_{7, 249} = 4; P = 0.001$); multiestado y/o escutelación (WL = 0.005; $F_{7, 249} = 9.7; P < 0.05$); patrones de coloración (WL = 0.007; $F_{7, 249} = 3.74; P = 0.001$).

Caracter	Morfométricos		Merísticos			Multiestado			Patrones de coloración			
	F	P	Caracter	F	P	Caracter	F	P	Caracter	F	P	
LHC	6.27	0.001	EDOR	3.7	0.005	IMBRIC	27.4	0.001	C VENTR	3.4	0.008	
TIB	2.2	0.01	EVENTR	7.9	0.01	TQ	7.6	0.01	CDOR	4.03	0.03	
ANTB	4.26	0.003	SCILIARES	5.6	0.03	PPVENTR	9.9	0.01	CAG	4.1	0.04	
LCr	4.13	0.03	ERIP	3.6	0.04	FPVENTR	7.3	0.02	TCSLPO	16.3	0.01	
			EM	2.8	0.02	FLC	11	0.01	CRPFEM	5.5	0.003	
			SPM	8.8	0.01	CN	3.5	0.02	CPV	12.2	0.002	
			SONM	4.5	0.001							
			LS	9.1	0.01							
			IFL	4.6	0.03							
			LAUREC	13.2	0.01							
			NEI/CND	3.5	0.02							

MORFOMÉTRICOS- LHC, la raza FM2 se distingue de las demás por presentar una mayor LHC (60; 40-73 mm.), las razas HS y F6 presentaron en promedio una LHC de 49.1 y 51.1, respectivamente. Mientras que las razas LS, FM1, FM3, F5 y F5+6, presentaron una LHC promedio de 52.5 a 56.1. (Fig. 2.1). La longitud de la TIB en FM2 (6.8-16 mm) y F5 (7.2 a 18 mm.) fue mayor que en las demás razas (HS, LS, FM1, FM3, F5+6 y F6; 10.2 mm; Fig. 2.2). ANTB, esté presentó en promedio de 9.4 a 9.6 mm, para las razas FM2 y F5; en las demás razas fue de 7.8 a 8.6 mm (Fig. 2.3). LCr., en FM2 presento en promedio 13.7 mm. En FM1 y F5+6 fue de 12.4 a 12.7 y para las razas HS, LS, FM3, F5 y F6 de 11.4 a 11.9 mm (anexo II).

MERÍSTICOS- EDOR (escamas dorsales), la raza FM2 presentó el mayor número, con un promedio de 79 (70-95); y el menor número lo presentaron F5+6 (61; 49-72) y HS (62; 59-67, Fig. 2.5); ERIP (escamas alrededor de la interparietal). FM2 presenta 15 escamas; HS, LS, FM3, F5 y F6, 14; FM1 y F5+6, 13 (Fig. 2.5); SCILIARES (escamas ciliares). HS, LS, FM1 y F6 presentan cinco escamas en promedio. FM2, FM3, F5 y F5+6 presentan seis escamas en promedio (Fig. 2.5); NLFW (número de líneas en forma de W en el dorso); F5+6, presenta cinco. HS, LS, FM1, FM2, FM3, F5 y F6 presentan en promedio cuatro (Fig. 2.5); EVENTR (escamas ventrales), F5+6 presenta en promedio 25 escamas (16-31); F6,

F5, FM3, HS de 19 a 20.4; LS, FM2 y FM1 de 21.3 a 22.8 (Fig. 2.6); EM (escamas mentonales), LS presenta en promedio 13 (18-19), HS, FM1, FM2, FM3 y F5 de 9.6 a 11 escamas, y F6 ocho escamas (Fig. 2.7); IFL (escamas infralabiales), HS, FM1, FM2, FM3 y F5, presentan cinco escamas; LS, F5+6 y F6 presentan seis escamas (Fig. 2.7); LS (lámelas subdigitales), F5 presenta en promedio 18 (14-20), LS, 19. HS, FM1, FM2, FM3, F5+6, y F6, 20 lámelas (Fig. 2.8); SPM (escamas supraoculares mediales) en dos hileras para la raza FM2, en las demás razas (HS, LS, FM1, FM3, F5, F5+6, F5 y F6) se presentan en una sola hilera. En promedio numérico, FM2 presenta 11 escamas; F5 y F5+6 tienen seis, F6 presenta ocho; HS, LS, FM1 y FM3 exhiben siete escamas (Figs. 2.9a y b, anexo II); SONM (escamas supraoculares no mediales), de 21 a 23 escamas en F6 y LS; de 24 a 25 en FM1, FM2 y F5+6; 26 HS y FM3, y 28 escamas para F5 (Figs. 2.9a y b); LAUREC (número de escamas en los lóbulos auriculares), HS, FM1, FM2, FM3, F5 y F6 presentan cuatro escamas, y LS y F5+6 cinco escamas (Fig. 2.10); NEI/CND (número de escamas entre la escama posterior a la interparietal y el collar nucal), HS, FM1, FM3, F5 y F5+6, presentan 18 escamas, y LS, FM2 y F6 22 (Fig. 2.11; anexo II).

ESCUTELACIÓN- IMBRIC (escamas imbricadas), HS, FM1, FM3 y F5, se presentan de manera triangular, en LS, FM2, F5+6 y F6, en punta (Fig. 2.12); TQ (tipo de quilla en las escamas), HS, FM3, F5, F5+6 y F6, exhiben el tipo recto, y LS, FM1 y FM2 el tipo triangular; FLC (franja lateral negra del cuello) HS, FM1, FM2, FM3, F5 y F6 presentan la franja lateral negra del cuello extendida al hombro, LS y F5+6 no presentan la franja lateral del cuello extendida al hombro (Fig. 2.13a, b). CN (collar nucal) LS, FM2, FM3 y F6 exhiben el collar nucal cerrado, HS, FM1, F5 y F5+6 presentan el collar nucal abierto (Figs. 2.14a y b); PPVENTR (posición parches ventrales) en HS y LS el parche se localiza en la parte alta de la zona ventral y en FM1, FM2, FM3, F5, F5+6 y F6, se localiza en medio de la parte ventral del cuerpo (Figs. 2.15a y b); FPVENTR (forma parches ventrales) en FM2, FM3 y F6 parches de forma recta, para HS, LS, FM1, F5 y F5+6 parches en forma de triangulo (Fig. 2.16; anexo II).

PATRONES DE COLORACIÓN- CDOR (coloración dorsal). HS, LS, FM2, FM3 y F5+6 (Fig. 2.17a) exhiben color que va del gris claro y oscuro al verde olivo; FM1, F5 y F6 presentan color del verde intenso al pardo (Fig. 2.17b,). CAG (coloración área gular) HS, FM1, FM3,

F5+6 presentan un patrón de color azul (frecuencia del 70 %); LS y FM2 de color naranja (78 %) y amarillo (90 %) en promedio, respectivamente, y F5, cobrizo (Figs., 2.18a, b, c, d y e). CPVENTR (coloración ventral), HS, LS, F5+6, exhiben color crema; FM2, FM3, F5 y F6, color naranja de claro a intenso, y FM1, color gris (Fig. 2.19). CRPFEM (patrón de coloración de la región postfemoral), HS, FM1, FM2, FM3, F5, F5+6 y F6, exhiben la forma de anillos blancos continuos; en LS sin anillos y con bandas paralelas continuas (Fig. 2.20). TCSLPO (tipo básico de la sección lateral del cuerpo) HS y FM1 presentan el tipo horizontal; LS, FM3, F5, F5+6 y F6 moteado, y FM2, reticular (Fig. 2.21; anexo II).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS- Se presenta el análisis discriminante y la manera en que quedan agrupadas las razas en función de su similitud o disimilitud morfológica (Cuadro 2.1; Fig. 2.4).

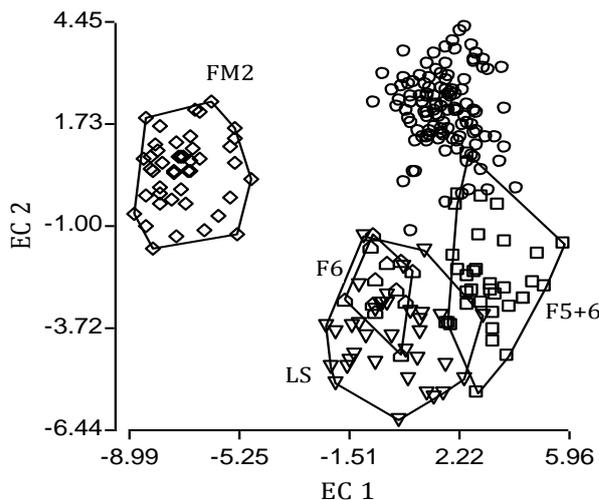


FIG. 2.4. Agrupamiento de las ocho razas en cinco grupos o morfotipos (MT): MTI = FM2, MTII = F6, MTIII = LS, MTIV = F5+6, y MTV = HS, FM1, FM3 y F5.

PCA Y ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS (CLÚSTER)- Una vez identificadas las variables morfológicas que fueron significativas (27) a partir de los análisis discriminantes, se procedió a efectuar un PCA, encontrando que son 15 caracteres los que explican la variación morfológica entre las razas. De esta manera se observa que el componente uno explica el 38 % de la variación entre las razas, y el componente dos, el 34 %. Explicando

ambos una variación total del 72 %. (Fig. 2.5). Para el caso, se consideran altamente relacionados aquellos caracteres arriba del 0.60%. (Cuadro 2.2).

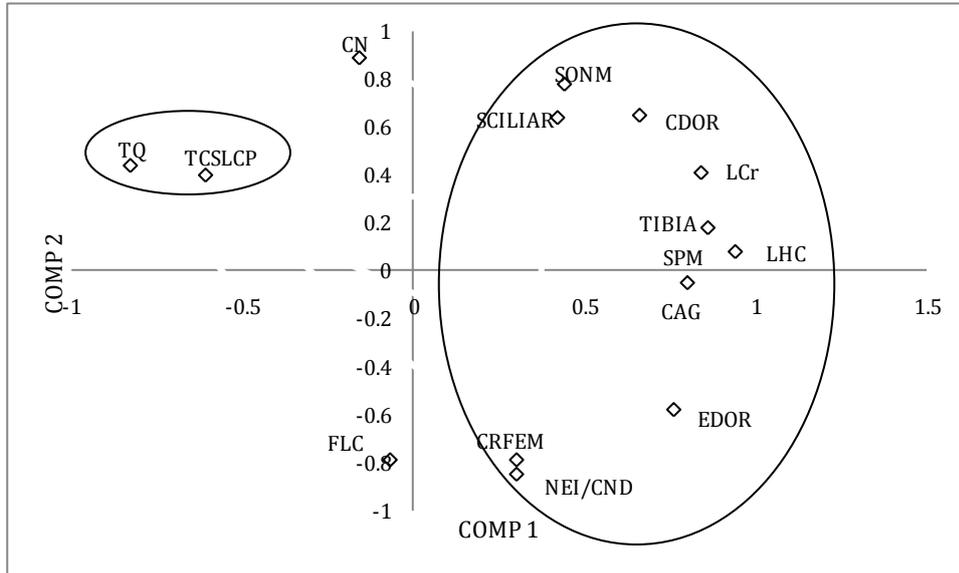


FIG. 2.5. Análisis de componentes principales (PCA) en el que se muestran los caracteres morfológicos que explican la variación entre las ocho razas cromosómicas. Sólo se presentan los caracteres morfológicos relacionados con valores arriba de 0.60, para ambos componentes (Ver cuadro 2.2).

CUADRO 2.2. Análisis de componentes principales de las características morfológicas que explican la variación entre razas. Los valores marcados en negritas se refieren a aquéllos caracteres que indican variación entre las poblaciones y están altamente correlacionados con el respectivo componente (COMP), e indican diferencias morfológicas a nivel de poblaciones.

	COMP 1	COMP 2	
Autovalor	6.08	5.4	
Variación explicada	38 %	34 %	$\Sigma = 72 \%$
LHC	0.94	0.08	
LCr	0.84	0.41	
SCILIAR	0.42	0.64	
SONM	0.44	0.78	
NEI/CND	0.3	0.85	
EDOR	0.76	-0.58	
TQ	- 0.83	-0.44	
FLC	- 0.07	-0.79	
FPVENTR	0.43	0.52	
CDOR	0.66	0.65	
CVENTR	0.56	0.33	
CAG	0.82	0.05	
CRFEM	0.3	-0.79	
TCSLCPO	-0.61	0.4	
TIBIA	0.86	0.18	
CN	-0.16	0.89	

Una vez efectuado el PCA se procedió a realizar un análisis de conglomerados, con la finalidad de ver la distancia entre razas, es decir, cuáles son más parecidas morfológicamente (Fig. 2.6). El análisis de conglomerados se basa en la correlación cofenética que presentan las razas con respecto a las variables morfológicas analizadas, siendo el valor de esta correlación de 0.941. De acuerdo a su similitud morfológica se agrupa a las razas en cinco morfotipos.

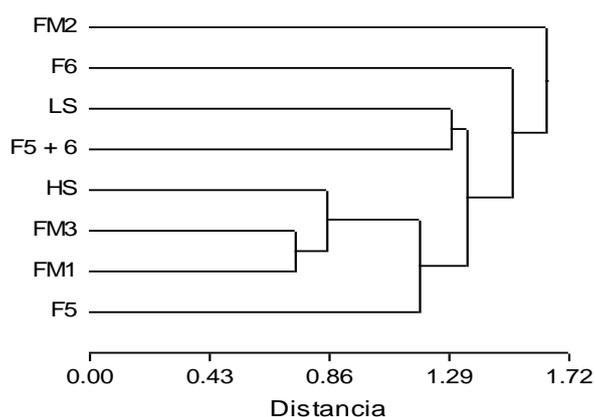


FIG. 2.6. Distancia entre razas cromosómicas. Los análisis de conglomerados dan como resultados cinco grupos en los que se agrupa a las razas como morfotipos (MT): MTI = FM2, MTII = F6, MTIII = LS y F5+6, MTIV = HS, FM3 y FM1, y MTV = F5.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE MACHOS Y HEMBRAS DE CADA POBLACIÓN- Se presentan los resultados que se obtuvieron al comparar hembras y machos de cada población. De los 46 caracteres morfológicos comparados para las hembras, 26 fueron significativos de acuerdo con el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis, y en el caso de los machos, 30 fueron significativos. Se muestra la agrupación para hembras y machos, resultado del análisis discriminante (Figs. 2.7a y b; ver en anexo III, cuadros 1 y 2, respectivamente; los valores de la prueba "H").

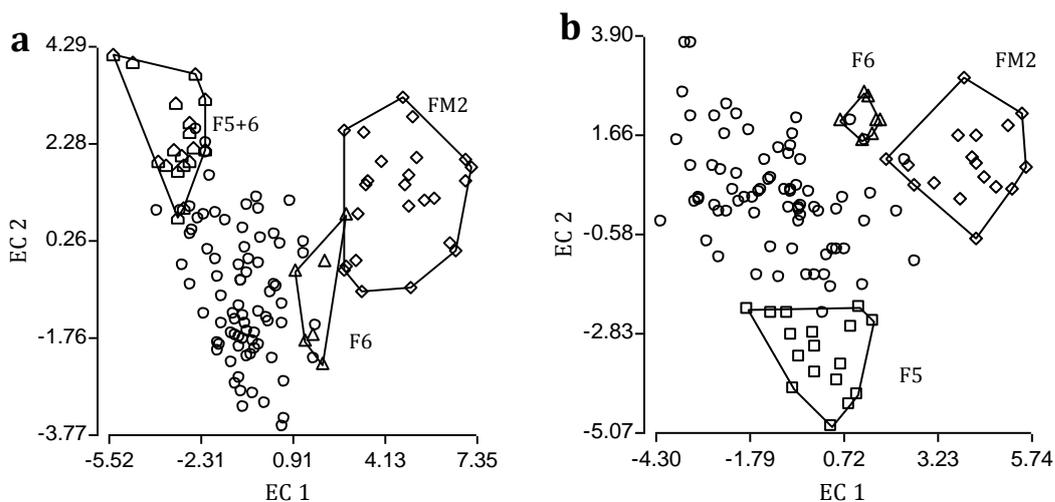


FIG. 2.7. Agrupación de hembras (a) y machos (b), a partir del análisis discriminante de sus características morfológicas.

DIMORFISMO SEXUAL-Mediante una prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov, se encontró que entre hembras y machos de cada raza, existen diferencias morfológicas (Ver en anexo IV, Cuadro 1; las variables morfológicas, y el valor de *P* "probabilidad").

2.4.2. **ECOLOGÍA: MICROHÁBITAT**

MICROHÁBITAT- Para este estudio se caracterizaron un total de 15 microhábitats (MH), siendo los más comunes las rocas, bardas, tabiques, nopales, magueyes y troncos, y los menos explotados fueron los montículos de tierra, láminas de cartón y fierro, llantas y cámaras de llantas. Sin embargo, y para fines prácticos, se agruparon en cinco grandes grupos: rocas, arbustos, arbóreos, terrestres, y otros (Fig. 2.8). Por otra parte, y para ver si entre las razas se presentaban diferencias en cuanto al número de MH explotados, se llevó a cabo un ANOVA, en el cual se observó que entre las razas existen diferencias

significativas ($F_{7,243} = 6.71$; $P = 0.01$) en cuanto al número de microhábitats (MH) que estas explotan (Fig. 2.9).

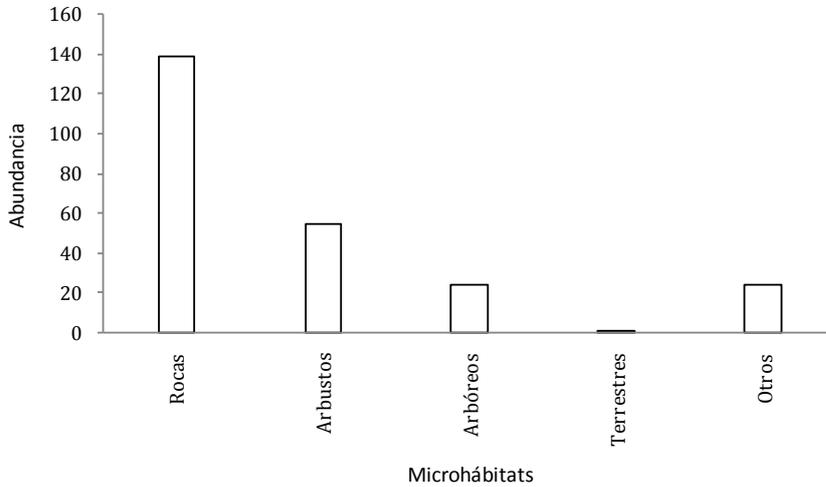


FIG. 2.8. Microhábitats explotados por las lagartijas de las ocho razas de *Sceloporus grammicus*. Rocas (bardas, piedras, tabiques), arbustos (magueyes, nopales, hierbas), arbóreos (árboles, troncos caídos y vigas de madera), terrestres (montículo de tierra), y otros (llantas, láminas, sillones, etc.).

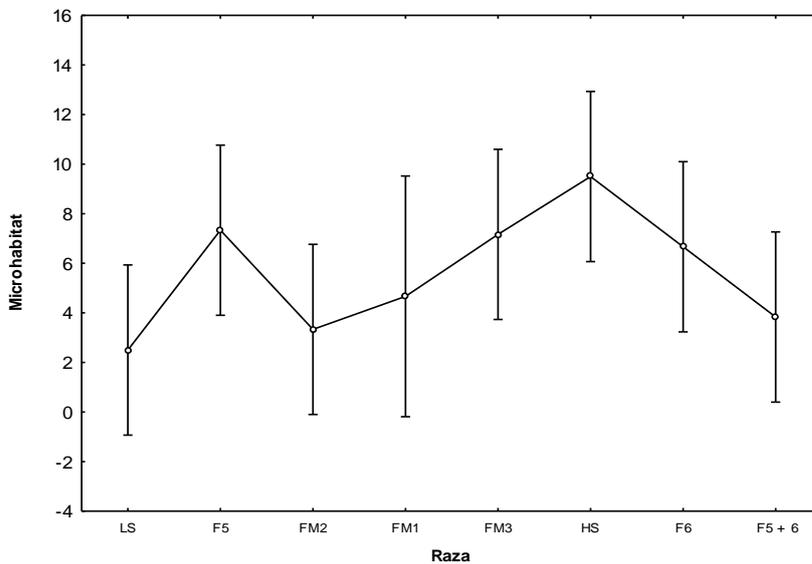


FIG. 2.9. Número de MH explotados en promedio por cada una de las razas cromosómicas.

Mediante un análisis discriminante, se observó que el TMH explotado y componentes de su estructura (TMH, APERCH, CV %, CR %, CS %, DMH+C, MH+C y ALTMH+C), presentaron diferencias significativas (WL; 0.001, $F_{7, 243} = 12.4$, $P = 0.001$) entre razas. A partir de estos resultados, se generó un análisis de conglomerados, el cual indica una correlación cofenética de 0.73 a partir de los datos ecológicos más significativos. Por lo que, las razas se pueden agrupar en cinco grupos ecológicos que aquí se denominarán como ecotipos (ET): ETI = LS, FM1, FM2, ETII = HS, ETIII = F6, ETIV = FM3 y F5+6, y ETV = F5 (Fig. 2.10).

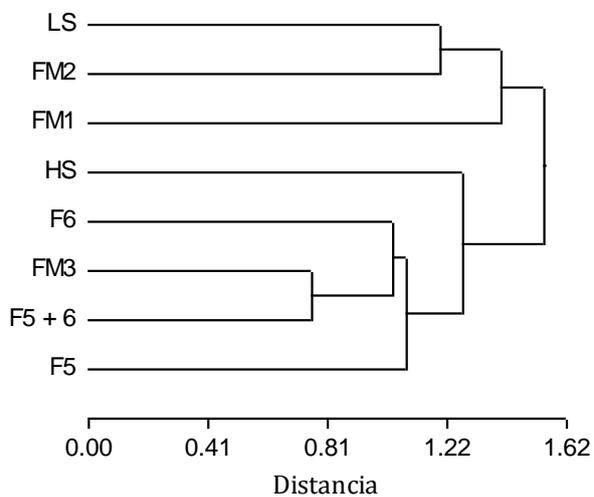


FIG. 2.10. Agrupación de las razas cromosómicas con respecto a su similitud ecológica (microhábitat y componentes de su estructura).

VARIACIÓN ECOLÓGICA ENTRE HEMBRAS Y MACHOS DE CADA RAZA- Entre hembras de cada raza se presentaron diferencias significativas con respecto a las variables ecológicas del tipo de microhábitats y algunos elementos de su estructura (TMH, $H = 15$, $P = 0.02$; APERCH, $H = 13$, $P = 0.05$; CV %, $H = 14.24$, $P = 0.006$; CR %, $H = 14.4$, $P = 0.03$; CS %, $H = 16.7$, $P = 0.01$; ACTIV, $H = 16.7$, $P = 0.01$). Para los machos se encontraron también diferencias significativas en TMH ($H = 26.6$, $P = 0.03$), APERCH ($H = 33.7$, $P = 0.001$), CV % ($H = 34.2$, $P = 0.001$), CR % ($H = 19.2$, $P = 0.003$), CS % ($H = 24.3$, $P = 0.003$).

2.4.3. DIETA

La dieta de las lagartijas de las ocho poblaciones de las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus*, se compone de tres tipos de presas: insectos (Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Orthoptera y Lepidoptera), miriápodos (Miriapoda), y arácnidos (Araneae y Acaride). De estas presas, insectos como coleópteros e himenópteros (principalmente hormigas) fueron los más importantes en su dieta, dado que presentaron la mayor abundancia numérica y ocurrencia en los estómagos analizados (Cuadro 2.3).

CUADRO 2.3. Tipo de presas más frecuente en la dieta de cada raza. TP = tipo de presa, AN% = abundancia numérica en porcentaje. Localidades, *Hidalgo, ** Estado de México.

Raza	TP	AN %	Localidad
HS	Coleoptera	60	*El Cerezo, Mineral El Chico
	Hymenoptera	40	
LS	Hymenoptera	50	*Alrededores de Pachuca
	Coleoptera	30	
FM1	Coleoptera	45	*Huichapan y Jonacapa, Huichapan
	Hymenoptera	55	
FM2	Hymenoptera	43	*Col. Emiliano Zapata, Tizayuca
	Coleoptera	31	
FM3	Hymenoptera	47	*San Miguel Regla, Huasca
	Coleoptera	35	
F5	Coleoptera	58	*La Mojonera, Zacualtipan
	Hymenoptera	27	
F5+6	Hymenoptera	61	*La Manzana, Zimapan
	Coleoptera	29	
F6	Coleoptera	45	**Cahuacan, Cahuacan
	Hymenoptera	24	

Un análisis de regresión lineal mostró que sólo en dos de las razas (FM1, $r^2 = 0.77$, $P = 0.004$; FM2, $r^2 = 0.47$, $P = 0.02$, respectivamente) se presentó una relación entre las dimensiones de las estructuras mandibulares y el volumen de las presas ingeridas.

2.4.4. REPRODUCCIÓN

Mediante un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis, se observó que la LHC de las hembras presentó diferencias significativas ($H = 30.4$, $P = 0.001$) entre las ocho razas. Por otra parte, el análisis Post-hoc Fisher, mostró entre qué razas existen diferencias en

el TC (F5 y F6, $P = 0.04$; F5+6 y F6, $P = 0.02$; F6 y FM2, $P = 0.05$; FM2 y FM3, $P = 0.02$; Cuadro 2.4).

En cuanto al tamaño de los embriones o crías (LHC), se observó que a pesar de que estos no presentaron diferencias significativas ($H = 3.8$, $P = 0.60$), si difirieron en cuanto al volumen entre razas ($H = 13$, $P = 0.03$). Por otra parte, se encontró una relación positiva ($r^2 = 0.25$, $P = 0.03$) entre el TC y la LHC de las hembras (Fig. 2.11).

CUADRO 2.4. Tamaño de camada (TC) y longitud hocico cloaca (promedio) presente en las hembras adultas (preñadas) de las ocho poblaciones.

Razas	TC	Intervalo
HS	5.5±2.7	5-6
LS	6.2±2.5	4-9
FM1	5.5±1.87	2-7
FM2	7.1±2.5	4-10
FM3	5.2±1.6	2-8
F5	6.2±2.7	3-10
F5+6	6.4±2.1	2-8
F6	4.1±0.75	4-5

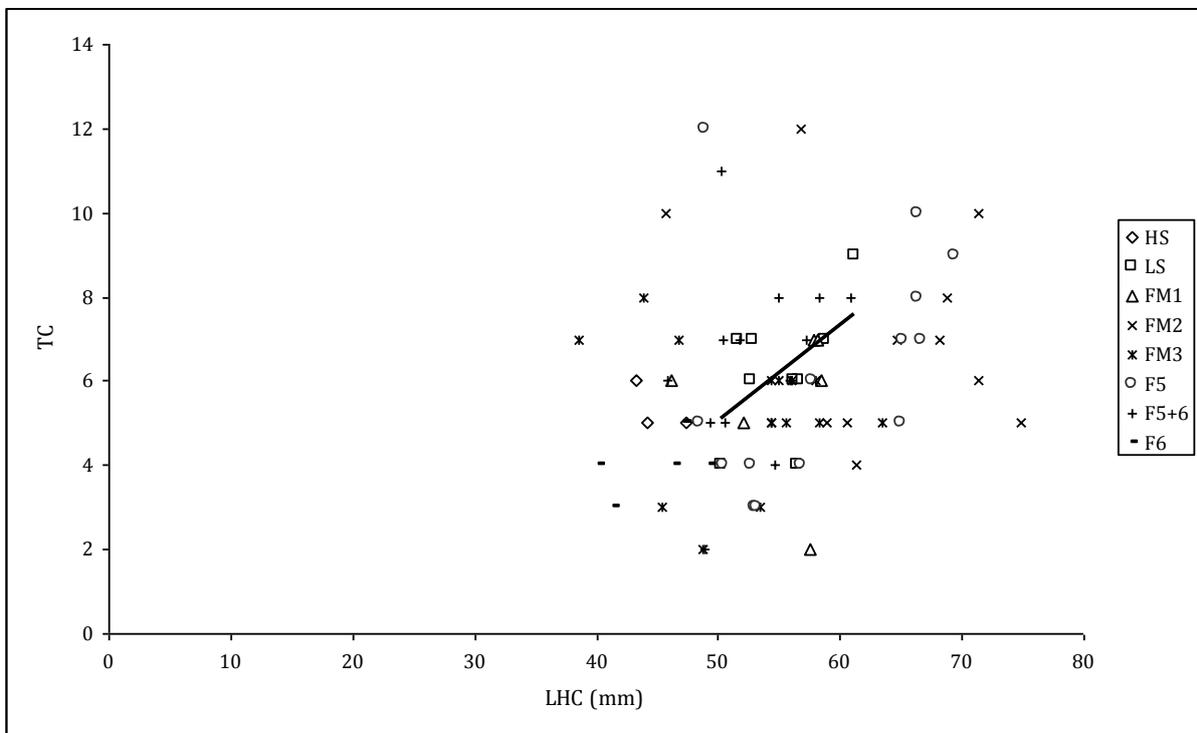


FIG. 2.11. Relación entre el TC y la LHC de las hembras para las ocho razas cromosómicas.

2.4.5. DISEÑO MORFOLÓGICO

Por otra parte, mediante un análisis de correlación canónica (ACC), cuya finalidad fue evaluar la correlación entre los caracteres morfológicos (se consideraron sólo aquéllos de las extremidades, como tibia, fémur, antebrazo, dimensiones de la cabeza como largo cráneo, ancho cráneo, largo de la mandíbula y ancho de la mandíbula) con las variables del microhábitat y los componentes de su estructura.

Considerándose en este caso a las variables morfológicas como dependientes, y las del microhábitat como independientes. Los resultados obtenidos a partir del análisis de correlación canónica muestran una alta correlación entre los caracteres morfológicos (siete), las variables del MH y los componentes de su estructura (nueve variables; $R_c = 0.83$, $IR = 122.0$, $P = 0.05$). Explicando las variables ambientales un $R_c^2 = 25.06$ % del total de la variación, en tanto que los caracteres morfológicos explican el 47.0 %, siendo la variación total explicada entre ambos del 72.0 % (Cuadro 2.5).

CUADRO 2.5. Relación entre la morfología y la e ecología de las razas, que explica su diseño morfológico.

	TMH	APERCH	CV %	CR %	CS %	MH+C	DMH+C	ALTMH+C
LHC	-0.1	0.1	-0.3	0.2	0.03	-0.02	0.2	0.01
TIB	-0.1	0.2	-0.2	0.2	0.07	-0.03	0.2	-0.008
FEMR	-0.1	0.1	-0.2	0.1	0.04	0.01	0.09	-0.03
ANTB	-0.1	0.1	-0.2	0.2	0.09	0.009	0.1	-0.05
LCr	-0.1	0.1	-0.3	0.2	0.1	0.1	0.1	-0.04
ACr	-0.1	0.2	-0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	-0.04
LM	-0.1	0.1	-0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	-0.08
AM	-0.1	0.1	-0.3	0.2	0.08	0.1	0.1	-0.02

DISEÑO MORFOLÓGICO ENTRE RAZAS CON RESPECTO A LAS EXTREMIDADES Y DIMENSIONES DE LA CABEZA-

Para ver que tanta variación existía entre las extremidades, las dimensiones de la cabeza y del cuerpo a nivel de razas, y relacionado con su diseño morfológico, se efectuó un PCA. Los resultados obtenidos indican que el COMP 1 explica el 72.5 % de la variación y el COMP 2, explica el 10.7 % siendo la variación total explicada del 83.2 %. (Cuadro 2.6).

CUADRO 2.6. Variación de las características morfológicas en las extremidades y dimensiones de la cabeza. Los valores en negritas están fuertemente relacionados con el respectivo componente.

Carácter	COMP 1	COMP 2	
Autovalor	6.5	0.96	
Variación explicada	72.5	10.7	$\Sigma = 83.2 \%$
TIB	-0.91	0.14	
FEMR	-0.88	0.19	
ANTEB	-0.79	0.40	
LCr	-0.93	0.05	
ACr	-0.91	0.09	
LM	-0.91	0.07	
AM	-0.93	0.04	

Asimismo el PCA en el que se evalúan el MH y los componentes de su estructura indicó que para el COMP 1, la variación fue del 25.2 % y para el COMP 2 del 19.1 %, siendo la variación total explicada del 44.3 % (Cuadro 2.7).

CUADRO 2.7. Variación explicada por el MH y componentes de su estructura. Los valores marcados en negritas están altamente relacionados.

Carácter	COMP 1	COMP 2	
Autovalor	2.7	2.09	
Variación explicada	25.2	19.1	$\Sigma = 44.3 \%$
TMH	-0.33	0.16	
APERCH	0.61	0.04	
CV %	-0.76	0.34	
CR %	0.89	0.13	
CS %	-0.22	0.72	
TMH+C	-0.07	0.22	
DMH+C	0.34	0.54	
ALTMH+C	0.55	0.29	

Tomando en cuenta los resultados anteriores podemos agrupar a las razas según los diseños morfológicos que éstas presentan en dos categorías (Cuadro 2.8).

CUADRO 2.8. Diseño morfológico para las razas cromosómicas de *Sceloporus grammicus*, con respecto a su relación con el microhábitats y componentes de su estructura.

1- En función de sus extremidades (fémur, tibia, antebrazo).		
Cortas	Intermedias	Grandes
LS	F6, HS, FM1	F5+6, F5, FM2 FM3
2- En función de las dimensiones de la cabeza (largo y ancho cráneo y mandíbula).		
Chica	Mediana	Grande
LS	F6, FM3, HS	F5, F5+6, FM1, FM2

El análisis Post-Hoc (test Bonferroni/Dunn; Ramette, 2007) demostró que la raza LS es la que presenta las estructuras morfológicas más pequeñas de todas las razas, en tanto que las más grandes fueron las razas F5, F5+6, FM2 y FM1 (dimensiones de la cabeza) y/o FM2 (extremidades y cuerpo).

Finalmente, y considerando la variación tanto morfológica como ecológica y la manera como responden las poblaciones de cada raza, éstas se agruparon en siete ecomorfotipos (EMT): EMTI = FM2, EMTII = F5+6, EMTIII = F6, EMTIV = LS, EMTV = HS, EMTVI = FM1, y EMTVII = F5 (Fig. 2.12).

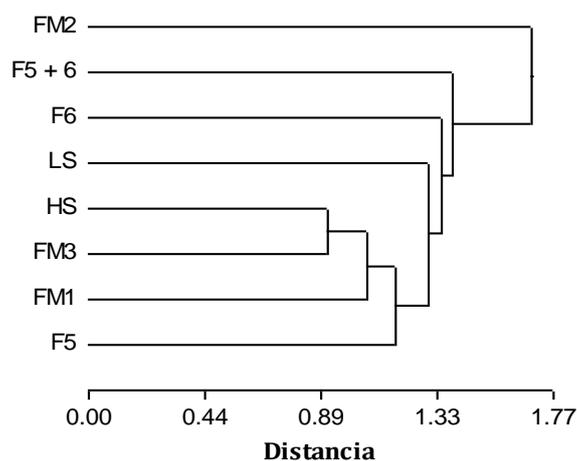
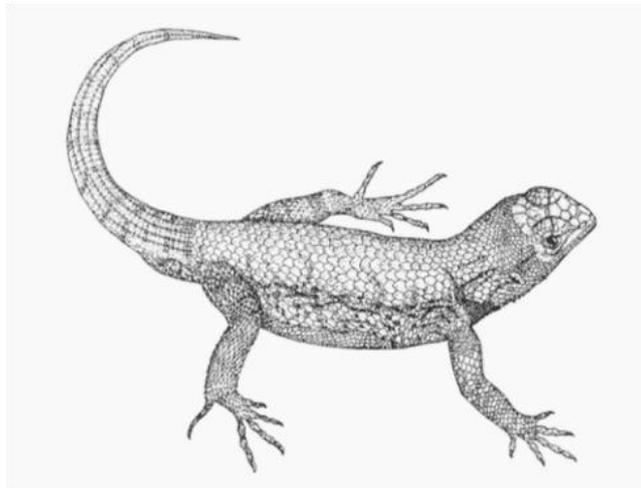


FIG. 2.12. Agrupación de las razas en siete ecomorfotipos de acuerdo a la variación que presentan en las características morfológicas y ecológicas analizadas conjuntamente.

CAPÍTULO III

PROPUESTA DE ESPECIACIÓN PARA LAS RAZAS CROMOSÓMICAS DEL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*



RESUMEN

El presente capítulo se presenta a manera de discusión general, y se consideran las evidencias que aportan los resultados morfológicos y ecológicos que aluden a que las razas del complejo *Sceloporus grammicus* pueden ser agrupadas desde el contexto de sus relaciones ecomorfológicas, y a partir de ello, establecer que el modelo de especiación al que están sujetas, es un modelo especiación alopátrico por aislamiento periférico y geográfico asociado a un modelo centrífugo que es concordante con los modelos parapátrido y estasipátrido, ya considerados a partir del análisis de datos de orden genético y molecular (cromosomas, aloenzimas y molecular “DNA mitocondrial” (Hall, 1973; Hall y Selander, 1973; Sites et al., 1988a, b; Arévalo et al., 1991, 1994), y en los que se establece que los procesos de especiación deben ser atribuidos en primera instancia al aislamiento geográfico, que conlleva a un alto polimorfismo genético entre las poblaciones de las distintas razas cromosómicas (Sites y Davis, 1989).

INTRODUCCIÓN

La especiación se refiere a la serie de procesos que culminan con la formación de nuevas especies (Coyne y Orr, 2004; Kozak et al., 2009) que depende de cómo las especies y poblaciones de éstas responden al ambiente (Wiens, 2004a). Es decir, las adaptaciones pueden ocurrir en una escala temporal y espacial, en el que las divergencias adaptativas, deriva génica y mutaciones pueden ocasionar aislamiento reproductor. Estas divergencias adaptativas pueden ser vistas en ciertas características morfológicas, relacionadas con una variedad de interrelaciones entre los individuos y su ambiente (Wiens, 2004a, b; Rubio-Pérez, 2005; Hendry et al., 2007). Al respecto, la morfología y ecología diversificada entre poblaciones y especies que habitan diferentes ambientes, pueden ser algunas de las consecuencias de los procesos generadores de especiación como pueden barreras físicas y distancia geográfica (Ruíz-Gutiérrez, 1999; Wheeler y Meier, 2000; Wiens, 2004a).

3.1. EVIDENCIAS MORFOLÓGICAS

MORFOLOGÍA- Los análisis efectuados con los 46 caracteres morfológicos evaluados en este trabajo, a partir de los métodos multivariados de análisis discriminantes y componentes principales, y conglomerados (Ramette, 2007; Cuadros 2.1 y 2.2; Figs. 2.5, 2.6, y 2.7), son un criterio que permite el reconocimiento de distintas unidades evolutivas (que pueden considerarse como especies aún no nombradas) para las razas, dado que mostraron variación morfológica entre éstas (Anexo II), y ello permitió agruparlas en cinco grupos, o como menciona Sites (1982), morfotipos: MTI = FM2, MTII = F6, MTIII = LS y F5+6, MTIV = HS, FM3 y FM1, y MTV = F5; Fig. 2.4).

Al respecto, otros estudios en lagartijas como el llevado a cabo por Leaché et al. (2009) en especies del complejo *Phrynosoma*, emplearon el uso de datos morfológicos como criterio para establecer la presencia de grupos evolutivos a los que se puede delimitar a partir de sus atributos morfológicos.

En este mismo contexto, Rubio-Pérez (2005), llevó a cabo una agrupación de las razas cromosómicas con base en la correlación entre el microhábitat usado y su morfología, agrupándolas en saxícolas, arbóreas y terrestres. En este sentido, el presente estudio también agrupa a las razas pero ello en función del tamaño de sus extremidades y dimensiones mandibulares (Cuadro 2.9).

Por otra parte se puede decir que de las ocho razas, FM2 presenta la evidencia más contundente de poder ser lo suficientemente diferente para ser considerada como una nueva especie. Esto se basa en que presenta diferencias en características morfométricas, merísticas, de escutelación, y patrones de coloración que se evaluaron con respecto a lo encontrado en otras razas (ver apartado 2.4.1 en resultados; anexo II).

En este sentido, cabe señalar que tanto el ambiente como la deriva genética y la selección natural, juegan un papel importante en la morfología, la cual reflejan en su diseño morfológico y que tiene que ver también con aspectos relacionados con su ecología y conducta (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Rubio-Pérez, 2005, Soria-Barrientos y Paulo-Maya, 2005).

Estas adaptaciones se expresan también en el tipo de microhábitas que explotan en los ambientes que viven (Leyte-Manrique, 2006), el tipo de alimento que consumen (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010) y estructuras específicas y relacionadas a la reproducción (Wiens, 2004a; Rubio-Pérez, 2005; Hendry et al., 2007). Por ejemplo,

Michaud y Echternacht (1995), en su estudio sobre historias de vida en lagartijas de *Anolis carolinensis*, comparan la morfología y características reproductivas entre ocho poblaciones de esta especie en un gradiente latitudinal desde el sur de Florida a las montañas del norte de Tennessee, encontrando que las poblaciones de esta especie presentan variación por el efecto de los distintos ambientes en los que ocurren sus poblaciones.

Por otra parte, al comparar la morfología entre machos y hembras de cada raza, se encontró que entre éstos, se presentan diferencias en caracteres morfométricos, merísticos, de escutelación, y patrones de coloración y que a partir de éstas se puede agrupar a las hembras (1-FM2, 2-F5+6, 3-F6 y 4- HS, LS, FM1, FM3 y F5), y machos (1-FM2, 2-F5, 3-F6, y 4- HS, LS, FM1, FM3 y F5+6, respectivamente) en cuatro grupos de acuerdo a su similitud morfológica (Fig. 2.7a y b; anexo III). Como se observa, el patrón de similitud en hembras y machos es consistente en las razas FM2 y F6, por lo que, se puede decir que la morfología de estas lagartijas en ambas razas, es una evidencia sólida de que morfológicamente difieren con respecto a las demás razas.

Estudios previos como los de Sites (1982), hacen alusión a la gran variedad de formas presentes en las razas, pero a diferencia de lo encontrado en este estudio, el autor antes mencionado no evaluó las diferencias entre hembras, sino sólo en machos, ya que son estos quienes presentan el mayor polimorfismo (Sites, 1982; Sites et al., 1992; Wiens y Reeder, 1997). El polimorfismo se ha observado en otras especies de sceloporinos, como en el caso de *Sceloporus jarrovi* (Wiens y Reeder, 1997). Por lo que es de considerar, que en la mayoría de los trabajos en los que se compara la morfología entre diferentes especies o poblaciones, generalmente no se hace una evaluación de las características morfológicas en hembras que puede ser importante al tratar de delimitar especies desde un contexto morfológico (Wiens y Penkrot, 2002; Soria-Barriento y Paulo-Maya, 2005).

Por otra parte, se observó un marcado dimorfismo sexual entre machos y hembras. En razas como LS, FM1 y FM2, el dimorfismo sexual es más marcado en aquellos caracteres morfológicos asociados a las extremidades (LHC, FEM, TIB y ANTB) y dimensiones de la cabeza (LCr, ACr, LA y AM), sesgado hacia los machos (Cuadro 1, anexo IV), aunque también se presentan diferencias en patrones de coloración (CDOR,

CVENTR, CAG, CCN) y en caracteres de escutelación (FPVENTR y PPVENTR; siendo más llamativos en machos que en hembras).

En las razas HS, F5 y F5+6, la variación entre sexos se presentó en patrones de coloración (sesgada a los machos); y en el caso de F6, en las extremidades (en la que los machos fueron de mayor tamaño) y sólo un carácter merístico y de escutelación (ERIP y PPVENTR, respectivamente; anexo IV). Las diferencias encontradas entre hembras y machos de cada raza, tienen que ver con la manera en que cada uno de los sexos responden a las presiones del ambiente (alimentación y uso de microhábitats; Leyte-Manrique, 2006; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010), a nivel interpoblacional, como lo es la competencia por el alimento y explotación de microhábitats y a factores como la depredación (Ferguson et al., 1980; Lemos-Espinal et al., 1998; Ramírez-Bautista, et al., 2004; Rubio-Pérez, 2005), así como a los roles que juegan ambos sexos, lo cual está relacionado con la selección sexual (defensa del territorio, despliegue de atributos morfológicos-patrones de coloración- más llamativos en los machos que en las hembras; Fitch, 1978; Stamps, 1983; Ramírez-Bautista et al., 2005), como ha sido registrado en otras poblaciones de *Sceloporus grammicus* (Rubio-Pérez, 2005; Ramírez-Bautista et al., 2005, 2006; Leyte-Manrique, 2006).

La variación de patrones de coloración entre machos de diferentes poblaciones en lagartijas, es un elemento de peso en el rol de la selección sexual (Wiens et al., 1997). El hecho de que los machos de la raza FM2 presenten los patrones de coloración menos llamativos, podría explicarse desde un contexto demográfico, es decir, la proporción de machos sería menor con respecto a las hembras. Lo que no podría ocurrir con las otras razas al presentarse probablemente una proporción similar de hembras y machos, obligando a los segundos a desarrollar una coloración más intensa (Fitch, 1978; Stamps, 1983; Stearns, 1976). Las diferencias en coloración entre machos y hembras de las poblaciones estudiadas, pueden ser un elemento que ha ido evolucionando a partir de distintas presiones no sólo ambientales sino también ecológicas, lo cual ha dado origen a diferencias entre sus poblaciones, lo cual puede ser un factor de peso para su diferenciación, en el cual, los elementos antes mencionados sean entre otros, causantes de especiación para algunas de las razas.

3.2. EVIDENCIAS ECOLÓGICAS

MICROHÁBITAT- Los resultados obtenidos en este trabajo indican que las razas cromosómicas exhiben diferencias en cuanto al tipo de microhábitats que éstas explotan (Figs. 2.8 y 2.9). Las razas FM2 y F5, utilizan comúnmente rocas, aunque también pueden hacer uso de otros, como arbustos, troncos caídos, y aquéllos proporcionados por el hombre (cercas de madera, bardas piedra, llantas de carro, etc.).

Lo encontrado en este estudio es similar a lo registrado en otros trabajos en los que se describe el tipo de microhábitats (rocas, magueyes, nopales, troncos, etc.), explotados por *Sceloporus grammicus* (Uribe-Peña, et al., 1999; Lemos-Espinal et al., 1998; Rubio-Pérez, 2005, Leyte-Manrique, 2006; Hernández-Jiménez, 2008; Lara-Parra, 2009). En todos estos trabajos se puede observar una tendencia al uso de grietas, rocas, arbustos, troncos, etc., que tiene que ver con restricciones filogenéticas presentes en los miembros del género *Sceloporus* como moradores de grietas (Sites et al., 1992; Rubio-Pérez, 2005).

Se esperaba que al ocurrir en ambientes contrastantes las distintas poblaciones de las razas cromosómicas, difirieran en cuanto a los tipos de microhábitats explotados, sin embargo, esto no ocurre en todos los casos, puesto que razas como HS, LS, FM3, F5+6, y F6, no presentaron diferencias significativas en cuanto éstos. En contraste, las razas FM2 y F5, presentaron una tendencia principalmente hacia el uso de rocas, por lo que, este comportamiento puede ser atribuido a una retención del nicho, es decir, a la imposibilidad de las especies a ocupar nuevos hábitats y ambientes (Wiens, 2004a). Lo anterior ha sido documentado en estudios recientes y dirigidos a varios grupos de anfibios, reptiles aves y mamíferos (Wiens, 2004a, b; Mendoza-Carreón, 2009; Stephens y Wiens, 2009). En este contexto, las razas pueden ser agrupadas en relación a su similitud ecológica en cinco grupos o ecotipos (ETI = LS, FM1 y FM2, ETII = HS, ETIII = F6, ETIV = FM3 y F5+6, y ETV = F5; Fig. 2.10).

Por otra parte, entre hembras y machos de cada raza, la única diferencia en las características ecológicas analizadas, fue la actividad (razas HS y F6). Al contrario de este estudio, autores como Rubio-Pérez (2005) y Leyte-Manrique (2006), reportan diferencias entre hembras y machos en otras poblaciones de las razas de *S. grammicus* en cuanto al tipo de microhábitat y otros aspectos de la estructura de éste, como son la cobertura de vegetación, rocas y suelo desnudo, actividad y altura de la percha.

En lagartijas, no sólo estructuras morfológicas y patrones de coloración pueden establecer el dimorfismo sexual, sino también aquellos de tipo ecológico-propiamente dicho-como el tipo de microhábitat explotado, la altura de la percha y la actividad (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Leyte-Manrique, 2006), el cual esta relacionado con factores de orden reproductivo. Por ejemplo, los machos previo a la temporada de apareamiento utilizan perchas más altas que las hembras, lo cual les da la posibilidad de cuidar sus territorios al visualizar la presencia de machos competidores, además de que el hacer uso de una percha más alta, les permite realizar el despliegue de atributos morfológicos, como son los patrones de coloración y atraer a las hembras con la posibilidad de poder aparearse (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997). Autores como Losos et al. (2003) indican que las diferencias morfológicas entre sexos se contemplan principalmente en patrones de coloración, tamaño de las extremidades y dimensiones mandibulares que pueden ser efecto de la competencia y repartición de recursos, ello debido a la explotación directa del microhábitat o el tipo de alimento.

DIETA- La dieta se incluye como uno de los aspectos más importantes en las historias de vida en reptiles (Stearns, 1976) e influye en aspectos de su supervivencia y reproducción, los cuales están sujetos a la disponibilidad del recurso alimenticio (Váldez-González, 1998). La dieta puede estar condicionada a factores tanto biológicos (tipo de presa) como ambientales (precipitación; Ramírez-Bautista et al., 2004), y puede influir sobre el diseño morfológico de los individuos. En los que estructuras como son las dimensiones de la cabeza (cráneo y mandíbula) pueden presentar diferencias no sólo entre poblaciones sino también entre hembras y machos (Losos, 1990; Losos et al., 2003).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo indicaron que la dieta de las ocho razas cromosómicas es principalmente insectívora (particularmente coleópteros e himenópteros; Cuadro 2.3). Por lo que se considera que el consumo principalmente de coleópteros e himenópteros puede estar más que nada relacionado con el aporte energético que estas presas proporcionen a las lagartijas (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010).

Sin embargo, en *Sceloporus grammicus* se puede hablar también de una plasticidad alimenticia a otros tipos de presas, que depende de dos factores; la

disponibilidad del alimento y del tipo de ambiente (bosques de pino, pino-encino, encino, y matorral xerófilo), puesto que se ha reportado que *S. grammicus* incluye también en su dieta otros grupos como son; acáridos, mantis, dermápteros, isópodos, gasterópodos e incluso otras lagartijas como *S. spinosus* (restos de piel y falanges) e individuos de su misma especie (crías; Leyte-Manrique, et al., 2005; Leyte-Manrique, 2006; Hernández-Jiménez, 2008; Lara-Parra, 2009; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010), los cuales podrían ser parte de su dieta, cuando las condiciones del ambiente son desfavorables, o bien cuando se incrementa la mayor diversidad de presas disponibles (Leyte-Manrique, 2006).

En este trabajo se hipotetizaba que al ocurrir en ambientes contrastantes y estar alejadas geográficamente, las distintas razas presentarían diferencias, no solo en el tipo de presas que consumen sino también en las dimensiones mandibulares, lo cual no ocurrió del todo, ya que solamente en las razas FM1 y FM2 se observó una relación entre las dimensiones mandibulares con respecto al tamaño y tipo de presa ingerido. En FM1 y FM2, las principales presas en su dieta corresponden a coleópteros e himenópteros, lo que puede tener tres explicaciones:

(1) que los ambientes áridos (matorral xerófilo) en los que ocurren sean propicios para el desarrollo de presas como hormigas y escarabajos, las cuales están presentes la mayor parte del año (Leyte-Manrique, 2006; Lara-Parra, 2009; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010); (2) una relación costo-beneficio energética, que tiene que ver con la estrategia de forrajeo, que en el caso de *S. grammicus* es una estrategia “seat and wait” y en la que presas como son las hormigas, no redituarian un gasto energético en la búsqueda de las mismas (Váldez-González, 1998; Pough et al., 2001), dado que comúnmente los individuos utilizan microhábitats cercanos a los hormigueros (Leyte-Manrique, 2006); y (3) una competencia entre machos y hembras por las presas (en este caso, principalmente coleópteros e himenópteros) podría conducir al incremento de estructuras mandibulares por parte de las hembras (este estudio, hembras en FM2; Losos et al., 2003).

Al no presentarse una relación entre las dimensiones mandibulares y los tipos y tamaños de presa, se puede decir que no existe una competencia entre machos y hembras del resto de las razas. Finalmente, se puede decir que la relación entre las dimensiones mandibulares y el tipo y tamaño de presa pueden ser considerada como

una consecuencia del nicho trófico (Soria-Barriento y Paulo-Maya, 2005), el cual desde un contexto evolutivo enmarca diferencias no sólo en el tipo de presas consumidas, sino también en la disponibilidad de éstas, del aporte energético y el efecto sobre ciertas estructuras morfológicas.

REPRODUCCIÓN- Uno de los aspectos más estudiados en *Sceloporus grammicus* ha sido su reproducción, obteniéndose datos como el tamaño de camada, ciclos reproductivos y cuerpos grasos entre distintas poblaciones de elevaciones altas (montaña) y de zonas medias y bajas (Lemos-Espinal et al., 1998, 2002; Hernández-Ramos, 2005; Jiménez-Cruz et al., 2005; Maciel-Mata, 2005; Ramírez-Bautista et al., 2004; Ramírez-Bautista et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010; Ramírez-Bautista et al., en prensa). En la mayoría de estos estudios se reporta que entre las hembras de las distintas poblaciones se exhiben diferencias en cuanto a sus ciclos reproductivos y el tamaño de camada, siendo por lo general más prolongados los ciclos pero menor el TC en poblaciones que viven en zonas de montaña; en comparación con lo que ocurre en zonas bajas, en las que la temporada reproductora es menor y el TC mayor (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Ramírez-Bautista et al., 2004, 2005; Hernández-Salinas et al., 2010).

En el caso del presente estudio únicamente se presentan datos de la LHC de las hembras y TC (Cuadro 2.4). Las hembras de las ocho razas presentaron diferencias significativas en la LHC y en el TC (Cuadro 2.4). La raza FM2 presentó un tamaño de camada, promedio de siete crías, que es mayor al de las otras razas (LS, F5 y F5+6, de 6.2 a 6.4; HS y FM1, TC = 5.5; FM3, TC = 5.3; F6, TC = 4.1).

En este sentido, razas como HS, FM1, FM3 presentan un TC similar (de 5.2 a 5.5 crías) a lo observado en poblaciones de elevaciones medias (2000 a 2700 msnm; Ramírez-Bautista et al., en prensa). El cual refiere a un TC promedio de 5 crías (Martínez, 1985, Jiménez-Cruz et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010; Ramírez-Bautista et al., en prensa), en tanto que la raza F6 (TC, $x = 4.1$), es la que presenta similitud mayor con las poblaciones de zonas altas (2800 a 3800 msnm) como las del Ajusco y Capulín, cuyo TC promedio oscila entre 3.1 a 4 crías (Méndez de la Cruz et al., 1998). Las razas LS, F5, F5+6 y FM2, presentan un mayor TC que va de los 6.2 a 7.1 crías, siendo la raza FM2, la que presenta el mayor TC. El TC observado en estas razas es algo que no había sido

reportado para *Sceloporus grammicus*, ya que hasta el momento son los TC más grandes registrados para poblaciones de esta especie.

Los resultados obtenidos confirman el patrón observado con respecto a la variación del TC entre poblaciones de alta montaña, zonas medias y zonas bajas (Ramírez-Bautista et al., 2004; Ramírez-Bautista et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., en prensa), en el que un TC menor está relacionado con una LHC menor de las hembras, es decir, a mediada que se incrementa la elevación, disminuye tanto la LHC de las hembras como el TC. Sin embargo, en este caso, las poblaciones de las razas estudiadas se pueden considerar como de elevaciones medias, puesto que los sitios no sobrepasan los 2800 msnm (Ver apartado de sitios de colecta en métodos). La variación del TC entre razas no es sólo explicada por el factor altitudinal (que en este caso es muy similar) sino que aquí podrían intervenir aspectos ambientales y ecológicos como la temperatura, tipo de vegetación (LS, FM1, FM2 en sitios con vegetación xerófila; FM3, pino-encino y xerófilo, y HS, F5, F5+6 y F6, pino-encino), microhábitats, disponibilidad de alimento; demografía, proporción de sexos y depredación, que condicionen el TC como una característica adaptativa a los diferentes ambientes (Lemos-Espinal et al., 1998; Leyte-Manrique, 2006; Ramírez-Bautista et al., en prensa).

Por otra parte, factores asociados a la conducta, como son despliegues de atributos morfológicos-patrones de coloración-durante el cortejo pueden ser características explicadas por selección sexual que juega un papel importante en la selección de la pareja (Lemos-Espinal et al., 1998; Losos et al., 2003). Al respecto, lo que se ha encontrado en las poblaciones estudiadas (este estudio), es que los machos de FM2 exhiben los tamaños más grandes (LHC) y los patrones de coloración menos llamativos (parches azul claro, casi imperceptibles, y garganta de color amarillo), que en los machos de las otras razas (poblaciones), en este caso, las hembras estarían seleccionando a los machos de mayor tamaño y con colores más tenues. Por lo que, el apareamiento entre machos y hembras de esta raza no sería del todo panmítico (aún cuando algunas de las poblaciones de la raza FM2, coincidan geográficamente con otras razas como son: LS, HS y FM3, que potencialmente podría ocurrir el cruzamiento al azar), sino preferencial, es decir, ambos sexos tendrían la facultad de seleccionar a su pareja en relación a sus diferencias o semejanzas fenotípicas (Fontdevila y Moya, 1999), por lo que, en este

sentido, mecanismos de tipo precigótico estarían promoviendo el aislamiento reproductivo con los miembros de otras razas.

Algo que es de resaltar, son las llamadas zonas de contacto híbrido entre algunas de las razas (ejemplo; FM2, LS, FM3, F5 y HS), que de alguna manera actuarían a modo de barreras de tipo poscigótico al producirse individuos genéticamente inestables, con alta variabilidad genética y fenotípica (Sites et al., 1988a, b; Arévalo et al., 1993, 1994). Desde esta perspectiva podría decirse que en razas como HS, LS y FM3 (principalmente) podría asumirse que el tipo de especiación es el parapátrido, puesto que estas razas al parecer se sobreponen en su área de distribución, y aunque entre dichas razas, mostraron diferencias en características reproductivas como son la LHC de las hembras y TC (tamaño de camada), su distribución ecológica fue similar, dado que elementos como la vegetación, gradiente altitudinal y temperatura no parecen tener efecto sobre éstas poblaciones para que ocurra la deriva génica como principal detonante de cambio evolutivo (Arévalo et al., 1991; Coyne y Orr, 2004).

Las razas HS, FM1 y FM3, a pesar de estar sujetas a los patrones de los rearrreglos cromosómicos, y que espacialmente se encuentran en o cerca de algunos de los citotipos en particular (ejemplo, FM2 que presenta alto polimorfismo), posiblemente no presentarían interrupción del flujo génico, es decir, las variaciones observadas en su morfología y ecología serían consideradas como una norma de reacción, en la que dichas razas presentan una plasticidad fenotípica en respuesta a los distintos gradientes ambientales en los que ocurren, por lo que podrían considerarse como una sola población con amplia distribución (Schlichting y Pigliucci, 1998).

DISEÑO MORFOLÓGICO- En biología y ecología evolutiva, uno de los temas que ha sido de interés en los últimos 20 años, es el estudio de las relaciones ecomorfológicas, el cuál considera el análisis de las características anatómicas de los organismos y el ambiente (Wainwright, 1994; Duncan et al., 1997; Herrel et al., 2002). Esto da la pauta para establecer desde un contexto ecológico-evolutivo, la variabilidad morfológica a nivel intra e inter específico en poblaciones o especies como resultado de la interacción con el ambiente que permite inferir posibles respuestas adaptativas a ciertos caracteres morfológicos (Rubio-Pérez, 2005), que pueden dar el reconocimiento a nuevas unidades taxonómicas, siendo una alternativa en la delimitación de especies (Vanhooydonck et al.,

2000; Vanhooydonck e Irschick, 2002; Soria-Barriento y Paulo-Maya, 2005; Wiens y Graham, 2005; Kozak et al., 2009).

En el presente estudio, se encontró una relación significativa y positiva entre la morfología de las lagartijas y el microhábitat, así como con los componentes de su estructura (Cuadros 2.5, 2.6 y 2.7). Los resultados en este estudio, discrepan de los de Rubio-Pérez (2005), quién establece un diseño morfológico para las razas, catalogándolas en razón de sus hábitos en dos grupos: arbóreas (F5 y F5+6), terrestres y/o saxícolas (HS, LS, F6, FM1, FM2 y FM3). En el caso de las razas FM2 y F5 (este estudio), se encontró que a pesar de que estas viven en ambientes contrastantes (matorral xerófilo y bosque de pino, respectivamente), ambas hacen uso principalmente de rocas, por lo que, se considerarían como saxícolas, además de que estas presentaron las extremidades más grandes, lo cual puede estar relacionado a su locomoción (Herrel et al., 2002).

Por otra parte, razas como HS, LS, FM1, FM3, F5+6 y F6, a pesar de que también hacen uso de rocas, presentan una preferencia por microhábitats como arbustos, troncos, árboles y otros, que podrían considerarse como artificiales (llantas y cámaras de coche, láminas de cartón y fierro e incluso sillones; Fig. 2.8), por lo que puede decirse que son oportunistas y utilizan cualquier microhábitat disponible. Pero también puede considerarse que razas como HS, FM3 y F5+6 que viven en ambientes de pino-encino, serían más arbóreas, y LS y FM1 que ocurren en ambientes de vegetación xerófila, son de hábitos más terrestres (Leyte-Manrique, 2006). Autores como Herrel et al. (2002), consideran que la evolución de estructuras de tipo mandibular y las extremidades pueden tener explicaciones que van más allá de la utilización del microhábitat o el tipo de presa consumidas, es decir, estarían relacionadas con patrones de selección sexual y de su dinámica poblacional.

Finalmente, la relación morfología-ambiente puede establecerse desde un contexto evolutivo, en el que la variación en el diseño morfológico presente en las razas cromosómicas, es una serie de adaptaciones (morfológicas, reproductivas y de tipo alimenticio) que culminan con el reconocimiento de siete entidades evolutivas que pueden denominarse como ecomorfotipos (Fig. 2.12), ello, a partir de sus relaciones ecomorfológicas.

3.3. PROPUESTA DE ESPECIACIÓN

Posterior a los 150 años de que fuera publicada la obra clásica de Darwin “*On the Origin of Species*”, los biólogos y ecólogos evolutivos han tratado de entender cuáles son los mecanismos involucrados en la formación de nuevas especies, o bien lo que se conoce hoy en día como *procesos de especiación* (Kocher, 2004; Wiens, 2004a; Jetz et al., 2009).

En las razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus*, autores como Arévalo et al. (1991, 1993, 1994) proponen un modelo de especiación cromosómica del tipo alopátrido, en el que se considera que la distancia y distribución geográfica puede ser uno de los mecanismos que promueven los rearrreglos genéticos, y por ende, la alta variación observada en las razas.

En este mismo sentido, Marshall et al. (2006), evalúan datos moleculares de DNA mitocondrial y aloenzimas, y genéticos (cromosomas); ellos proponen una filogenia para las razas cromosómicas en su zona de distribución en la zona centro de México, encontrando que en las razas ha ocurrido una reciente divergencia que en una escala temporal puede ser de algunos cientos de años. Esto ha sido visto también en mamíferos, como es el caso de las razas del complejo *Mus musculus domesticus* (Britton-Davidian et al., 2000), debido a la alta variabilidad genética que ha ocasionado el aislamiento entre las poblaciones de éstas, pero consideran que el aislamiento tiene que ver más que nada con los tipos de ambiente (vegetación), distribución geográfica y condiciones particulares de los sitios en los que ocurren las poblaciones.

Las evidencias morfológicas y ecológicas que se tienen en el presente trabajo, muestran una concordancia con la propuesta dada a partir de datos moleculares, en la que se propone un modelo de especiación también alopátrido (estasiopátrido-parapátrido; Sites et al., 1988a, b; Sites y Davis, 1989; Arévalo et al., 1991, 1994; Figs. 2.1 y 2.2), y en la que las divergencias de orden genotípico y fenotípico estarían dadas por el aislamiento geográfico y (Sites y Davis, 1989, Arévalo et al., 1994; Marshall et al., 2006). En este sentido, se podría decir que las poblaciones de las razas cromosómicas que se incluyen en este estudio (Fig. 3.1) estarían presentando eventos microevolutivos, en los que una combinación de procesos como el de vicarianza y dispersión, generarían una serie de mecanismos de aislamiento (ejemplo, reproductivos) por selección natural (Ruíz-Gutiérrez, 1999), los cuales culminarían con la formación de nuevas especies.

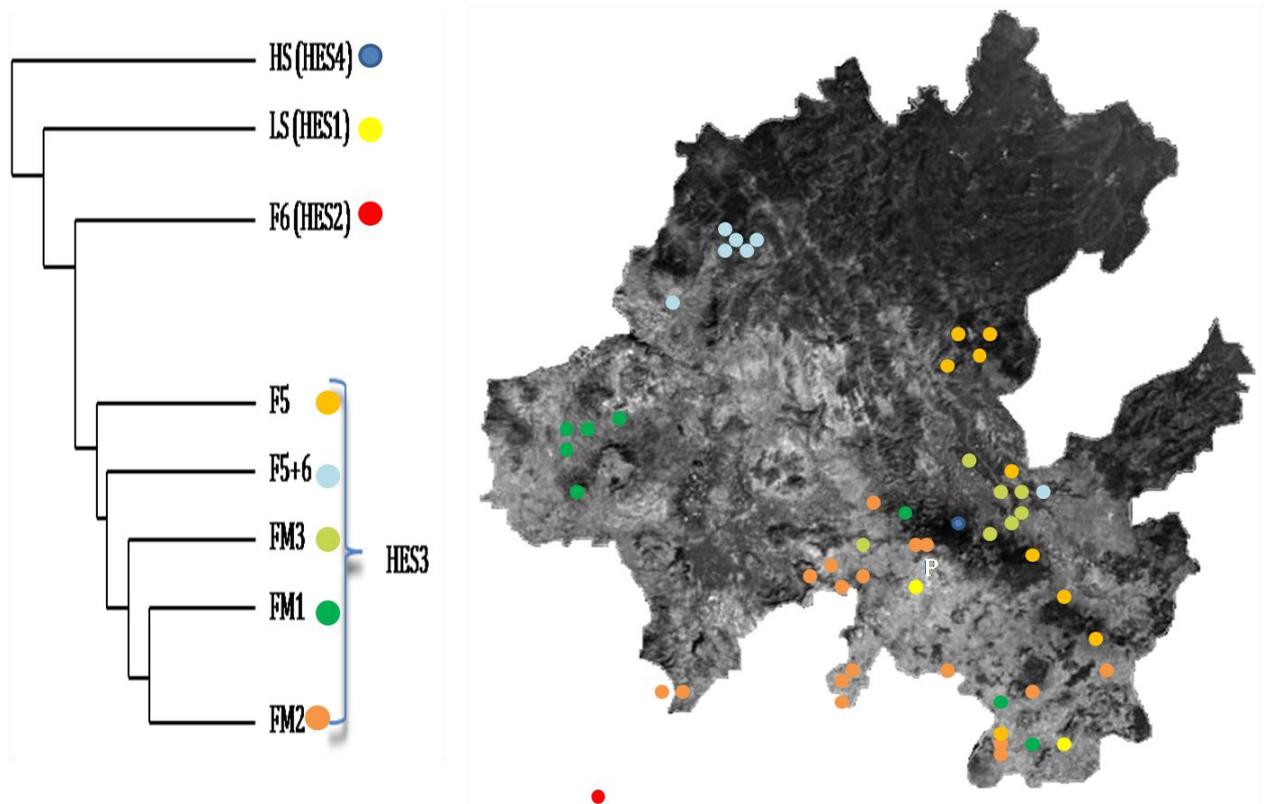


FIG. 3.1. Se presenta la distribución geográfica de las razas en Hidalgo (tomado y modificado de Arévalo et al., 1991). El cladograma hace alusión a la propuesta de Marshall et al. (2006) de agrupar a las razas a partir de la hipótesis evolutiva de las especies (HES) en cuatro grupos.

Considerando lo anterior y partiendo de que las razas se encuentran aisladas geográficamente en algunas de sus poblaciones (FM1, FM2, F5, F5+6 y F6; en las que se puede hablar de procesos de especiación por vicarianza y dispersión), con respecto a HS, LS y FM3 (ver Fig. 2.1), las variaciones tanto morfológicas como ecológicas son de esperarse. Es decir, se propone que el tipo de especiación que puede estar ocurriendo en las razas sea un *modelo de especiación alopátrido por aislamiento periférico y geográfico asociado a un modelo centrífugo*. Se considera este modelo de especiación, debido a las características particulares que han sido observadas en las razas, y que se basa precisamente en la información que aportan los datos genéticos y moleculares, y que

consideran la variación como efecto de la distribución y distancia geográfica entre los cariotipos (Fig. 3.1; Hall, 1973; Sites y Davis, 1989; Arévalo et al., 1991).

Por una parte se contempla, la aplicación del modelo de especiación alopátrido por aislamiento periférico y geográfico propuesto por Roig-Juñent et al. (2007). Este modelo, sugiere que las nuevas especies surgen a partir de poblaciones reducidas que se encuentran en la periferia de la distribución y quedan aisladas del resto de los integrantes del grupo. Este mismo pudo haber sucedido en razas como FM1, FM2, F5, F5+6 y F6, que son las que presentan la mayor distancia geográfica, y que por barreras físicas como cordilleras o sistemas biogeográficos (cabe señalar que en Hidalgo, se tiene la influencia de tres provincias biogeográficas; Altiplanicie Mexicana, Faja Volcánica Transmexicana y Golfo de México; Hernández-Salinas, 2009), por lo que en este sentido, los procesos en la especiación pueden ser dispersión y vicarianza; conduciendo con ello, variaciones a nivel genético, morfológico y ecológico entre las razas (Arévalo et al., 1991; Marshall et al., 2006).

En este sentido, se puede decir que los procesos de especiación en las razas, tienen que ver-en algunos casos-con lo que autores como Wiens (2004a, b), consideran la imposibilidad de ocupar nuevos ambientes, es decir, se habla de la retención de un nicho filogenético, en el que se propone su aplicación en particular, a modelos de especiación alopátrida (Wiens, 2004b, Mendoza-Carreón, 2009; Stephens y Wiens, 2009).

En la Fig. 3.1, se observa claramente que las razas cromosómicas en Hidalgo, presentan una distribución en un continuo puente geográfico (en forma de herradura), a modo de corredor biológico, en el que al parecer se suceden unas a otras, pero éstas se ven limitadas en algunos casos a ocupar nuevos ambientes. Por ejemplo, razas como HS, FM3, F5, F5+6 y F6 se presentan de manera particular en ambientes con vegetación de pino-encino; en tanto que LS, FM1, FM2, ocurren principalmente en ambientes xéricos. En ambos casos, su distribución se restringe a la Altiplanicie Mexicana y Faja Volcánica Transmexicana, pero se ven imposibilitadas a ocupar regiones con influencia del Golfo de México (Ejemplo, Barranca de Metztitlán), es decir, con vegetación característica de selva baja. Por lo que en este caso, el modelo de especiación centrifugo propuesto por Sclero et al. (2003), sería también considerado en las razas. Ya que este sugiere que la

especiación de especies estrechamente relacionadas entre sí, es debido a la exposición de ambientes contrastantes en su vegetación, clima temperatura y humedad.

Ello tendría como efecto directo una diferenciación en estructuras morfológicas y ecológicas relacionadas con su reproducción. Además este modelo involucra fases de expansión, opuestas a fases de contracción en las poblaciones, lo que estaría de acuerdo con una previa acumulación de diferencias genéticas entre algunas poblaciones periféricas aisladas y el amplio centro poblacional radiante de distribución ancestral.

En este contexto, debe considerarse que el patrón de distribución para las razas, tuvo que ver con una fase inicial de expansión de algunos individuos de la población ancestral (HS; Arévalo et al., 1991; Marshall et al., 2006), que ocuparon ambientes periféricos en áreas no ocupadas en las que formaron nuevas colonias o subpoblaciones (Fontdevila y Moya, 1999). Incrementándose con ello, las divergencias morfológicas y ecológicas al alejarse las poblaciones cada vez más unas de otras, y en las cuales, las presiones del ambiente particular en cada sitio, las llevaron por rutas evolutivas diferentes (ejemplo, FM1, FM2, F5, F5+6 y F6). Lo que posiblemente puede dar interrupción al flujo genético entre ellas (razas), y consecuentemente un posible aislamiento reproductivo (Wheeler y Meier, 2000; Coyne y Orr, 2004).

De manera general, puede decirse que los datos morfológicos y ecológicos evaluados en este trabajo pueden ayudar a considerar, no sólo un posible aislamiento reproductivo sino también ecológico entre algunas de las razas, lo cual puede ayudar a su reconocimiento como entidades evolutivas distintas, bajo un modelo de especiación alopátrido.

CONCLUSIONES

I) Los criterios morfológicos y ecológicos contemplados en este trabajo, resultaron ser una herramienta útil para poder agrupar a las razas cromosómicas desde un contexto eco-morfológico.

II) Se considera que la distribución geográfica de las razas cromosómicas es uno de los procesos más importantes en la especiación en estas, y que contempla en si mismo un modelo alopátrido, en el que el aislamiento se expresa en características a nivel morfológico, ecológico, y posiblemente reproductivo.

III) A partir de las evidencias morfológicas y ecológicas generadas, se puede agrupar a las razas en siete grupos o ecomorfotipos: EMTI = FM2, EMTII = F5+6, EMTIII = F6, EMTIV = LS, EMTV = HS, FM3, EMTVI = FM1, y EMTVII = F5. Siendo la raza que presentó la propuesta más sólida para ser considerada como una nueva especie FM2, ya que esta difirió en nueve de los caracteres morfológicos y en tres ecológicos y reproductores con respecto a las otras razas. Por lo que, se podría proponer a esta unidad evolutiva como *Sceloporus grammicus, novum* sp.

IV) Los resultados de este estudio, pueden ser una aproximación en la que se confirma que las razas están especiando. Lo que fortalece de alguna manera las hipótesis generadas a partir de del uso de datos de tipo genético (cromosomas) y molecular (aloenzimas y DNA mitocondrial).

LITERATURA CITADA

- Acosta, M. 1982. Índice para el estudio del nicho trófico. Ciencias Biológicas. Academia de Ciencias de Cuba 7:125-127.
- Agapow, P. M., O. R. Bininda-Emonds, K. A. Crandall, J.L. Gittleman, G. M. Mace, J. C. Marshall, y A. Purvis. 2004. The impact of species concept on biodiversity studies. Q. Review Biological 79:161-179.
- Arévalo, E., G. Casas, S. K. Davis, G. Lara, y J. W. Jr., Sites. 1993. Parapatric hybridization between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae): Structure of the Ajusco Transect. Copeia 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 43:387-418.
- Arévalo, E., C. A. Porter, A. González, F. Mendoza, J. L., Camarillo, y J.W., Sites, Jr. 1991. Population Cytogenetics and Evolution of the *Sceloporus grammicus* Complex (Iguanidae) in Central Mexico. Herpetological Monographs 5:79-115.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. Herpetological Monographs 8:160-180.
- Borror, D. J., y R. E. White. 1970. Insects: A field guide to the insects America North of Mexico. The Peterson Field Guide Series, USA.
- Borror, D. J., M. D. DeLong, y C. A. Triplehorn. 1981. An introduction to the study of insects. Saunders, New York, USA.
- Britton-Davidian, J., J. Catalan, M. Graca-Ramalhinho, G. Gagnem, J. Auffray, R. Capela, M. Biscoito, J. B. Searle, y M. L. Mathias. 2000. Rapid chromosomal evolution in island mice. Nature 403:158.
- Casas-Andreu, G., G. Valenzuela-López, y A. Ramírez-Bautista. 1991. Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles. Cuadernos del Instituto de Biología 10. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

- Chávez-Calzada, E. 2008. Estructura genética y evolutiva de una zona híbrida del complejo *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Municipio de Emiliano Zapata, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Área Académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Coyne, J. A., y H. A. Orr. 2004. Speciation. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Davor, C., y R. C. F. Duarte. 1995. Ecological observations of the scincid lizard *Mabuya agilis* in a Brazilian Restinga habitat. *Herpetological Review* 26:129-132.
- Duncan, J. D., J. Irschick, L. J. Vitt, P. A. Zani, y J. B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78:2191-2203.
- Ferguson, G. W., C. H. Bohlen, y H. P. Woolley. 1980. *Sceloporus undulatus*: Comparative life history and regulation of a Kansas population. *Ecology* 61:313-322.
- Fitch, H. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin* 51:441-461.
- Fontdevila, A., y A. Moya. 1999. Introducción a la genética de poblaciones. Editorial Síntesis, Madrid, España.
- Gadsden-Esparza, H., y L. E. Palacios-Orona. 1995. Variación de la alimentación de un gremio de lagartijas en dunas del Bolsón de Mapimi, México. *Vida Silvestre Neotropical* 6:37-47.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: Para adaptarlo a condiciones de la República Mexicana. 2da. Edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Guillette, L. J., Jr., y G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 14:143-147.

- Hall, W. P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the iguanid lizards genus *Sceloporus*. Ph.D. Dissertation, Harvard University, Cambridge, MASS:1-173.
- Hall, W. P., y R. K. Selander. 1973. Hybridization of karyotypically differentiated populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae). *Evolution* 27: 226-242.
- Hendry, A. P., P. Nosil, y L. H. Rieseberg. 2007. The Speedy of ecological speciation. *Functional Ecology* 21:455-464.
- Herrel, A., J. J. Meyers, y B. Vanhooydonck. 2002. Relation between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 77:149-163.
- Hernández-Jiménez, J. R. 2008. Análisis de la dieta de machos y hembras de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) en Tepeapulco, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Hernández-Ramos, D. 2005. Algunas características reproductivas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) del estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Hernández-Salinas, U. 2007. Características reproductivas de dos poblaciones de *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) del Estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Hernández-Salinas, U. 2009. Estudio herpetofaunístico del estado de Hidalgo, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique y G. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica* 66(1):12-22.

- Herrel, A., J. J. Meyers, y B. Vanhooydonk. 2002. Relation between microhábitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 77:149-163.
- INEGI. 1994. Carta topográfica del Estado de Hidalgo. Escala 1:35000.
- INE-SEMARNAT. 2007. Vegetación y uso de suelo 2000, Estado de Hidalgo.
- Irschick, D. J., L. J. Vitt, P. A. Zani, y J. B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78:2191-2203.
- Jetz, W., K. G. Asthon, y F. A. La Sorte. 2009. Phenotypic population divergence in terrestrial vertebrates at macro scales. *Ecology Letters* 12:1137-1146.
- Jiménez-Cruz, E., A. Ramírez-Bautista, J. C. Marshall, M. Lizana-Avila, y A. Montes de Oca. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán, State of México. *South Western Naturalist* 50:178-187.
- Kozak. K. H., R. W. Mendyk, y J. J. Wiens. 2009. Can parallel diversification occur in sympatric? Repeated patterns of body-size evolution coexisting clades of North American salamanders. *Evolution* 63:1769-1784.
- Kocher, T. D. 2004. Adaptative evolution and explosive speciation: The cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics* 5:288-298.
- Lara-Góngora, G. 2004. A new species of *Sceloporus* (Reptilia, Sauria: Phrynosomatidae) of the *grammicus* complex from Chihuahua and Sonora, México. *The Maryland Herpetological Society* 40 (1):1-45.
- Lara-Parra, A. I. 2009. Análisis comparativo de los hábitos alimentarios de *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) en dos poblaciones del Estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Leaché, A. D., M. S. Koo, C. L. Spencer, T. J. Papenfuss, R. N. Fisher, y J. A. McGuire. 2009. Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *PNAS* 106:12418-12423.
- Lemos-Espinal, J. A., R. E. Ballinger, y G. R. Smith. 1998. Comparative demography of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae) on the Iztaccihualt, Volcano, Puebla, Mexico. *Great Basin Naturalist*. 58:375-379.

- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, y R. E. Ballinger. 2002. Body temperatura and sexual dimorphism of *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus palaciosi* from Mexico. *Amphibia-Reptilia* 23:114-119.
- Lewontin, R.C. 1999. La evolución. Pp. 25-34. *En* J. Núñez-Farfán y L.E. Eguiarte (eds.) *La Evolución Biológica*. Facultad de Ciencias. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y CONABIO.
- Leyte-Manrique, A. 2006. Ecología y morfología de *Sceloporus grammicus* en dos ambientes diferentes del Estado de Hidalgo, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Leyte-Manrique, A., y A. Ramírez-Bautista. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 55:98-103.
- Leyte-Manrique, A., U. Hernández-Salinas, y A. Ramírez-Bautista. 2005. *Sceloporus grammicus* (mesquite lizard) cannibalism. *Herpetological Review* 36:454.
- Leyte-Manrique, A, U. Hernández-Salinas, E. Chávez-Calzada, Ma. C. Sánchez, J. C., Marshall, y A. Ramírez-Bautista. 2006. El complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. *Boletín de la Sociedad Herpetología Mexicana* 14:18-24.
- Losos, J. B. 1990. The evolution of form and function: Morphology and locomotor performance in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution* 44:1189-1203.
- Losos, J. B., M. Butler, y T. M. Schoener. 2003. Sexual dimorphism in body size and shape in relation to habitat use among of species of Caribbean *Anolis* lizards. Pp. 356-380. *En* S. F. Fox, J. K. McCoy y T.A. Biard (eds.) *Lizard Social Behavior*. The Johns Hopkins University Press.
- Maciel-Mata, C. A. 2005. Biología reproductiva de hembras y machos de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) en los alrededores de la Ciudad de Pachuca, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores, Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Marshall, J. C., E. Arévalo, E. Benavides, y J. W. Sites, Jr. 2006. Delimiting species: Comparing methods for Mendelian characters using lizards of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) complex. *Evolution* 60:1050-1065.

- Martínez, R. 1985. Estudio comparativo de dos poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus microlepidotus*, en el Ajusco y Pedregal de San Ángel, D. F. Tesis de Licenciatura. ENEP, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.
- Méndez de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54:521-532.
- Mendoza-Carreón, G. 2009. Distribución y relaciones filogenéticas del Moto (*Spermophilus perotensis*). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C.
- Michaud, E. J., y A. C. Echternacht. 1995. Geographic variation in the life history of the lizard *Anolis carolinensis* and support for the pelvic constraint model. *Journal of Herpetology* 29:86-97.
- Munsell, 1994. Soil color chart. Macbeth division of Kollmorgen Instruments Corporation, USA.
- Nieto-Montes de Oca, A. 1987. Variación morfológica en *Sceloporus grammicus* (Lacertilia, Iguanidae), entre poblaciones de las partes Central y Noroccidental de su área de distribución. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pavón, N. M., y M. Meza-Sánchez. 2009. Cambio climático en el estado de Hidalgo: clasificación y tendencias climáticas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Porter, C. A., y J. W. Jr. Sites. 1986. Evolution of *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) en central Mexico. Populations cytogenetics. *Systematic Zoology* 35:334-358.
- Porter, C. A., y J. W. Jr. Sites. 1987. Evolution of *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. II. Studies on rates of nondisjunction and the occurrence of spontaneous chromosomal mutations. *Genetica* 75:131-44.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, y K. D. Wells. 2001. *Herpetology*, 2nd Ed. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Ramette, A. 2007. Multivariate analyses in microbial ecology. *FEMS Microbiol Ecology* 62:142-160.

- Ramírez-Bautista, A., y L. J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53:423-31.
- Ramírez-Bautista, A., Jiménez-Cruz E., y J. C., Marshall. 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* Complex (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist* 64:175-183.
- Ramírez-Bautista, A., C. A. Maciel-Mata, y M. A. Martínez-Morales. 2005. Reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Pachuca, Hidalgo, México. *Acta Zoologica Sinica* 51:998-1005.
- Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, A. Leyte-Manrique, y G. Sánchez-Rojas. 2006. Influencia del cuerpo graso e hígado en la reproducción de cuatro poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus* del estado de Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 14:1-11.
- Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, U. O. García-Vázquez, A. Leyte-Manrique, y L. Canseco-Márquez. 2009. Herpetofauna del Valle de México: Diversidad y Conservación. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Ramírez-Bautista, A., A. Leyte-Manrique, J. C. Marshall, y G. Smith. Effects of elevation on life history among populations *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. En prensa, *Western North American Naturalist*.
- Roig-Juñent, S., R. Carrara, F. Agrain, E. Ruíz-Manzanos, M. F. Tognelli. 2007. Patrones de especiación de insectos en la Payunia. *Darwiniana* 45:34-54.
- Rubio-Pérez, I. 2005. Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: Un enfoque filogenético. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ruiz-Gutiérrez, R. 1999. Especiación: teorías, modelos y polémicas. Pp. 203-232 En J. Núñez-Farfán y L. E. Eguiarte, (eds.), *La Evolución Biológica*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. México, D.F. Limusa.

- Scolaro, J. A., F. Videla, y J. M. Cei. 2003. Algunos modelos de especiación geográfica que interpretan aspectos de la biodiversidad herpetológica andino-patagónica. *Historia Natural* 9:73-83.
- 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.
- Sites, J. W. Jr., y S. K., Davis. 1989. Phylogenetic relationships and molecular variability within and among six chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria, Iguanidae), based on nuclear and mitochondrial Markers. *Evolution* 43:296-317.
- Sites, J. W. Jr., y J. R. Dixón. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard, *Sceloporus grammicus*, from Northeastern Mexico, with comments on its evolutionary implications and the status of *S. g. disparilis*. *Journal of Herpetology* 1:59-68.
- Sites, J. W. Jr., y K. A. Crandall. 1997. Testing species boundaries in biodiversity studies. *Cons. Biol.* 11:1289-1297.
- Sites, J. W. Jr., y J. C. Marshall. 2003. Delimiting species: A renaissance issue in systematic biology. *Trends Ecological Evolutive* 18:462-470.
- Sites J. W. Jr., y J. C. Marshall. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review Ecology, Evolution of Systematic* 35:199-227.
- Sites, J. W. Jr., R. K., Cheseer, y R. J., Baker. 1988b. Population genetic structure and the fixation of chromosomal rearrangements in *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) A computer simulation study. *Copeia* 1988: 1043-1053.
- Sites, J. W. Jr., 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* 213:1-110.
- Sites, J.W. Jr., J. L., Camarillo, A. González, F. Mendoza, L. Javier, M. Manzilla, y G., Lara-Góngora. 1988a. Allozyme Variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in Central Mexico. *Herpetologica* 44:297-307.
- Schlichting, C. D., y M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic Evolution: A reaction norm perspective*. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA.

- Smith, H. M. 1934. Descriptions of new lizards of the genus *Sceloporus* from Mexico and Southern United States. Transactions of the Kansas Academy of Science 37:263-285.
- Smith, H. H., y E. H. Taylor. 1966. Herpetology of Mexico. Annotated checklist and keys to amphibians and reptiles. A reprint of Bulletins 187, 194 and 199 of the United States National Museum with a list of subsequent taxonomic innovation. Eric Lundberg, Asthon Maryland.
- Stamps, J. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. Pp. 169-204. *En* R. B., Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (eds.), Lizard ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge, M.A.
- Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. *Q. Review Biologic* 51:3-47.
- Stephens, P. R., y J. J. Wiens. 2009. Bridging the gap between community ecology and historical biogeography: Niche conservatism and community structure in emydid turtles. *Molecular Ecology* 18:4664-4679.
- Soria-Barriento, M., y J. Paulo-Maya. 2005. Morfometría comparada del aparato mandibular en especies de *Chirostoma* (Atheriniformes: Atherinopsidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Hidrobiología* 15:161-168.
- Uribe-Peña, Z., Ramírez-Bautista, A., y Casas-Andreu, G. 1999. Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México. Cuadernos 32. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Váldez-González, M. A. 1998. Contribución al conocimiento de los patrones reproductivos y aspectos alimenticios de dos especies de lagartijas, *Sceloporus spinosus spinosus* y *Sceloporus horridus horridus* (Lacertilla: Phrynosomatidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, México.
- Vanhooydonk, B., R. Van Damme, y P. Aerts. 2000. Ecomorphological correlatos of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology* 14:358-368.
- Vanhooydonck, B., y D. J. Irschick. 2002. Is evolution predictable? Evolutionary relationships of divergence in ecology, performance and morphology in old a new world lizard radiations. Pp. 191-204 *En* P. Aerts, K. D' Août, A. Herrel and R. Van Damme, (eds.), Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology, Tulane Univesrity, New Orleans, USA.

- Wainwright, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. *En: Ecological morphology: Integrative organismal biology*. Wainwright P.C. (Eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Wheeler, Q. D., y R. Meier. 2000. Species concepts and phylogenetic theory: A debate. Columbia University Press. USA.
- Wiens, J. J. 2004a. What is speciation and how should we study it? *The American Naturalist* 163:914-923.
- Wiens, J. J. 2004b. Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of the species. *Evolution* 58:193-197.
- Wiens, J. L. 2007. Pissing away the eons. *Evolution* 61:1788-1790.
- Wiens, J. J., y C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematic* 36:519-539.
- Wiens J. J., y T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51:69-91.
- Wiens J. J., y T. W., Reeder. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs* 11:1-101.
- Wiens, J. J., T. N. Engstrom, y P. T. Chippindale. 2006. Rapid diversification, incomplete isolation, and the “speciation clock” in North American salamanders (genus *Plethodon*): testing the hybrid swarm hypothesis of rapid radiation. *Evolution* 60:2585-2603.
- Wiens, J. J., C. A. Kuczynski, S. Arif, y T. W. Reeder. 2010. Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards based on nuclear and mitochondrial data, and a revised phylogeny for *Sceloporus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54(2010):150-161.

ANEXOS

ANEXO I. 46 CARACTERES MORFOLÓGICOS

Estos caracteres fueron divididos en razón de su naturaleza: morfométricos, merísticos, de escutelación, y patrones de coloración.

Morfométricos (ocho): LHC (longitud hocico cloaca), TIB (tibia), ANTB (antebrazo), FEMR (fémur), LCr (largo del cráneo), ACr (ancho cráneo), LM (largo mandíbula), y AM (ancho mandíbula).

Merísticos (15): EDOR (número de escamas dorsales), EVENTR (escamas ventrales), PFEM (poros femorales), LS (número de lámelas subdigitales), SPM (escamas supraoculares mediales), SONM (escamas supraoculares no mediales), EM (escamas mentonales), CANT (escamas cantales), SCILIAR (escamas ciliares), SPL (escamas supralabiales), IFL (escamas infralabiales), ERIP (escamas alrededor de la interparietal), LAURC (lóbulos auriculares), EFNRM (número de pares de escamas entre la escama rostral y frontal media), NLFW (número de líneas dorsales en W), y NEI/CND (número de escamas entre la interparietal y el collar nucal en el dorso).

Escutelación (15): EROSTR (escama rostral), SPEG (2do., par de escudos geniales), BFW (bandas en el dorso en forma de W), FPVENTR (forma de los parches ventrales), PPVENTR (posición de los parches ventrales), PVENTRN (parches ventrales negros), BG (banda gular), LG (línea gular), TQ (tipo de quilla), IMBRIC (escamas imbricadas), TEM y C (tipo de las escamas marginales y carnación dorsales), TEA/Y (tipo de escamas agrupadas y de yuxtaposición), FLC (franja lateral del cuello), y EFA y FM (escamas frontal anterior y frontal media) y CN (collar nucal).

Patrones de coloración (ocho): CDOR (coloración dorsal), CVENTR (coloración región ventral), CRPFEM (patrón de coloración de la región postfemoral), CAG (coloración área gular), CPV (coloración parches ventrales externos), TBPCRLC (tipo básico de los patrones de coloración de la región lateral del cuerpo), TCSLCPO (tipo básico de la sección lateral del cuerpo), y CCN (coloración collar nucal).

13 CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS (MICROHÁBITAT, DIETA Y BIOLOGÍA REPRODUCTORA)

Microhábitat (nueve): TMH (tipo de microhábitat explotado), APERCH (altura de la percha en el microhábitat en cm), CV % (cobertura de vegetación en porcentaje), CR % (cobertura rocas en porcentaje) CS % (cobertura suelo desnudo en porcentaje), MH+C (microhábitat más cercano en cm), DMH+C (distancia del microhábitat más cercano en cm); ALTMH+C (altura del microhábitat más cercano en cm), ACTIV (actividad).

Dieta (dos): Tipo de presa y TPC (tamaño del tipo de presa consumida).

Reproductores (dos): TC (tamaño de camada; número de crías) y LHC (longitud hocico cloaca de las hembras, en mm).

ANEXO II. CARACTERES MORFOLÓGICOS SIGNIFICATIVOS
Morfométricos

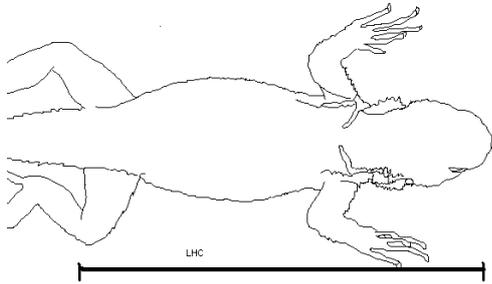


FIG. 2.1. Longitud hocico cloaca (LHC mm).

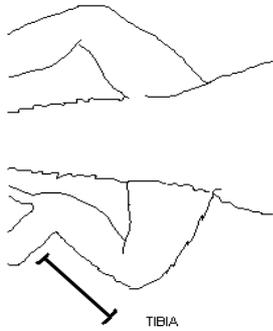


FIG. 2.2. Tibia.

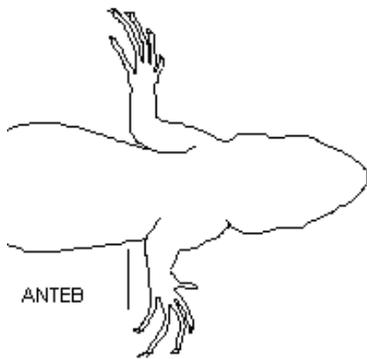


Fig. 2.3. Antebrazo.



FIG. 2.4. Longitud del cráneo (LCr mm).

Merísticos

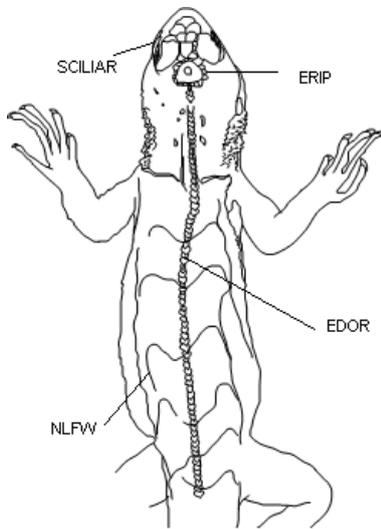


FIG. 2.5. Escamas dorsales (EDOR), escamas alrededor de la interparietal (ERIP), SCILIAR = escamas ciliares (SCILIAR) y número de escamas en forma de W o en ondas (NLFW).

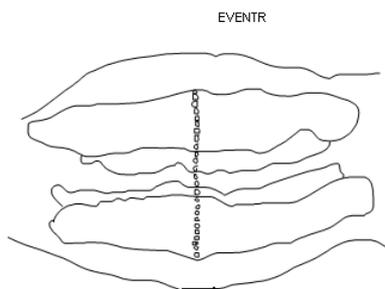


FIG. 2.6. Escamas ventrales (EVENTR).

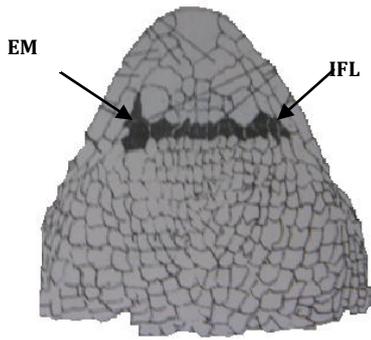


FIG. 2.7. Escamas mentonales (EM; tomado de Nieto-Montes de Oca, 1987), y escamas infralabiales (IFL).

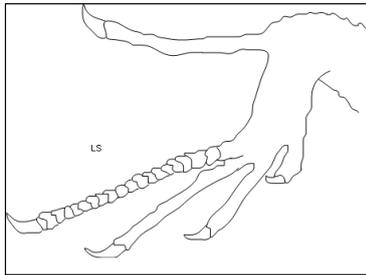


FIG. 2.8. Lámelas subdigitales (LS).

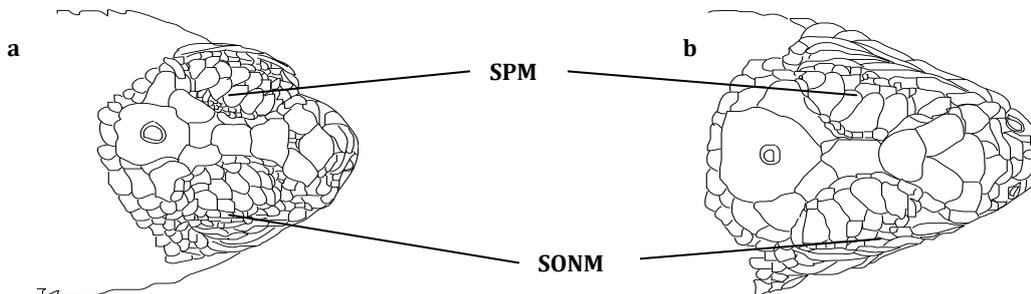


FIG. 2.9. a) Escamas supraoculares mediales (SPM); b) escamas supraoculares no mediales (SONM).



FIG. 2.10. Número de escamas en los lóbulos auriculares (LAUREC).

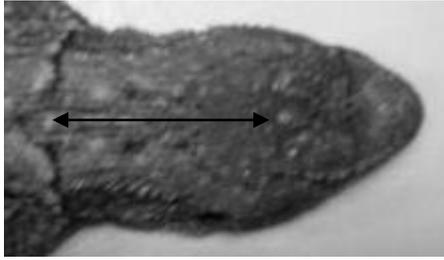


FIG. 2.11. Número de escamas entre la escama posterior a la interparietal y el collar nuchal (NEI/CND).

Escutelación

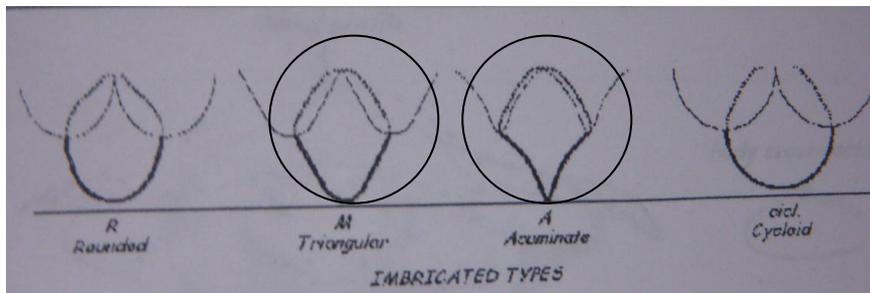


FIG. 2.12. Escamas imbricadas (IMBRIC). Se presentan dos tipos, M = tipo triangular y A = tipo en punta; tomado de Lara-Góngora, 2004).

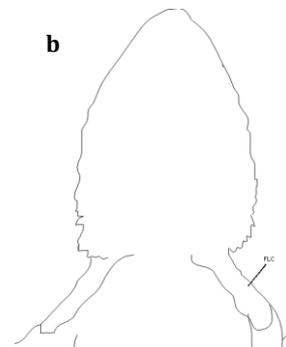


FIG. 2.13. Franja lateral del cuello, a) extendida o, b) no extendida (FLC).

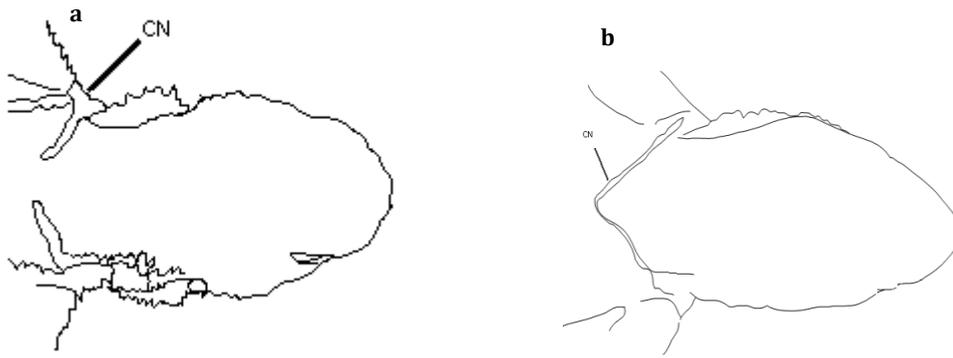


FIG. 2.14. Collar nuchal (CN), a) abierto; b) cerrado.

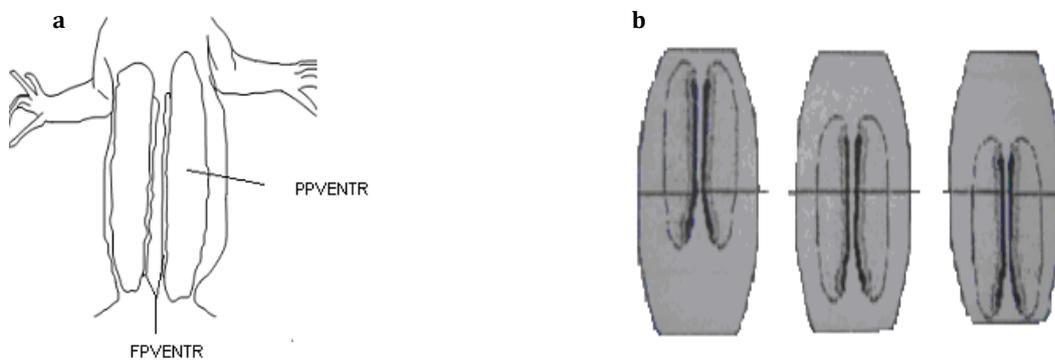


FIG. 2.15. a) posición de los parches ventrales (PPVENTR), b) forma de los parches ventrales (FPVENTR; 1- arriba, 2- en medio, 3- abajo; 2.15 b, tomado de Lara-Góngora, 2004).

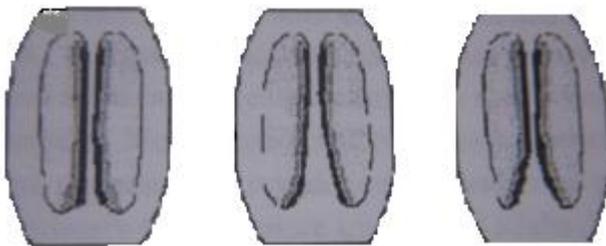


FIG. 2.16. Forma parches ventrales (FPVENTR; 1- rectos, 2- triangular, 3- combinado; tomado de Lara-Góngora, 2004).

Patrones de coloración

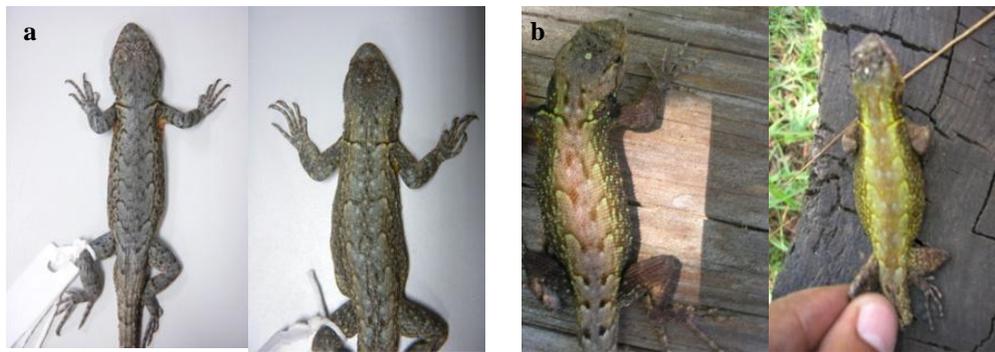


FIG. 2.17. Coloración dorsal (CDOR), a) HS, LS, FM2, FM3 y F5+6; b) FM1, F5 y F6.



FIG. 2.18. Coloración área gular (CAG; en machos de las razas cromosómicas), (a), patrón en FM2 (90 %), y en LS (60 %); b, c, d y e, patrones de coloración presentes en HS, FM1, FM3, F5, F5+6, y F6. Se consideran todos estos patrones en las razas antes mencionadas, dado que los valores de ocurrencia de estos colores, no presentan una alta frecuencia (< al 50 %), es decir, pueden presentarse indistintamente en cualquiera de ellas.



FIG. 2.19. Coloración parches ventrales (CPVENTR), en FM2, los parches negros menos de cuatro escamas; los parches azules son tenues, generalmente de color azul claro. En las demás razas, los parches negros abarcan más de cuatro escamas y los azules van de un azul cielo a azul metálico (muy intenso).



FIG. 2.20. Coloración región postfemoral (CRPFEM; tomado de Lara-Góngora, 2004).

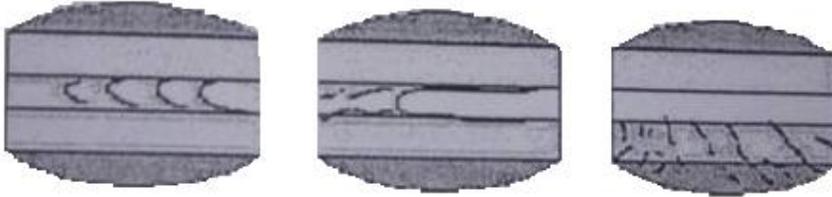


FIG. 2.21. Tipo básico de la sección lateral del cuerpo (TCSLCPO; tomado de Lara-Góngora, 2004).

ANEXO III. VARIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE HEMBRAS Y MACHOS DE CADA RAZA

CUADRO 1. Caracteres morfológicos que mostraron diferencias significativas entre las hembras de las razas. *H* = valor de Kruskal-Wallis, *DE* = desviación estándar, *P* = valor de probabilidad.

Caracteres	Raza	Media	DE	H	P
LHC	F5	55	7.83	18.89	0.0085
"	F5 + 6	53.5	4.33		
"	F6	45.3	3.64		
"	FM1	54.7	3.57		
"	FM2	56.7	9.02		
"	FM3	53	4.39		
"	HS	49.9	7.99		
"	LS	51.3	5.25		
TIB	F5	11.7	11.70	31.58	<0.0001
"	F5 + 6	10.1	1.15		
"	F6	9.2	0.63		
"	FM1	10.0	0.70		
"	FM2	11.1	1.94		
"	FM3	9.5	1.29		
"	HS	9.8	1.38		
"	LS	8.9	1.16		
FEMR	F5	10.5	1.47	23.29	0.0015
"	F5 + 6	10.3	1.17		
"	F6	10.0	0.52		
"	FM1	9.8	1.31		
"	FM2	11.8	2.24		
"	FM3	9.4	1.88		
"	HS	9.5	1.87		
"	LS	8.7	1.09		
ANTB	F5	9.1	1.22	28.33	0.0002
"	F5 + 6	8.6	0.73		
"	F6	8	0.51		
"	FM1	8.5	0.91		
"	FM2	8.9	1.35		
"	FM3	8.3	0.93		
"	HS	8.0	1.41		
"	LS	7.5	0.89		
LCr	F5	13	1.37	46.68	<0.0001
"	F5 + 6	12.3	1.24		
"	F6	10.5	0.72		
"	FM1	12.4	0.54		
"	FM2	12.9	1.70		
"	FM3	11.5	1.11		
"	HS	11.3	1.28		
"	LS	10.9	0.83		
Acr	F5	10.9	1.27	29.39	0.0001
"	F5 + 6	10.5	1.00		
"	F6	8.3	3.65		
"	FM1	10.6	0.51		
"	FM2	11	1.48		
"	FM3	10.5	1.08		
"	HS	9.8	1.70		
"	LS	9.4	0.53		

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS
ADRIAN LEYTE MANRIQUE/CIB-UAEH

Cuadro 1. Continuación.....

LM	F5	10.3	1.56	24.07	0.0011
"	F5 + 6	10.4	1.17		
"	F6	9	0.74		
"	FM1	9.97	0.42		
"	FM2	10.2	1.50		
"	FM3	9.9	1.22		
"	HS	9.2	1.28		
"	LS	8.6	0.87		
AM	F5	10.6	1.31	29.53	0.0001
"	F5 + 6	10.3	0.68		
"	F6	9.4	0.65		
"	FM1	10.1	0.49		
"	FM2	10.4	1.47		
"	FM3	9.6	1.24		
"	HS	9.1	1.55		
"	LS	8.9	0.89		
EDOR	F5	68.2	2.35	91.73	<0.0001
"	F5 + 6	62.0	3.86		
"	F6	69.1	1.94		
"	FM1	64.7	3.17		
"	FM2	79.8	6.02		
"	FM3	66.5	2.64		
"	HS	62.6	2.24		
"	LS	70.7	3.61		
EVENTR	F5	20.1	1.84	41.97	<0.0001
"	F5 + 6	25.5	3.22		
"	F6	19	0.89		
"	FM1	22.8	2.48		
"	FM2	21	2.08		
"	FM3	20.1	1.54		
"	HS	20.4	2.30		
"	LS	20.3	1.84		
LS	F5	18.5	1.29	43.11	<0.0001
"	F5 + 6	20.4	1.31		
"	F6	20.1	0.75		
"	FM1	20.3	0.65		
"	FM2	20.6	1.22		
"	FM3	20	0.64		
"	HS	20.1	1.05		
"	LS	18.8	1.05		
SPM	F5	6.3	0.58	60.20	<0.0001
"	F5 + 6	6.4	0.61		
"	F6	8.8	1.72		
"	FM1	6.6	0.65		
"	FM2	11.3	2.91		
"	FM3	7	0.73		
"	HS	7.2	0.83		
"	LS	6.7	0.92		

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS
ADRIAN LEYTE MANRIQUE/CIB-UAEH

Cuadro 1. Continuación.....

SONM	F5	28.2	2.97	38.61	<0.0001
"	F5 + 6	25.3	2.71		
"	F6	21.8	1.47		
"	FM1	24.7	1.82		
"	FM2	24.8	4.65		
"	FM3	26.6	2.03		
"	HS	25.7	1.39		
"	LS	22.4	4.65		
EM	F5	9.81	1.36	45.46	<0.0001
"	F5 + 6	11.7	1.99		
"	F6	8.8	1.60		
"	FM1	11.6	1.61		
"	FM2	9.4	2.29		
"	FM3	10	1.80		
"	HS	11.5	1.51		
"	LS	13.2	2.02		
SCILIAR	F5	6.3	0.48	56.28	<0.0001
"	F5 + 6	5.8	0.37		
"	F6	5	0.00		
"	FM1	5.3	0.49		
"	FM2	5.8	0.41		
"	FM3	5.8	0.38		
"	HS	5.2	0.44		
"	LS	5	0.00		
IFL	F5	5.2	0.94	23.12	0.0002
"	F5 + 6	5.9	0.85		
"	F6	6	0.00		
"	FM1	5.4	0.51		
"	FM2	5.4	0.77		
"	FM3	5.1	0.32		
"	HS	5.1	0.33		
"	LS	5.8	0.49		
ERIP	F5	14	1.84	18.05	0.0096
"	F5 + 6	12.6	1.89		
"	F6	14	2.04		
"	FM1	12.6	1.97		
"	FM2	14.6	1.66		
"	FM3	14	1.11		
"	HS	13.	1.12		
"	LS	13.8	2.10		
LAURC	F5	4	0.22	4.85	<0.0001
"	F5 + 6	5.1	0.94		
"	F6	4.1	0.41		
"	FM1	4	0.29		
"	FM2	4	0.29		
"	FM3	4	0.34		
"	HS	4	0.00		
"	LS	5.1	0.60		

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS
ADRIAN LEYTE MANRIQUE/CIB-UAEH

Cuadro 1. Continuación.....

NEI/CND	F5	18.3	2.01	72.13	<0.0001
"	F5 + 6	18.1	2.22		
"	F6	21.8	1.47		
"	FM1	18	1.60		
"	FM2	22.1	2.05		
"	FM3	19.3	1.68		
"	HS	17.8	1.05		
"	LS	22.4	1.42		
CN	F5	29	0.30	55.44	<0.0001
"	F5 + 6	2	0.00		
"	F6	1	0.00		
"	FM1	2	0.29		
"	FM2	1	0.33		
"	FM3	1	0.50		
"	HS	1	0.44		
"	LS	1	0.33		
BFW	F5	1	0.22	17.67	0.0001
"	F5 + 6	1	0.50		
"	F6	1	0.55		
"	FM1	2	0.39		
"	FM2	1	0.41		
"	FM3	1	0.49		
"	HS	1	0.44		
"	LS	1	0.33		
CDOR	F5	2	1.40	17.87	0.0069
"	F5 + 6	2	1.07		
"	F6	1	0.52		
"	FM1	1	0.78		
"	FM2	3	1.55		
"	FM3	2	0.77		
"	HS	2	0.78		
"	LS	2	0.72		
CVENTR	F5	1	0.87	22.01	0.0001
"	F5 + 6	1	0.77		
"	F6	1	0.41		
"	FM1	2	1.54		
"	FM2	3	1.51		
"	FM3	2	0.99		
"	HS	1	0.50		
"	LS	1	1.31		
CRFEM	F5	1	0.22	12.39	0.0040
"	F5 + 6	1	0.42		
"	F6	2	0.41		
"	FM1	1	0.45		
"	FM2	2	1.37		
"	FM3	1	0.50		
"	HS	1	0.44		
"	LS	1	0.33		

Cuadro 1. Continuación.....

CAG	F5	6	1.52	22.48	0.0011
"	F5 + 6	4	1.56		
"	F6	5	1.21		
"	FM1	6	1.38		
"	FM2	6	1.24		
"	FM3	5	1.15		
"	HS	5	1.17		
"	LS	6	1.91		
CPV	F5	5	0.92	16.74	0.0022
"	F5 + 6	4	1.43		
"	F6	4	1.86		
"	FM1	5	0.49		
"	FM2	4	0.40		
"	FM3	5	0.92		
"	HS	5	0.50		
"	LS	4	1.93		

CUADRO 2. Caracteres morfológicos que mostraron diferencias significativas entre machos de las razas. *H* = valor de Kruskal-Wallis, *DE* = desviación estándar, *P* = valor de probabilidad.

Caracteres	Raza	Media	D.E.	<i>H</i>	<i>P</i>
LHC	F5	56.5	8.10	36.18	<0.0001
"	F5 + 6	51.4	7.37		
"	F6	53.0	7.25		
"	FM1	57.6	6.97		
"	FM2	65.4	5.90		
"	FM3	55.6	8.70		
"	HS	51.9	6.99		
"	LS	55.9	4.58		
TIB	F5	12.0	2.39	33.14	<0.0001
"	F5 + 6	10.4	1.72		
"	F6	11.0	0.61		
"	FM1	11.6	1.64		
"	FM2	13.3	2.10		
"	FM3	10.8	1.79		
"	HS	10.5	1.51		
"	LS	10.3	1.48		
FEMR	F5	11.5	3.44	16.18	0.0234
"	F5 + 6	10.5	1.75		
"	F6	11.2	0.68		
"	FM1	10.9	1.97		
"	FM2	12.7	2.37		
"	FM3	10.9	2.33		
"	HS	10.5	1.44		
"	LS	10.2	1.86		
ANTB	F5	9.79	2.05	32.95	<0.0001
"	F5 + 6	8.57	1.50		
"	F6	10.4	0.88		
"	FM1	9.35	1.41		
"	FM2	10.5	1.42		
"	FM3	9.12	1.91		
"	HS	8.35	1.33		
"	LS	8.19	0.87		
LCr	F5	13.4	2.31	35.37	<0.0001
"	F5 + 6	12.5	1.82		
"	F6	11.7	1.19		
"	FM1	13.0	1.41		
"	FM2	14.8	1.41		
"	FM3	11.9	1.56		
"	HS	12.3	1.27		
"	LS	11.9	1.64		
Acr	F5	11.7	2.17	23.71	0.0013
"	F5 + 6	10.6	1.67		
"	F6	11.1	0.95		
"	FM1	11.6	1.36		
"	FM2	12.6	1.42		
"	FM3	10.7	1.61		
"	HS	10.7	1.13		
"	LS	10.6	1.11		

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS
ADRIAN LEYTE MANRIQUE/CIB-UAEH

Cuadro 2. Continuación.....

LM	F5	11.3	2.16	16.74	0.0190
"	F5 + 6	6 10	1.95		
"	F6	11.0	0.98		
"	FM1	11.0	1.41		
"	FM2	11.6	1.81		
"	FM3	10.6	1.56		
"	HS	9.67	1.30		
"	LS	10.2	1.46		
AM	F5	11.2	2.31	25.45	0.0006
"	F5 + 6	10.2	1.82		
"	F6	10.5	0.93		
"	FM1	10.7	1.15		
"	FM2	11.9	1.35		
"	FM3	9.94	1.33		
"	HS	9.75	1.11		
"	LS	10.0	1.28		
EDOR	F5	68.5	4.05	75.79	<0.0001
"	F5 + 6	61.3	4.61		
"	F6	69.6	2.16		
"	FM1	66.8	3.37		
"	FM2	78.5	4.11		
"	FM3	66.5	1.90		
"	HS	62.1	2.64		
"	LS	71.5	6.26		
EVENTR	F5	20.6	1.61	30.42	0.0001
"	F5 + 6	24.5	3.81		
"	F6	19.3	2.07		
"	FM1	22.8	2.52		
"	FM2	22.1	1.94		
"	FM3	20.6	1.18		
"	HS	20.4	2.33		
"	LS	22.2	2.02		
PFEM	F5	15.9	1.11	23.47	0.0009
"	F5 + 6	15.1	2.01		
"	F6	16.1	1.60		
"	FM1	15.7	1.10		
"	FM2	17.4	1.67		
"	FM3	15.6	0.96		
"	HS	14.9	1.12		
"	LS	15.3	1.16		
LS	F5	17.9	1.51	39.32	<0.0001
"	F5 + 6	21.0	1.91		
"	F6	21.0	0.89		
"	FM1	20.4	1.21		
"	FM2	20.5	1.43		
"	FM3	19.7	0.73		
"	HS	19.6	0.77		
"	LS	19.5	1.43		

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS
ADRIAN LEYTE MANRIQUE/CIB-UAEH

Cuadro 2. Continuación.....

SPM	F5	6.39	0.70	43.01	<0.0001
"	F5 + 6	6.31	0.60		
"	F6	8.17	1.47		
"	FM1	7.00	0.63		
"	FM2	10.9	2.78		
"	FM3	7.15	0.69		
"	HS	6.77	0.44		
"	LS	6.95	0.78		
SONM	F5	27.6	2.75	20.13	0.0048
"	F5 + 6	25.8	4.29		
"	F6	21.6	3.88		
"	FM1	25.9	2.47		
"	FM2	26.9	3.85		
"	FM3	26.3	1.50		
"	HS	26.4	2.44		
"	LS	24.1	3.33		
EM	F5	9.44	1.29	29.55	0.0001
"	F5 + 6	12.0	2.13		
"	F6	8.50	1.64		
"	FM1	10.5	2.02		
"	FM2	11.0	3.55		
"	FM3	10.0	0.82		
"	HS	10.7	1.64		
"	LS	12.7	2.55		
SPL	F5	4.11	0.32	13.02	0.0034
"	F5 + 6	4.63	0.62		
"	F6	4.17	0.41		
"	FM1	4.09	0.30		
"	FM2	4.55	0.51		
"	FM3	4.23	0.44		
"	HS	4.08	0.28		
"	LS	4.26	0.45		
IFL	F5	5.22	0.73	31.17	<0.0001
"	F5 + 6	6.00	0.97		
"	F6	6.33	0.52		
"	FM1	5.00	0.00		
"	FM2	5.75	0.72		
"	FM3	5.23	0.44		
"	HS	5.00	0.00		
"	LS	5.84	0.90		
ERIP	F5	14.6	1.75	36.30	<0.0001
"	F5 + 6	12.5	2.10		
"	F6	12.8	0.98		
"	FM1	12.6	1.43		
"	FM2	15.6	1.47		
"	FM3	13.9	1.38		
"	HS	14.1	1.21		
"	LS	14.6	1.34		

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO *Sceloporus grammicus*: EVIDENCIAS, MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS
ADRIAN LEYTE MANRIQUE/CIB-UAEH

Cuadro 2. Continuación.....

NEI/CND	F5	17.8	2.70	53.99	<0.0001
"	F5 + 6	19.3	2.00		
"	F6	21.8	0.98		
"	FM1	19.4	1.97		
"	FM2	23.2	2.69		
"	FM3	19.3	1.89		
"	HS	19.0	2.20		
"	LS	22.7	2.18		
BFW	F5	1.17	0.38	15.72	0.0028
"	F5 + 6	1.38	0.50		
"	F6	1.67	0.52		
"	FM1	1.73	0.47		
"	FM2	1.40	0.50		
"	FM3	1.15	0.38		
"	HS	1.77	0.44		
"	LS	1.32	0.48		
FPVENTR	F5	1	0.51	27.22	<0.0001
"	F5 + 6	2	0.98		
"	F6	1	0.00		
"	FM1	1	0.00		
"	FM2	1	0.73		
"	FM3	1	0.00		
"	HS	1	0.60		
"	LS	1	0.75		
PPVENTR	F5	1	0.62	30.40	<0.0001
"	F5 + 6	2	0.58		
"	F6	1	0.41		
"	FM1	1	0.47		
"	FM2	2	0.72		
"	FM3	1	0.60		
"	HS	1	0.00		
"	LS	1	0.82		
PPVENTRN	F5	1	0.51	19.02	0.0003
"	F5 + 6	1	0.63		
"	F6	1	0.52		
"	FM1	1	0.40		
"	FM2	2	0.00		
"	FM3	1	0.44		
"	HS	1	0.38		
"	LS	1	0.48		
FLC	F5	1	0.00	15.14	0.0002
"	F5 + 6	1	0.25		
"	F6	1	0.55		
"	FM1	1	0.30		
"	FM2	1	0.51		
"	FM3	1	0.44		
"	HS	1	0.52		
"	LS	1	0.32		

Cuadro 2. Continuación.....

CDOR	F5	3	1.50	18.59	0.0049
"	F5 + 6	3	1.24		
"	F6	1	0.41		
"	FM1	2	0.87		
"	FM2	2	1.54		
"	FM3	2	0.78		
"	HS	2	0.65		
"	LS	2	0.77		
CVENTR	F5	1	0.98	26.96	<0.0001
"	F5 + 6	1	0.34		
"	F6	1	0.98		
"	FM1	3	0.90		
"	FM2	2	1.54		
"	FM3	2	1.04		
"	HS	1	0.44		
"	LS	1	1.36		
PCRPFEM	F5	2	0.86	13.84	0.0282
"	F5 + 6	2	0.66		
"	F6	1	0.41		
"	FM1	2	1.04		
"	FM2	2	0.93		
"	FM3	2	0.55		
"	HS	2	0.51		
"	LS	2	0.88		
CAG	F5	5	3.70	15.91	0.0225
"	F5 + 6	4	2.42		
"	F6	4	2.14		
"	FM1	3	2.50		
"	FM2	6	1.43		
"	FM3	5	2.87		
"	HS	5	3.38		
"	LS	5	2.87		
CPV	F5	2	0.00	17.90	0.0018
"	F5 + 6	2	1.13		
"	F6	3	2.19		
"	FM1	2	1.43		
"	FM2	2	0.85		
"	FM3	2	1.25		
"	HS	1	0.48		
"	LS	2	1.80		

ANEXO IV. DIMORFISMO SEXUAL

CUADRO 1. Dimorfismo sexual entre hembras y machos de cada raza. Se presentan los valores promedios \pm de la DE (desviación estándar).

HS			
Carácter	Hembras	Machos	<i>P</i>
BFW	1 \pm 0.44	2 \pm 0.44	0.01
CPV	5 \pm 0.50	1 \pm 0.48	0.05
LS			
LHC	51.3 \pm 5.1	56.2 \pm 4.5	0.05
TIB	8.9 \pm 1.1	10.4 \pm 1.4	0.01
FEMR	8.6 \pm 1.1	10.4 \pm 1.7	0.01
ANTB	7.5 \pm 0.87	8.2 \pm 0.89	0.05
LCr	10.9 \pm 0.81	12 \pm 1.6	0.01
ACr	9.5 \pm 0.67	10.6 \pm 1.1	0.01
LM	8.6 \pm 0.85	10.3 \pm 1.4	0.01
AM	8.9 \pm 0.86	10 \pm 1.3	0.01
FPVENTR	2 \pm 1.3	1 \pm 0.38	0.05
FLC	2 \pm 0.51	1 \pm 0.24	0.01
CPV	4 \pm 1.9	2 \pm 1.6	0.05
FM1			
LHC	54.7 \pm 3.5	57.6 \pm 6.9	0.05
TIB	10.3 \pm 0.7	11.6 \pm 1.6	0.05
NLFW	3 \pm 0.39	4 \pm 0.30	0.05
FLC	2 \pm 0.29	1 \pm 0.30	0.01
CDOR	1 \pm 0.7	2 \pm 0.8	0.05
CVENTR	2 \pm 1.5	3 \pm 0.9	0.05
CAG	6 \pm 1.3	3 \pm 2.5	0.01
CPV	5 \pm 0.4	2 \pm 1.4	0.01
CCN	1 \pm 0.5	2 \pm 0.30	0.01
FM2			
LHC	56.7 \pm 9.1	65.4 \pm 0.5.2	0.01
TIB	11.2 \pm 1.9	13.7 \pm 2.1	0.01
FEMR	10.8 \pm 2.2	12.7 \pm 2.3	0.05
ANTB	8.9 \pm 1.3	10.5 \pm 1.4	0.01
LCr	12.9 \pm 1.7	14.8 \pm 1.4	0.01
ACr	11 \pm 1.4	12.6 \pm 1.5	0.01
LM	10.2 \pm 1.5	11.6 \pm 1.8	0.01
AM	10.4 \pm 1.4	11.9 \pm 1.3	0.01
PFEM	15.8 \pm 1.4	17.4 \pm 1.6	0.01
SNOM	24.8 \pm 4.6	26.9 \pm 3.8	0.05
FPVENTR	2 \pm 1.4	1 \pm 0.73	0.01
PPVENTR	3 \pm 1	1 \pm 0.72	0.01
CPV	4 \pm 0.4	2 \pm 0.8	0.01
FM3			
LHC	53 \pm 4.3	55.8 \pm 8.3	0.05
TIB	9.5 \pm 1.2	10.9 \pm 1.7	0.05
PPVENTR	2 \pm 0.42	1 \pm 0.58	0.05
FLC	2 \pm 0.32	1 \pm 0.42	0.01
CAG	6 \pm 1.1	5 \pm 2.8	0.05
CPV	5 \pm 0.92	2 \pm 1.20	0.01

Cuadro 1. Continuación.....

F5			
Carácter	Hembras	Machos	P
PFEM	14.5±1.33	15.9±1.6	0.05
FPVENTR	2±1.25	1±1.54	0.05
FPVENTRN	2±0.7	1±0.51	0.05
CDOR	2±1.4	3±1.5	0.01
CAG	6±1.5	5±3.7	0.05
CPV	5±0.92	2±0.5	0.01
F5+6			
CAG	5+1.1	4+1.8	0.05
CPV	4+2.1	2+2.7	0.01
F6			
TIB	9.2+0.63	11+0.61	0.01
FEMR	10+0.52	11.2+0.68	0.05
ERIP	14.8+2.4	12.8+0.98	0.03
PPVENTR	2+0.41	1+0.43	0.01

ANEXO V. DISTRIBUCIÓN DE LAS RAZAS CROMOSÓMICAS

CUADRO 1. Distribución potencial de las razas cromosómicas para el Estado de Hidalgo (Ver en capítulo III, Fig. 3.1). Se considera la distribución geográfica dada por Arévalo et al. (1991). Las localidades que aparecen subrayadas son las que se estudiaron en este trabajo.

Razas	Distribución	Vegetación	Elevación (mm)
HS	<u>El Cerezo PNEC</u>	Pino-encino	2450
LS	<u>Pachuca (alrededores)</u> Apan.	Xerófilo, mezquital	2300-2355
FM1	*Entre Amealco y PNEC; **El Arenal, <u>Huichapan</u> , <u>Jonacapa</u> , Tepejí del Río.	*Pino, encino **Xerófilo	2041-2348
FM2	**Sahagún, Tulancingo, <u>Tizayuca</u> , Tepeapulco, Sta. Matilde, Tepejí del- Río, Tula; *La Estanzuela.	*Xerófilo, mezquital **Pino-encino	2292-2742
FM3	<u>Huasca (SMR)</u> , Omitlán, Capúla Atotonilco El Grande	Pino-encino	2070-2544
F5	* <u>La Mojonera (Zacualtipan)</u> , Molango; **Tulancingo	*Pino-encino **Xerófilo	2158-2591
F5+6	<u>La Manzana (Zimapan)</u> , Villanueva, Huasca.	Pino-encino	1774-2531
F6	Cahuacan, Estado de México.	Pino-encino	2583

Localidades con vegetación de tipo *Pino-encino; **Xerófila y mezquital. **Nota.** Aunque la raza F6 no se distribuye en Hidalgo, se contempla para este estudio.

ANEXO VI

DIET OF TWO POPULATIONS OF *SCOLOPORUS GRAMMICUS*
(SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE) FROM HIDALGO, MEXICO

ADRIAN LEYTE-MANRIQUE* AND AURELIO RAMÍREZ-BAUTISTA

Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo, Km 4.5 s/n, Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, A.P. 1-69 Plaza Juárez, C.P. 42001, Hidalgo, México

*Correspondent: leytebi2@yahoo.com.mx

ABSTRACT—Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* was determined from Tilcuautla and La Estanzuela, Hidalgo, Mexico. Diet of *S. grammicus* is primarily Araneae, Insecta (Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera Lepidoptera, and Orthoptera), Mollusca (gastropods), and Reptilia (Sauria). Hymenoptera and Coleoptera were most frequent in the diet of both populations. These groups were more abundant and more diverse in diet of lizards from Tilcuautla than in those from La Estanzuela. Breadth of diet for males from Tilcuautla was $B = 0.108$ and for females was $B = 0.101$, and in La Estanzuela was $B = 0.183$ and $B = 0.095$ for males and females, respectively. Overlap between males and females from Tilcuautla was $O_{jk} = 1.000$, with percentage overlap of 97.0–100%, and for La Estanzuela overlap was $O_{jk} = 0.938$, with percentage overlap of 76.3–100%. Based on the feeding-importance value (Vil), coleopterans and hymenopterans were the most important orders in the diet of *S. grammicus* for both populations and sexes. Diet of *S. grammicus* is mainly insectivorous with a tendency to specialization on coleopterans and hymenopterans, but this species could be a generalist at some time during the year as indicated by this study.

RESUMEN—Se determinó la dieta de dos poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus* de las localidades de Tilcuautla y La Estanzuela, Hidalgo, México. La dieta de *S. grammicus* es principalmente Araneae, Insecta (Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Orthoptera), Mollusca (Gastrópoda) y Reptilia (Sauria). Las presas más frecuentes en las dietas fueron los himenópteros y los coleópteros. Estos grupos fueron más abundantes y diversos en la dieta de las lagartijas de Tilcuautla que en La Estanzuela. En Tilcuautla, la amplitud de nicho alimentario para los machos fue de $B = 0.108$ y para las hembras de $B = 0.101$, mientras que en La Estanzuela fue de $B = 0.183$ y $B = 0.095$, respectivamente. El solapamiento alimentario entre machos y hembras de Tilcuautla fue de $O_{jk} = 1.000$, con un porcentaje de solapamiento de 97.0–100% y para La Estanzuela de $O_{jk} = 0.938$, con un porcentaje de solapamiento de 76.3–100%. Mediante el valor de importancia alimentario (Vil), se determinó que los coleópteros e himenópteros fueron los órdenes de presas más importantes en la dieta de *S. grammicus*, tanto entre poblaciones como entre sexos. La dieta de *S. grammicus* es principalmente insectívora con tendencia a la especialización en presas como coleópteros e himenópteros. Pero también se puede considerar como una especie generalista en algunas partes del año como lo observado en este estudio.

Diet is an important aspect of the life history of lizards (Vitt and Carvalho, 1995). Species with seasonal reproductive cycles generally inhabit areas with high production of food (Lynch and Gorman, 1970; Lynch, 1984), but survival of lizards depends of the relationship between demand and availability of resources (Valdéz-González and Ramírez-Bautista, 2002). Abundance of food is correlated with environmental conditions such as precipitation, which influences life history of lizards; e.g., reproductive period, frequency of clutches, size of clutches, size of

neonate at hatching, and rate of growth (Ballinger, 1977; Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista and Vitt, 1997, 1998). Several studies of diet of *Sceloporus* have indicated annual variation in prey eaten by lizards during reproductive and non-reproductive periods (Valdéz-González, 1998; Valdéz-González and Ramírez-Bautista, 2002). In spite of many studies of diet in lizards, nothing is known about diet of *S. grammicus* on the Mexican Plateau; thus, this study analyzed diet of two populations of this species in Hidalgo, Mexico.

MATERIALS AND METHODS—The study was carried out in two localities in Hidalgo, Mexico. One was Tilcuautla (20°09.270'N, 98°43.105'W), which was 10 km SW Ciudad Pachuca, 2,452 m elevation in vegetation characterized as xerophytic brush. Mean annual temperature was 15°C and precipitation was 750 mm. The other site was La Estanzuela (20°10.021'N, 98°45.495'W), which was 9 km N Ciudad Pachuca, ca. 2,700 m elevation, in oak-pine forest, with mean annual temperature and precipitation of 14°C and 1,506 mm, respectively (García, 1973; Rzedowski, 1978).

During January–December 2005, 147 adult lizards were collected (74 from Tilcuautla, 73 from La Estanzuela). Lizards were transported to the laboratory, individually marked, humanely killed, fixed in 10% formalin, and preserved in 70% ethyl alcohol. A week after preservation, stomachs were removed, opened, and prey items were examined. Prey items were identified to order when possible (Borror and White, 1970), weighed (to nearest 0.0001 g), and measured (length and width to nearest 0.1 mm with an electronic caliper). We also measured the snout-vent length to the nearest 1 mm on necropsied lizards.

We determined frequency of prey categories as percentage of stomachs containing that category. We calculated volume of prey using the formula $V = \text{length} \times \text{width} \times \text{height}$ (Acosta, 1982). We calculated the Importance Value (VI) of each prey item eaten by males and females from both Tilcuautla and La Estanzuela, and calculated with the formula: $VI = P'i + A'i + C'i$; where VI = importance value of the taxon i , $P'i = P_i/\Sigma P_i$ (P_i = total mass of the taxon i ; ΣP_i = total mass of all taxa), $A'i = A_i/\Sigma A_i$ (A_i = number of prey that belong to taxon i ; ΣA_i = total number of prey), $C'i = C_i/\Sigma C_i$ (C_i = number of stomachs that contained taxon i ; ΣC_i = total number of stomachs; Acosta, 1982).

We calculated breadth of niche using Levin's formula ($B = 1/\Sigma P_i^2$ or $B = Y^2/\Sigma N_j^2$). We calculated overlap of niche between males and females of both populations using Pianka's index ($O_{jk} = \sum_i P_{ij}P_{ik} / \sum_i P_{ij}^2 \sum_i P_{ik}^2$; Pianka, 1986). Breadth of diet and overlap of diet were determined for males and females and between populations of *S. grammicus* by using the software program in Ecological Methodology (Version 6.1.1; Krebs, 1999).

To elucidate differences among numbers of prey, between males and females for each population, and between populations, we performed a *t*-test and ANOVAs. Means are given \pm SE. Statistical analyses were performed with StatView IV (Abacus Concepts, 1992).

RESULTS—We identified a total of 1,947 prey items in stomachs (720 from Tilcuautla, 1,227 from La Estanzuela). Diet of *S. grammicus* for both populations was composed of Araneae, Insecta (Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, and Orthoptera), Mollusca (gastropods), and Reptilia (Sauria; Table 1). Abundance in percentage of prey eaten by lizards from Tilcuautla was as follows: Hymenoptera

(60.7%), Coleoptera (35.2%) and other insect orders less representative (3.8%), Araneae and Sauria (0.4%), and Mollusca (0.1%). For La Estanzuela, diet differed in Coleoptera (66.3%), Hymenoptera (18.6%), other orders of insects (2.3%), Araneae (12.8%), and Sauria (0.5 %; Fig. 1, Table 1).

For Tilcuautla, annual diet of lizards was primarily Hymenoptera and Coleoptera; Hymenoptera was most abundant in May (110 lizards) and least abundant in February (9 lizards). Coleoptera was most abundant in September (50 lizards) and least abundant in January (7 lizards). Abundance of other taxa of insects varied during the year (Fig. 2a). The same pattern occurred in lizards from La Estanzuela. Most common were Hymenoptera and Coleoptera. Hymenoptera was more abundant in March (107 lizards) and May (268 lizards) and least abundant in February (18 lizards) and September (21 lizards), with an annual mean of 67.7 prey/month. Coleoptera was most abundant in April (30 lizards) and July (32 lizards) and least abundant in March and December (9 lizards). Araneae was most common during September (152 lizards) and least common (1 lizards) in January, July, and December (Fig. 2b).

The importance value for number of prey consumed by lizards from both populations was different. For Tilcuautla, values for Coleoptera (VI = 1.77) and Hymenoptera (VI = 1.45) were higher than for La Estanzuela (VI = 1.05, 1.42, respectively; Table 1). Thus, males and females from both populations selected coleopterans and hymenopterans. These data suggest that both prey items could present the highest nutritional values for lizards from both populations (Table 2).

Breadth of niche for diet, considering the 11 categories of prey consumed by lizards from Tilcuautla, was 0.761. For La Estanzuela, with eight prey categories, the value was 0.765. For Tilcuautla, breadth of niche for males was $B = 0.108$ and $B = 0.101$ for females. In contrast, males and females from La Estanzuela had a $B = 0.183$ and 0.095, respectively. Values for overlap in diet between males and females from Tilcuautla was $O_{jk} = 1.000$, with percentages of 97.0–100%, whereas males and females from La Estanzuela had an overlap of $O_{jk} = 0.938$ to 1.000, and percentage overlap of 76.3%.

Number of items in stomachs of lizards differed between populations (Tilcuautla = 9.5

TABLE 1—Diet of *Sceloporus grammicus* from Tilcuautila and La Estanzuela, Hidalgo, Mexico.

Prey item	Tilcuautila				La Estanzuela			
	Number of prey	Abundance (%)	Volume	Importance value	Number of prey	Abundance (%)	Volume	Importance value
Insecta								
Coleoptera	254	13.20	276.00	1.770	812	66.30	304	1.420
Dermaptera	1	0.13	0.16	0.014	—	—	—	—
Diptera	1	0.27	5.48	0.024	9	0.73	26	0.110
Hemiptera	10	1.40	13.00	0.082	13	1.05	19.40	0.095
Homoptera	4	0.69	32.00	0.062	2	0.16	1.60	0.011
Hymenoptera	438	60.70	67.00	1.450	224	18.20	98	1.050
Lepidoptera	2	0.27	25.50	0.057	5	0.40	14.60	0.059
Orthoptera	3	0.41	6.20	0.105	—	—	—	—
Sauria								
Unidentified lizard	3	0.41	2.69	0.058	4	0.48	37.40	0.037
Arachnida								
Araneae	3	0.41	56.20	0.051	158	12.87	22.10	0.207
Mollusca								
Gastropod	1	0.13	6.31	0.017	—	—	—	—

± 0.97 , range 1–42; La Estanzuela = 16.4 ± 2.99 , range 1–164, $t_{1,145} = 2.13$, $P = 0.03$). Males (9.76 ± 1.48 , $n = 34$, range 1–29) and females (9.75 ± 1.21 , $n = 40$, range 1–43) from Tilcuautila had no difference in number of items items per stomach ($t_{1,73} = 0.007$, $P = 0.99$). In contrast, males had more prey items (17.8 ± 4.15 , $n = 37$, range 1–

153) in their stomachs than females (14.9 ± 4.36 , $n = 36$, range 2–164, $t_{1,72} = 2.13$, $P = 0.03$). Males and females from Tilcuautila and La Estanzuela had no significant difference in number of prey eaten during the year (Tilcuautila, $F_{11,73} = 1.16$, $P = 0.32$; La Estanzuela, $F_{11,72} = 1.31$, $P = 0.23$).

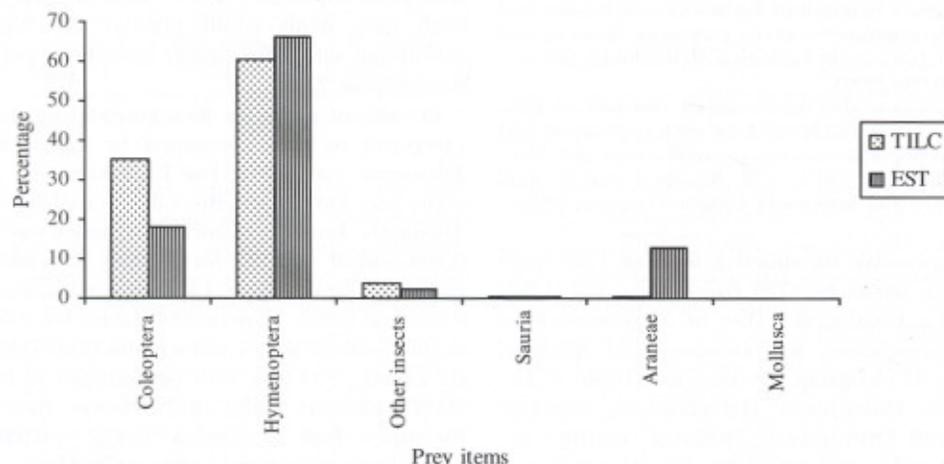


FIG. 1—Percentage of prey items consumed by the lizard *Sceloporus grammicus* from Tilcuautila and La Estanzuela, Hidalgo, Mexico.

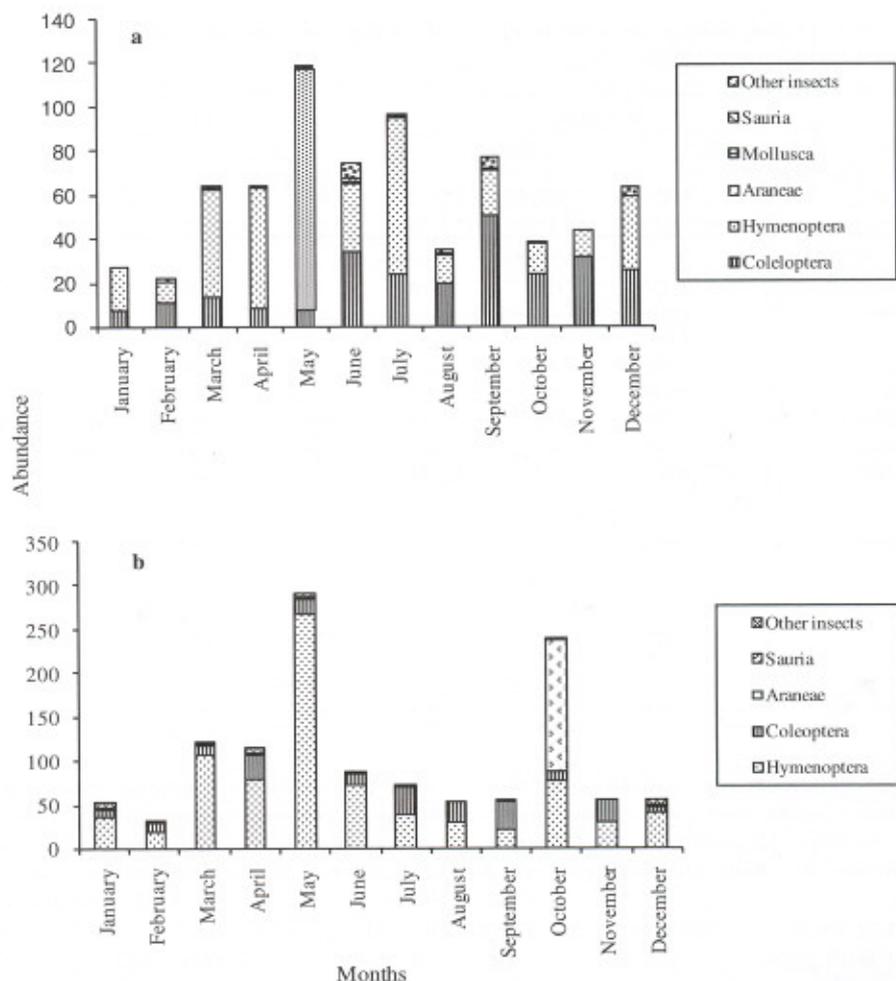


FIG. 2—Monthly abundance of prey items eaten by the lizard *Sceloporus grammicus* from a) Tilcuautla and b) La Estanzuela, Hidalgo, Mexico.

DISCUSSION—Diet of *S. grammicus* from Tilcuautla and La Estanzuela primarily was insectivorous. Diet was composed mainly of insects similar to other species such as *S. undulatus* (Gadsden-Esparza and Palacios-Orona, 1995); however, *S. grammicus* also ate other types of prey, such as arachnids, gastropods, and lizards of the same species (Leyte-Manrique et al., 2005; Leyte-Manrique, 2006). In our populations, we observed that lizards also consumed plant material in low percentage, but it could be accidental, although it has been reported that *S. torquatus* (Búrquez et al., 1986; Feria-Ortiz et al., 2001; Ramírez-Bautista and González-Romero, 2002) and *S. mucronatus* ate plant material in small quantities (Méndez-de la Cruz et al., 1992).

Based on the most common prey in Tilcuautla and La Estanzuela, adult and larval stages of Hymenoptera (Formicidae) and Coleoptera primarily were consumed (Figs. 1 and 2). Diet of *S. grammicus* from Tilcuautla and La Estanzuela could be related to climatic conditions and time of the year at each locality, because each site was variable in temperature, elevation, and vegetation. Microhabitats used by lizards also can be considered along with their relationship to food resources. For example, Barbault et al. (1985) reported on diet of a guild of *Sceloporus* from northern Mexico; their results demonstrated that there was a relationship between food resources and use of microhabitats by lizards. A similar pattern was present in our study; lizards

TABLE 2—Diet variation based on importance value (VI) of males and females of *Sceloporus grammicus* from Tilcuautla and La Estanzuela, Hidalgo, Mexico.

Prey item	Tilcuautla				La Estanzuela			
	Males		Females		Males		Females	
	Number of prey	Importance value						
Insecta								
Coleoptera	130	1.450	125	1.310	92	1.110	128	1.120
Dermaptera	1	0.018	—	—	—	—	—	—
Diptera	2	0.037	—	—	3	0.130	4	0.100
Hemiptera	9	0.090	—	—	8	0.180	3	0.057
Homoptera	1	0.018	—	—	—	—	2	0.027
Hymenoptera	220	1.110	218	1.270	409	1.450	403	1.600
Lepidoptera	—	—	—	—	4	0.220	—	—
Orthoptera	2	0.600	1	0.074	—	—	—	—
Sauria								
Unidentified lizard	1	0.023	3	0.074	4	0.100	—	—
Arachnida								
Araneae	2	0.120	4	0.095	155	0.400	4	0.660
Mollusca								
Gastropod	1	0.023	2	0.063	—	—	—	—

always were in an area of anthills near their microhabitat (agaves and prickly pear cacti), probably because Hymenoptera is common there and was the most common prey of *S. grammicus*.

Breadth of niche based on diet of males and females of both populations was low, with high values for overlap; probably because both populations had strong selection for only two prey items (Coleoptera and Hymenoptera). This pattern indicates that diversity of prey increased during the year, but males and females selected the most abundant prey (Coleoptera and Hymenoptera). It also could indicate that this species has a specialist diet. The strong selection of prey by *S. grammicus* might suggest that this kind of prey presents the necessary requirements in proteins for lizards from both populations. Energy obtained from these types of prey may significantly impact rates of growth, maintenance, and reproduction from both populations as is known for other lizards (Méndez-de la Cruz et al., 1992; Feria-Ortiz et al., 2001).

In general, diet of *S. grammicus* for both populations and sexes was similar with a tendency to specialize on coleopterans and hymenopterans (ants). Plasticity also existed in feeding on

other prey, such as arachnids, gastropods, and young *S. grammicus* (cannibalism; Leyte-Manrique et al., 2005). In addition, a narrow breadth of niche for diet and a high overlap between males and females for both populations were present; therefore, there potentially is competition for the same prey when prey become limited. In our study, we observed no substantial difference between males and females of either population with respect to number of prey consumed; however, differences were present in number of prey consumed between populations, being greater at La Estanzuela than at Tilcuautla. There also was no variation in number of prey consumed by males and females from each population during the year, which suggests that foraging is similar for both sexes.

We thank U. Hernández-Salinas for logistic help, G. Smith and V. Mata-Silva for reading and reviewing English grammar in the first version of the manuscript, and two anonymous reviewers who greatly improved our manuscript. This study was supported by grants Secretaría de Educación Pública-Programa de Estímulos para el Profesor-1103.5/03/1130, Programa Institucional de Investigación of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, projects Programa Institucional de Fomento a la Investigación-Programa de Estímulos

para el Profesor 3.3. 2007, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-52552, and Fondos Mixtos-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-43761.

LITERATURE CITED

- ABACUS CONCEPTS. 1992. Statview IV. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, California.
- ACOSTA, M. 1982. Índice para el estudio del nicho trófico. Ciencias Biológicas. Academia de Ciencias de Cuba 7:125–127.
- BALLINGER, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in lizards. *Ecology* 59:628–635.
- BARBAULT, R., A. ORTEGA, AND M. E. MAURY. 1985. Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of northern Mexico. *Oecologia* (Berlin) 65:550–554.
- BORROR, D. J., AND R. E. WHITE. 1970. Insects: a field guide to the insects of America north of Mexico. Peterson Field Guide Series, New York.
- BÚRQUEZ, N., O. FLORES-VILLELA, AND A. HERNÁNDEZ. 1986. Herbivory in a small iguanid lizard, *Sceloporus torquatus torquatus*. *Journal of Herpetology* 20: 275–278.
- FERIA-ORTIZ, M., A. NIETO-MONTES DE OCA, AND I. H. SALGADO-UGARTE. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35:104–112.
- GADSDEN-ESPARZA, H., AND L. E. PALACIOS-ORONA. 1995. Variación de la alimentación de *Sceloporus undulatus consobrinus* (Reptilia: Phrynosomatidae) en el Bosón de Mapimi, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 6:32–39.
- GARCÍA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Second edition. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- KREBS, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Second Edition. Addison Wesley Longman, Menlo Park, California.
- LEYTE-MANRIQUE, A. 2006. *Ecología y morfología de Sceloporus grammicus en dos ambientes diferentes del estado de Hidalgo, México*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México.
- LEYTE-MANRIQUE, A., U. HERNÁNDEZ-SALINAS, AND A. RAMÍREZ-BAUTISTA. 2005. *Sceloporus grammicus* (mesquite lizard) cannibalism. *Herpetological Review* 36:454.
- LINCH, P. 1984. Reptiles. Pages 206–282 in Marshall's physiology of reproduction (G. E. Lamming, editor). Volume 1. Fourth edition. Churchill Livingstone, Edinburgh, Scotland.
- LINCH, P., AND G. C. GORMAN. 1970. Reproductive and fat cycles in Caribbean *Anolis* lizards. *University of California Publications in Zoology* 95:1–52.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R., G. CASAS-ANDREU, AND M. VILLAGRAN-SANTA CRUZ. 1992. Variación anual en la alimentación y condición física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. *Southwestern Naturalist* 37:349–355.
- PIANKA, E. R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A. 1995. *Demografía y reproducción de la lagartija arbórea Anolis nebulosus de la región de Chamela, Jalisco*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., AND A. GONZÁLEZ-ROMERO. 2002. Some reproductive and feeding characteristics of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus* (Phrynosomatidae). *Southwestern Naturalist* 47: 98–102.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., AND L. J. VITT. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 423–431.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., AND L. J. VITT. 1998. Reproductive biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of Mexico. *Southwestern Naturalist* 43:381–390.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, Distrito Federal, México.
- VALDÉZ-GONZÁLEZ, M. A. 1998. *Contribución al conocimiento de los patrones reproductivos y aspectos alimenticios de dos especies de lagartijas, Sceloporus spinosus spinosus y Sceloporus horridus horridus* (Lacertilla: Phrynosomatidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, México.
- VALDÉZ-GONZÁLEZ, M. A., AND A. RAMÍREZ-BAUTISTA. 2002. Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal of Herpetology* 1:36–43.
- VITT, L. J., AND C. M. CARVALHO. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of northern Brazil. *Copeia* 1995:305–329.

Submitted 27 February 2008. Accepted 1 June 2009.
Associate Editor was Geoffrey C. Carpenter.

Adrian Leyte Manrique:

08/12/10

Thank you for submitting the manuscript, "DIET AND MORPHOLOGY IN THREE POPULATIONS OF SCELOPORUS GRAMMICUS (SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE) FROM HIDALGO, MEXICO" to Western North American Naturalist. With the online journal management system that we are using, you will be able to track its progress through the editorial process by logging in to the journal web site:

Manuscript URL:

<https://ojs.lib.byu.edu/wnan/index.php/wnan/author/submission/3761>

Username: amanrique

If you have any questions, please contact me. Thank you for considering this journal as a venue for your work.

Janene Auger

Western North American Naturalist

Western North American Naturalist

<https://ojs.lib.byu.edu/ojs/index.php/wnan>

DIET AND MORPHOLOGY IN THREE POPULATIONS OF *SCELOPORUS*
GRAMMICUS (SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE) FROM HIDALGO, MEXICO

Adrian Leyte-Manrique¹, Aurelio Ramírez-Bautista, Ana I. Lara-Parra, and José R.
Hernández-Jiménez

Present address. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de
Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo, Km 4.5 s/n, Colonia Carboneras, Mineral de la
Reforma, A.P. 1-69 Plaza Juárez, C.P. 42001, Hidalgo, México.

¹Corresponding author: aleyteman@gmail.com

Telephone: 01771-7172000, Ext. 6676.

Running head: Diet and morphology in *Sceloporus grammicus*

ABSTRACT

We described, analyzed and compared feeding habits between three populations of the lizard *Sceloporus grammicus* in Hidalgo State, Mexico. We evaluated the diet, and relationships among consumed prey type and morphological characteristics (head dimensions). We found differences in prey types consumed not only among populations but also between males and females. The three populations ate insects of the order Hymenoptera, which was reflected in the importance values (ViI). Prey type and jaw dimensions (length and width) were not correlated. Morphological differences found among populations and sexes could be explained by factors related to sexual behavior and microhabitat use. Our results contrast to our expounded hypothesis, that if each population inhabits contrasting environments, then a different diet would be expected. However, these lizards consumed hymenopterans, which could be explained by environmental particularly characteristics and prey availability, therefore, the prey type that constitutes the diet of the populations, is not a factor that shows differences between populations in feeding habits and the morphology of the lizards.

Key words: Feeding, Lizards, Populations, Morphology.

Feeding is one of the most important factors in the life history of lizards, and its influence on reproduction, growth rate, and survivorship is well known, and on behavior with respect to the use of microhabitat related to prey availability (Licht and Gorman 1970, Leyte-Manrique 2006). Availability and fluctuation of prey throughout the year are important for the survivorship of lizards (Ramírez-Bautista and Vitt 1997, Váldez-González 1998, Váldez-González and Ramírez-Bautista 2002). Lizard species of the genus *Sceloporus* have an insectivore diet (Gadsden-Esparza and Palacios-Orona 1995, Váldez-González 1998, Leyte-Manrique 2006, Leyte-Manrique 2007, Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista 2010). In the *Sceloporus grammicus*, possibly most of them are insectivores (Leyte-Manrique 2006, Hernández-Jiménez 2008, Lara-Parra 2009, Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista 2010).

Being the most common prey in the diet of *S. grammicus*, ants and coleopterans, probably this kind of food not only reflect the availability of the resource in the environment, but also the energy intake and nutritional source. In addition, this type of diet of the lizards could be related with morphological characteristics of the individuals of *S. grammicus* (Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista et al. 2010). For example, studies on populations of the Caribbean *Anolis*, showed the relationship between prey types and morphological structure (jaw structure; Losos et al (2003). Differences in the type of diet could be reflected also between sexes and among populations of the same species (Selander, 1972, Losos et al. 2003). The morphological differences between sexes and among populations have been analyzed to explain the microhabitat use and food habits (Selander 1972, Losos et al. 2003).

To our knowledge, today nothing is known about the diet among populations of these lizards (*S. grammicus*) and their relationships of the prey type in their morphological design of the jaw. This study is focused on the prey type with the morphological design of three populations of *S. grammicus* from Hidalgo State, Mexico.

STUDY AREA

This study was carried out in three localities, Municipalities of Tepeapulco (TEP, 19° 47' 08'' N, 98° 33' 06'' W), San Miguel Regla (SMR) in municipality of Huasca de Ocampo (20° 13' 11'' N, 98° 33' 39'' W) and La Manzana (MANZ), municipality of Zimapan (20° 52' 14'' N, 99° 13' 20'' W) in Hidalgo State, Mexico. TEP has a vegetation represented by xerophic scrub, with a climate temperate semiarid and subhumid (in high elevations). An annual average in temperature is from 10.9 to 16°C, and means annual precipitation is ca. 540.3 mm, at an elevation of 2035 m. In SMR the climate is temperate and the vegetation is represented by pine-oak forest, with a temperature of 15.3°C, precipitation of 854.7 mm and an elevation of 2074 m; and finally, MANZ has a temperate climate, with vegetation represented by pine-oak forest; mean annual precipitation and temperature of 1720 mm and 18.3°C, respectively, and an elevation of 2507 m (García 1973, Rzedowski 1978, Pavón and Meza-Sánchez 2009).

MATERIALS AND METHODS

From February 2007 to December 2008, were collected adult lizards from SMR ($n = 33$) and MANZ ($n = 35$); while the specimens from TEP ($n = 36$) were collected from October 2006 to September 2007. Specimens obtained in the field were taken to the laboratory of Populations Ecology of the Research Center Biologics from Hidalgo State Autonomy University, where subsequently were humanely killed by freezing method. Lizards were measured and weighed and then fixed with 10% formalin, washed for 3-5 days and finally preserved in ethylic alcohol (70%).

Prey Type, Annual Variation, and Feeding Importance Value (ViI)

Identification of prey type was made according to Acosta (1982). In order to identify the prey types consumed by the lizards, 140 stomachs were analyzed. Prey items were removed from the stomachs and weighed (to nearest 0.0001 g). Preys were identified to level of order (Borror and White 1970). To determine annual variation in prey number consumed by lizards of three populations of *S. grammicus*, Kruskal-Wallis test was performed with month as factor. In addition, we used the index feeding importance values which was performed for each population and calculated as: $V_{iI} = P'_i + A'_i + C'_i$; where V_{iI} = importance value of the taxa i ; $P'_i = P_i / \sum P_i$ (P_i = total mass of the taxa i ; $\sum P_i$ = total mass of all taxa), $A'_i = A_i / \sum A_i$ (A_i = prey number found in the taxa i ; $\sum A_i$ = total number of preys), $C'_i = C_i / \sum C_i$ (C_i = stomach number that contains taxa i ; $\sum C_i$ = total stomach number; Acosta 1982).

Morphological Variation

Three morphological characteristics such as snout-vent length (SVL mm), length jaw (JAWL mm), width of the jaw (JAWW mm), and length and width of the jaw (JAW-L x W mm) were analyzed. Morphological description and comparisons were restricted to sexually mature males and females in order to test sexual size dimorphism for each population using no parametric *U*-Mann-Whitney test. An ANOVA no parametric Kruskal-Wallis was performed to compare and analyze the differences among populations (SMR, $n = 33$; MANZ, $n = 35$; TEP, $n = 36$). A regression analysis was performed between prey volume and jawbone dimensions of the lizards in order to know if the relationship is explained by the morphological design of the lizards from different races. Means are given ± 1 S. E., unless otherwise indicated. Standard parametric statistical tests were used whenever possible; otherwise, we substituted appropriate nonparametric tests. All analyses were made with the program Infostat 1.1.

RESULTS

Prey Type, Annual Variation, and Feeding Importance Value (ViI)

Results showed that the three populations (TEP, SMR and MANZ) present an insectivore diet. The later was composed of 14 prey groups: Coleoptera, Hymenoptera, Hemiptera, Orthoptera, Diptera, Lepidoptera, Dermaptera, Araneae, Acari, Isopoda, Isoptera, Diplopoda, Mantodea and Pseudoscorpionida (Fig. 1). The diet of TEP included prey from 12 orders, SMR consumed prey from eight groups, and MANZ consumed prey from ten orders.

A significant annual variation was observed on prey type consumed by lizards (Kruskal-Wallis, $H = 7.85$, $P = 0.01$) between populations (Figs. 2a, b, c). However only in SMR (Kruskal-Wallis, $H = 15.36$, $P = 0.008$) showed significant differences in term of annual variation in prey type consumed, but not so in TEP (Kruskal-Wallis, $H = 5.51$, $P = 0.35$) and MANZ (Kruskal-Wallis, $H = 8.43$, $P = 0.13$) The highest abundance was for coleopterans in February (43) and hymenopterans in June (69); considering these two prey order as the most abundant throughout the year in this lizards.

With respect to feeding importance values (ViI), the most important orders were Coleoptera, Hymenoptera and Hemiptera (Table 1). The highest feeding importance values for the TEP were for Coleoptera (1.65), Hymenoptera (1.50) and Hemiptera (0.85), followed by Diptera (0.52), Araneae (0.43), Lepidoptera (0.15) and Orthoptera (0.14). Isopoda, Acarida, Mantodea, Pseudoscorpionida, Dermaptera and non-identified material (*Ni*) showed the lowest values ($ViI < 0.1$). SMR, Coleoptera had a ViI higher (1.75) than Hymenoptera (1.35) and Hemiptera (0.73). On the other hand, Araneae (0.30), Orthoptera (0.189), Lepidoptera (0.186), Diptera (0.10) and isopoda (0.059) showed the lowest values. The *Ni* (non-identified material) presented a value of 0.238. Finally, with respect to MANZ, the highest values were for Hymenoptera (1.75), Coleoptera (1.74) and Hemiptera (0.77; Table 1).

Morphological Variation

Sexual dimorphism was observed in SVL ($U = 49, P = 0.04$), JAWW ($U = 69.5, P = 0.005$), and JAW-L x W ($U = 56.2, P = 0.001$) in males than females for TEP, but not for SMR and MANZ lizards (Table 2). However, the variables JAWL ($H = 9.8, P = 0.007$) and JAW-L x W ($H = 6.4, P = 0.03$) showed significant differences between populations. We there was significant relationship between jaws dimension and prey volume only TEP ($r^2 = 0.55, P = 0.04$) but not MANZ ($r^2 = 0.28, P = 0.5$) and SMR ($r^2 = 0.24, P = 0.4$).

DISCUSSION

Prey Type, Annual variation, and Feeding Importance Value (ViI)

Diet of the lizards from TEP, SMR and MANZ was insectivore with preference for coleopterans and hymenopterans. This pattern is similar to other species of the genus *Sceloporus* (Barbault et al. 1985) such as *S. undulatus* (Gadsden-Esparza and Palacios-Orona 1995), and *S. torquatus* (Uribe-Peña et al. 1999), and populations of *S. grammicus* (Leyte-Manrique 2006, Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista 2010). This diet pattern seems to suggest that a strong phylogenetic component prevails among phrynosomatid lizards; although in other populations of *S. grammicus* has been observed that some adult lizards practice cannibalism (Leyte-Manrique et al. 2005). However, in this study, we observed that the diet of these lizards includes a wider range of taxonomic orders because we found in their stomach contents although in small numbers, prey items of Hemiptera, Orthoptera, Diptera, Lepidoptera, Dermaptera, Araneae, Acarida, Isopoda, Isoptera, Diplopoda, Mantodea and Pseudoscorpionida (Fig. 1).

These results suggest that populations of *S. grammicus* that have been studied until now indicate a tendency to specialization toward beetles and ants as a result of their evolutionary history, and therefore, the environment where they inhabit is not a strong factor

influencing their feeding behavior. For example, in species of the *Phrynosoma* genus has reported exclusively diet based on ants, as possibly this kind of prey (ants) provide to the lizards with high source of proteins but also it is well known that the jawbone (morphological structures) of these lizards has evolved in order to feed on this kind of ants (Lemos-Spinal et al. 2004).

Fluctuations in prey types consumed by lizards were evident between populations throughout the year, however, consistent prey type in the diet of the lizards along the year were coleopterans and hymenopterans (Figs. 2a, b, c). Similar pattern has been recorded in other populations of *S. grammicus* (Leyte-Manrique 2006, Hernández-Jiménez 2008, Lara-Parra, 2009, Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista 2010). The fact that ants and beetles showed the greatest abundance in the stomach contents may be related rather to the availability of these during the year. In addition to energy, it also suggests that both coleopterans and hymenopterans could provide proteins required for growth and reproductive performance (Méndez -de la Cruz et al. 1992, Feria-Ortiz et al. 2001).

The small proportion of insects found in the stomachs of the lizards could be that they were captured in a fortuitous way, and in the case of the hemipterans, they were not important in the diet of the lizards of the three populations, although they occur throughout the year. This suggests that although apparently there is plasticity in a diverse prey type ingested by the lizards, the preferred diet is on coleopterans and hymenopterans (Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista 2010). We could suspect differences in feeding behavior between populations, mainly in the way they exploit their resources (microhabitat or food) as a consequence of morphological development. The feeding pattern found in the populations of this study not only showed preferences for beetles and ants by number, but also by the importance values (Table 1). This pattern has been consistent in other populations of the *Sceloporus grammicus* (Leyte-Manrique 2006, Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista 2010).

Morphological Variation

Ecomorphology studies have been focused on the relationships between morphology and the environment of the individuals (Wainwright 1994). In this study we found that morphological differences between females and males and between populations (Table 2) could reflect a morphological design jaw as a response (adaptation) to the prey size and type consumed, however, a regression analysis there was not relationship in these variables.

Other studies have showed that morphological differences between sexes of the same species could suggest that sexes, females and males exploit different kind of resources but if it is not the case, then competition for the same resource would take place between them (Losos et al. 2003). In spite of, in this study differences were found in the length of jawbone between sexes, but they were not related to prey size and type consumed by the lizards, therefore, sexual dimorphism could be explained by microhabitat use and possibly some reproductive characteristics of the males (morphological display and territoriality; Leyte-Manrique, 2006).

We concluded that resources whether the microhabitat (as part of the environment) and food can be generated from processes of adaptation, which can generate ecological variations between populations of the same species, such as in the lizards of the genus *Anolis* and *Sceloporus* (Duncan et al. 1997, Rubio-Perez 2005). This study showed that the prey types consumed by the lizards of the three populations neither indicate ecological differences among them, nor reflect the contrasting environments they inhabit, therefore, the feeding behavior of the lizards could be just the result of their evolutionary history and not due to the environment inhabited by the *S. grammicus* populations. The results of this study are a solid base in order to incorporate it into studies on morphology, ecology, reproduction and genetics to support in part to our understanding of the taxonomic status of the *Sceloporus grammicus* complex and evolutive history.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank U. Hernández-Salinas and G. Rivas-Granados for logistic help, and V. Mata-Silva for reading and reviewing English grammar in the version of the manuscript. This study was supported by projects CONACYT-52552, and FOMIX-CONACYT-43761. We thanks to CONACYT-PNP for the support of scholarship granted to graduate student.

LITERATURE CITED

- ACOSTA, M. 1982. Índice para el estudio del nicho trófico. *Ciencias Biológicas. Academia de Ciencias de Cuba* 7:125-127.
- BARBAULT, R., A. ORTEGA, AND M. E. MAURY. 1985. Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. *Oecologia* 65:550-554.
- BORROR, D. J., AND R.E. WHITE. 1970. *Insects: a field guide to the insects of America North of Mexico*. 3rd edition. Peterson Field Guide Series. New York, United State of America.
- DUNCAN, J. D., J. IRSCHICK, L. J. VITT, P.A. ZANI, AND J.B. LOSOS. 1997. A comparasion of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78:2191-2203.
- FERIA-ORTÍZ, M., A. NIETO-MONTES DE OCA, AND I. H. SALGADO-UGARTE. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35:104-112.
- GADSDEN-ESPARZA, H., AND L.E. PALACIOS-ORONA. 1995. Variación de la alimentación de *Sceloporus undulatus consobrinus* (Reptilia: Phrynosomatidae) en el Bolsón de Mapimi, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 6:32-39.

- GARCÍA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Second edition. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- HERNÁNDEZ -JIMÉNEZ, J.R. 2008. Análisis de la dieta de machos y hembras de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) en Tepeapulco, Hidalgo. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.
- LARA PARRA, A.I. 2009. Análisis comparativo de los hábitos alimentarios de *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) en dos poblaciones del Estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.
- LEMONS-ESPINAL, J.A., G. R. SMITH, AND R.E. BALLINGER. 2004. Diet of four species of horned lizards (genus *Phrynosoma*) from Mexico. *Herpetological Review* 35:131-135.
- LEYTE-MANRIQUE, A. 2006. Ecología y morfología de *Sceloporus grammicus* en dos ambientes diferentes del estado de Hidalgo, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México.
- LEYTE-MANRIQUE, A. 2007. Ecología y morfología de *Sceloporus grammicus* en dos ambientes diferentes del Estado de Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 15(1):23-24.
- LEYTE-MANRIQUE, A., AND A. RAMÍREZ-BAUTISTA. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 55:98-103.
- LEYTE-MANRIQUE, A., U. HERNÁNDEZ-SALINAS, AND A. RAMÍREZ-BAUTISTA. 2005. *Sceloporus grammicus* (mesquite lizard) cannibalism. *Herpetological Review* 36:454.

- LICHT, P., AND G.C. GORMAN. 1970. Reproductive and fat cycles in Caribbean *Anolis* lizards. University of California Publications Zoology 95:1-52.
- LOSOS, J.B., M. BUTLER, AND T.W. SCHOENER. 2003. Sexual dimorphism in body size and shape in relation to habitat use among of species of Caribbean *Anolis* lizards. Pages 356-380 in F.F. Stanley, J.K. McCoy and T. A. Baird, editors, Lizard Social Behavior. The Johns Hopkins University Press.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R., G. CASAS-ANDREU, AND M. VILLAGRAN-SANTA CRUZ. 1992. Variación anual en la alimentación y condición física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. Southwestern Naturalist 37:349-355.
- PAVÓN, N.P., AND M. MEZA-SÁNCHEZ. 2009. Cambio climático en el estado de Hidalgo: Clasificación y tendencias climáticas. 1st edition. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., AND L.J. VITT. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific Coast of Mexico. Herpetologica 53:423-431.
- RUBIO-PÉREZ. I. 2005. Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: Un enfoque filogenético. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, Distrito Federal, México. 432 pp.
- SELANDER, R.K. 1972. Sexual selection and sexual dimorphism in birds. Pages 180-230 in B. Campbell, editor. Sexual selection and the descent of man. Aldiner-Atherton, Chicago.

- URIBE-PEÑA, Z., A. RAMÍREZ-BAUTISTA, AND G. CASAS-ANDREU. Anfibios y reptiles de las Serranías del Distrito Federal, México. Cuadernos del Instituto de Biología No. 32. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México. 119 pp.
- VALDÉZ-GONZÁLEZ, M.A. 1998. Contribución al conocimiento de los patrones reproductivos y aspectos alimenticios de dos especies de lagartijas, *Sceloporus spinosus spinosus* y *Sceloporus horridus horridus* (Lacertilla: Phrynosomatidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores, Iztacala, México.
- VALDÉZ-GONZÁLEZ, M.A., AND A. RAMÍREZ-BAUTISTA. 2002. Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal of Herpetology* 1:36-43.
- WAINWRIGHT, P.C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. Pages 42-59 in P.C. Wainwright, editor, *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago.

LEGEND FIGURES

Fig. 1. Prey types consumed by lizards of the *Sceloporus grammicus*. SMR = San Miguel Regla, MANZ = La Manzana and TEP = Tepeapulco.

Fig. 2. Annual variation in prey type consumed by three populations of *Sceloporus grammicus* from Hidalgo State, Mexico. Rain season (R) and dry season (D). a = TEP, b = SMR, and, c = MANZ.

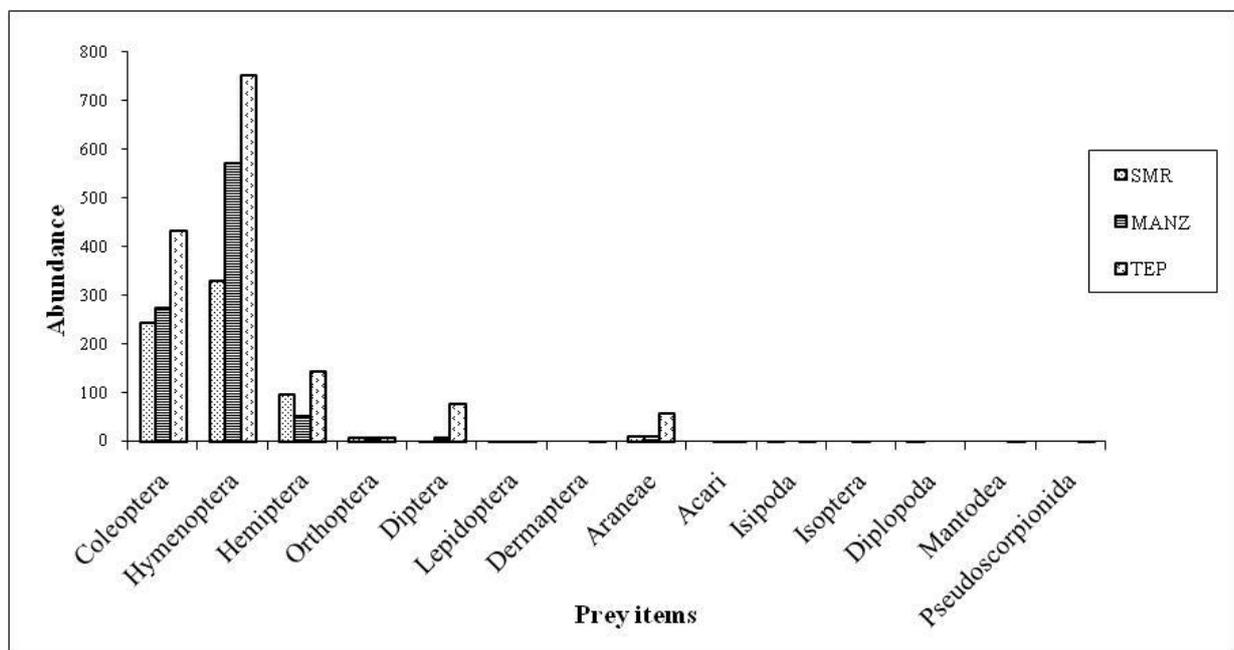


Fig.1.

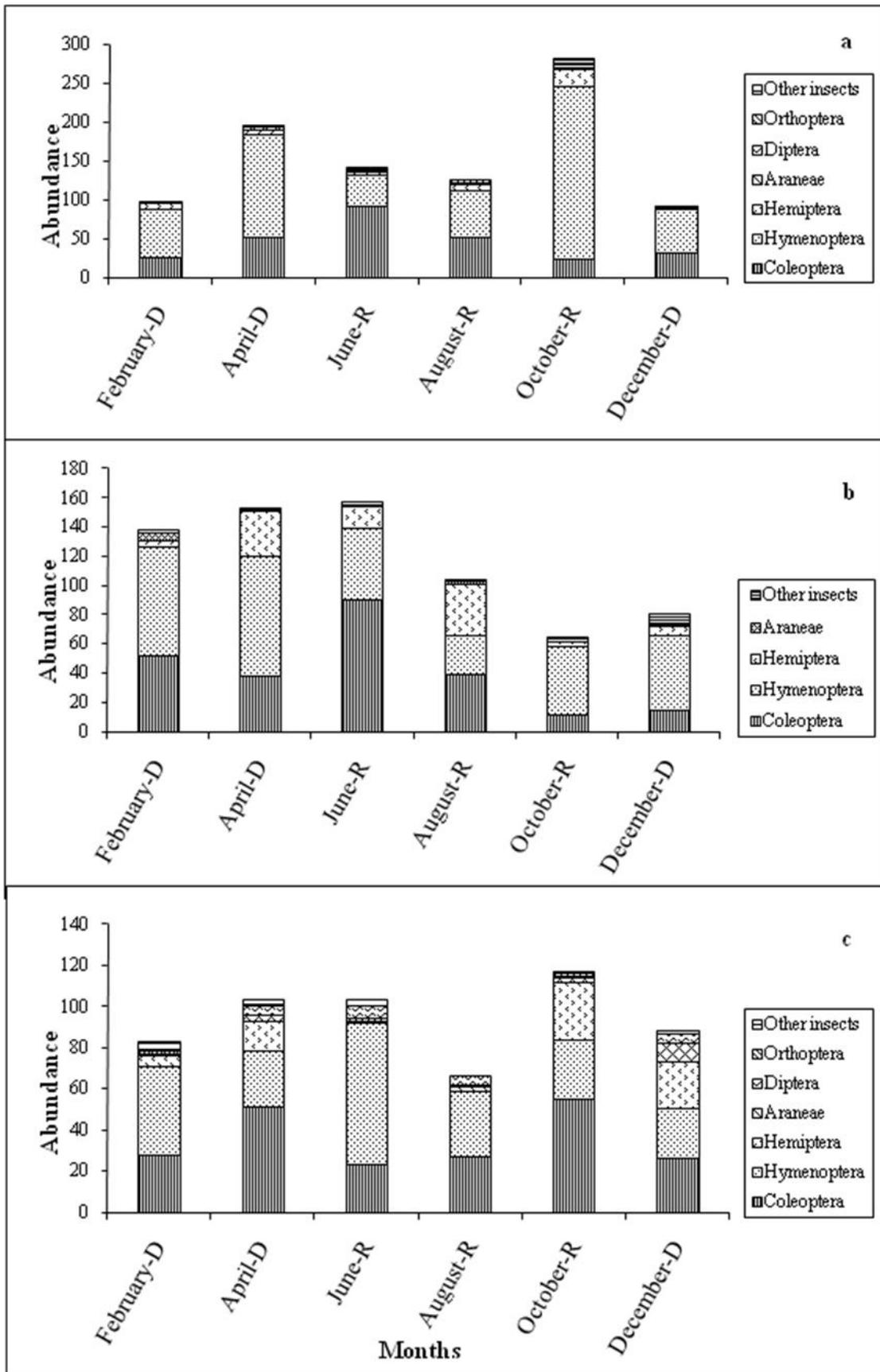


Fig. 2.

TABLES

Table 1. Prey values, frequency (%) and feeding importance value (ViI) of the consumed prey type by lizards of *Sceloporus grammicus* from Hidalgo State, Mexico. Frequency % = frequency of occurrence of stomachs contents, ViI = feeding importance value, Ni = unidentified.

Population	Prey items	Weight (g)	Frecuence %	ViI
TEP	Coleoptera	1.43	28.9	1.655
	Hymenoptera	0.487	50.3	1.507
	Hemiptera	0.599	9.47	0.850
	Diptera	0.440	5.07	0.528
	Araneae	0.086	3.87	0.437
	Lepidoptera	0.424	0.26	0.156
	Orthoptera	0.198	0.40	0.140
	Others	0.069	1.05	0.181
	Ni	0.046	0.53	0.157
SMR	Coleoptera	1.313	36.4	1.754
	Hymenoptera	0.512	47.2	1.354
	Hemiptera	0.736	13.7	1.086
	Araneae	0.167	1.43	0.307
	Others	0.509	2.27	0.539
	Ni	0.072	0.42	0.238
MANZ	Hymenoptera	0.232	60.9	1.756
	Coleoptera	0.480	29.8	1.744
	Hemiptera	0.123	5.53	0.778
	Araneae	0.040	0.85	0.336
	Diptera	0.038	0.74	0.246
	Orthoptera	0.024	0.85	0.233
	Others	0.025	0.72	0.177
	Ni	0.030	0.53	0.182

Table 2. Significant and non-significant values from the morphological variables of females and males of the three populations from *Sceloporus grammicus*. SVL = snout-vent length, JAWL = jawbone length, JAWW = jawbone width, and jaw length by width = JAW-L x W. *Mean values and results from the statistic test for sexes (*U*-Mann-Whitney), **Mean values and results between populations (Kruskal-Wallis, *H*).

		*Sexes		
Population	Character	Female	Male	<i>P</i>
TEP	SVL	51 ± 1.4	59.2 ± 1.2	0.003
	JAWL	8.5 ± 0.24	9.5 ± 0.33	0.08
	JAWW	9.6 ± 0.33	10.7 ± 0.28	0.003
	JAW-L x W	82.8 ± 4.13	105.4 ± 4.13	0.001
SMR	SVL	52.3 ± 1.3	54.2 ± 2.1	0.4
	JAWL	9.3 ± 0.53	9.3 ± 0.66	0.8
	JAWW	9.6 ± 0.3	9.9 ± 0.56	0.8
	JAW-L x W	92.3 ± 7.3	94.8 ± 9.1	0.9
MANZ	SVL	53.5 ± 0.9	51.4 ± 1.8	0.4
	JAWL	10.4 ± 0.26	10 ± 0.43	0.7
	JAWW	10.3 ± 0.15	10.2 ± 0.45	0.7
	JAW-L x W	108.2 ± 4	105.4 ± 9.1	0.6
		**Populations		
Character	TEP	SMR	MANZ	<i>P</i>
SVL	55.1 ± 1.1	53.2 ± 1.2	52.5 ± 1.02	0.19
JAWL	9 ± 0.23	9.3 ± 0.41	10.2 ± 0.26	0.007
JAWW	10.1 ± 0.21	9.8 ± 0.31	10.2 ± 0.22	0.35
JAW-L x W	93.4 ± 2	93.5 ± 0.24	106.9 ± 0.7	0.03

1 ECOMORPHOLOGY OF THE *SCELOPORUS GRAMMICUS* (PHRYNOSOMATIDAE) IN MEXICO

2
3 ADRIAN LEYTE-MANRIQUE^{1,3}, AURELIORAMÍREZ-BAUTISTA¹, URIEL HERNÁNDEZ-SALINAS¹, AND
4 JONATHON MARSHALL²

5 ¹*Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado*
6 *de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5, s/n. Col. Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.*

7 ²*Department of Zoology, Weber State University, 2505 University Circle, Ogden, UT 84408, USA. E-mail:*

8 *jonathon_c_marshall@hotmail.com*

9 ³CORRESPONDENCE: e-mail, aleyteman@gmail.com

10

11

ABSTRACT

12 The lizards of the *Sceloporus grammicus* complex, has studied since perspective genetic and molecular principally,
13 performed hypothesis for explained the variation in this complex in its area of distribution in central Mexico.

14 However, not conduced studies used dates type morphological and ecological (use microhabitat) could explain this
15 variation. In this work, we morphologically found that populations have variations in males (SVL-snout-vent-length
16 mm- ANAVA, $F_{1,7} = 6.91$, $P = 0.0001$; forearm, $F_{1,7} = 4.3$, $P = 0.0003$; tibia, $F_{1,7} = 2.11$, $P = 0.04$; and skull length,
17 $F_{1,7} = 3.3$, $P = 0.003$). In females, there are significant differences in all characteristics morphological considered.

18 Moreover, when comparing the ecological characteristics of males, these significant differences in activity (ANOVA
19 no parametric Kruskall-Wallis, $H = 16.2$, $P = 0.02$), use microhabit ($H = 21.4$, $P = 0.002$), high perch ($H = 34.6$, $P =$
20 0.001), percentage cover vegetation ($H = 35.2$, $P = 0.0001$), percentage cover rocks ($H = 20.5$, $P = 0.003$), and
21 percentage cover soil around microhábitat exploit ($H = 28.2$, $P = 0.001$). Females present differences in activity, use
22 microhábitat and percentages cover vegetation, rocks and soil respectively. We can grouped to populations since two
23 perspectives; one in relation to similitude morphological and other ecological. We found a correlation between
24 structure morphological and microhabitat use. This relationship between morphology and microhabitat use, indicates
25 the presence of three distinct morphological patterns. Finally, our results suggest that natural selection influences
26 morphology in response to exposure to different environments and microhabitats, which may be able to be indicate
27 recent speciation in *Sceloporus grammicus* complex.

28 *Key words:* *Sceloporus grammicus*, morphology, ecology, environment, Hidalgo, Mexico.

29

30

RESUMEN

31 Las lagartijas del complejo *Sceloporus grammicus*, han sido estudiadas principalmente desde una perspectiva
32 genética y molecular, desarrollándose hipótesis que expliquen la variación en este complejo en el área de su
33 distribución en el Centro de México. Sin embargo, no se han conducido estudios empleando datos de tipo
34 morfológico y ecológico (uso de microhábitat) que expliquen está variación. En este estudio nosotros encontramos
35 variación morfológica en machos (LHC-longitud hocico cloaca, mm-ANAVA, $F_{1,7} = 6.91$, $P = 0.0001$; antebrazo,
36 $F_{1,7} = 4.3$, $P = 0.0003$; tibia, $F_{1,7} = 2.11$, $P = 0.04$; y largo del cráneo, $F_{1,7} = 3.3$, $P = 0.003$). En hembras, se
37 encontraron diferencias significativas en todas las características morfológicas consideradas. Por otra parte, cuando
38 comparamos las características ecológicas en machos, estos presentaron diferencias significativas en su actividad
39 (ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis, $H = 16.2$, $P = 0.02$), uso de microhábitat ($H = 21.4$, $P = 0.002$), altura
40 de la percha ($H = 34.6$, $P = 0.001$), cobertura de vegetación ($H = 35.2$, $P = 0.0001$), cobertura de rocas ($H = 20.5$, $P =$
41 0.003), y cobertura de suelo desnudo alrededor del microhábitat utilizado ($H = 28.2$, $P = 0.001$). Las hembras
42 presentaron diferencias significativas en su actividad, uso de microhábitat y porcentaje en cobertura de vegetación,
43 rocas y suelo desnudo, respectivamente. Nosotros agrupamos a las poblaciones desde dos perspectivas; una en
44 relación a su similitud morfológica y otra ecológica. Se encontró una correlación entre las estructuras morfológicas y
45 el uso del microhábitat. Esta relación entre morfología y microhábitat, indica la presencia de tres distintos diseños.

46 Nuestros resultados sugieren que la selección natural influye en la morfología en respuesta a la exposición de
47 diferentes ambientes y microhábitats, lo cual puede indicar una reciente especiación en el complejo *Sceloporus*
48 *grammicus*.

49 *Palabras clave:* *Sceloporus grammicus*, morfología, ecología, ambiente, Hidalgo, México.

50 Ecomorphological studies are based on analyzing relationships between anatomical features of organisms and
51 the environment (Wainwright, 1994; Irschick and Garland, 2001). Evolutionary studies have shown that in some
52 cases the differential use of microhabitats may lead to radiation of different species within the same group; for
53 example, the anolines and sceloporines (Duncan et al., 1997; Rubio-Perez, 2005). Actually many this studies carried
54 in lizards trying to establish the boundaries of species, using different methods, use data not only genetic and
55 molecular but also an combination of these (Marshall et al., 2006; Leaché et al., 2009), how the comparative method,
56 this it a good option (Marshall et al., 2006). To respect, in the *Sceloporus grammicus*, little is known about
57 relationship between the environment and morphology. This lizards, present a distribution since north, center and
58 south of the Mexico, occupying environment and microhabitat divers (Uribe-Peña et al., 1999; Arévalo et al., 1991;
59 Rubio-Pérez, 2005; Leyte-Manrique et al., 2006; Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista, 2010; Ramírez-Bautista et
60 al., 2006; Ramírez-Bautista et al., in press). This diversity of the environments to exposure these lizards could by
61 element that promoting changes in the morphology, ecology and reproduction between populations (Sites et al., 1988;
62 Arévalo et al., 1991; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista, 2010; Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista, 2010;
63 Ramírez-Bautista et al., in press). The objective this work was too compared and analyzed the morphology and
64 ecology from eight populations of the *Sceloporus grammicus* complex, and relates these so different environments
65 inhabitant.

66

67

68

69

MATERIALS AND METHODS

70

Study area

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

Analysis morphologic and ecology

83

84

85

86

This study was carried out from February 2007 to December 2008 in eight populations, seven in the State of Hidalgo (first term in the localities mentioned, followed by municipalities): El Cerezo, Mineral del Chico ($n = 23$; $20^{\circ} 10' 09''$ N, $98^{\circ} 43' 31''$ W), around Pachuca City, Mineral de la Reforma ($n = 36$; $20^{\circ} 03' 06''$ N, $98^{\circ} 44' 24''$ W), Huichapan, Huichapan ($n = 23$; $20^{\circ} 26' 00''$ N, $99^{\circ} 31' 00''$ W), Emiliano Zapata, Tizayuca ($n = 45$; $19^{\circ} 51' 30''$ N, $98^{\circ} 57' 31''$ W), San Miguel Regla, Huasca de Ocampo ($n = 31$; $20^{\circ} 13' 11''$ N, $98^{\circ} 33' 39''$ W), La Mojonera, Zacualtipan ($n = 39$; $20^{\circ} 37' 35''$ N, $99^{\circ} 02' 33''$ W), La Manzana, Zimapan ($n = 35$; $20^{\circ} 52' 14''$ N, $99^{\circ} 13' 20''$ W); and one in Estado de México, Cahuacan, Cahuacan ($n = 12$; $19^{\circ} 33' 00''$ N, $99^{\circ} 36' 00''$ W; Fig 1; Table 1; environmental characteristics from each locality; Arévalo et al., 1991; García, 1981; Rzedowski, 1978, Pavón and Meza-Sánchez, 2009). Specimens collected were deposited in the Collection of Amphibians and Reptiles of the Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mexico.

87 of the mandible), skull width (WSK) and length (LSK), and limb size (femur, FEM; forearm, FORAM, and tibia,
88 TIB). To analyze morphological variation between populations, we performed an ANOVA with SVL as covariable
89 and structures of limbs and jaw variables to respond.

90 *Ecology.*--The characterization of the microhabitat use and its structure followed Rubio-Perez (2005). Environmental
91 variables considered were: microhabitat use (MH), microhabitat nearest (MHN), microhabitat nearest distance
92 (MHND), height nearest microhabitat (HNMH), percentage vegetation cover (CV %), percentage rock cover (CR %),
93 percentage coverage of bare soil (CS %), around of the microhabitat, perch height (PH) and activity (ACT).
94 Categorical data were transformed to continuous data, according to the codification proposal by Leyte-Manrique
95 (2006). We performed an ANOVA no parametric Kruskal-Wallis too analyzed differences among populations with
96 respect to microhabitat, and performance a cluster analysis using the nearest neighbor method to pool the populations
97 based on ecological similitude. Finally, we carried out a canonical correlation analysis (CCA) to determine if
98 microhabitat use is related to the morphology (limb and head size) of the lizards. Means are given ± 1 E. E; statistical
99 analyses were performed using INFOSTAT 1.1.

100

101

102

103

RESULTS

Morphological and ecological analysis

Morphology.--All morphological characteristics differed among populations (SVL, $F_{7, 237} = 7.9$, $P = 0.001$; TIB, $F_{7, 237} = 4.7$, $P = 0.001$; FEM, $F_{7, 237} = 6.5$, $P = 0.001$; FORAM, $F_{7, 237} = 10.5$, $P = 0.001$; LSK, $F_{7, 237} = 7.5$, $P = 0.001$; WSK, $F_{7, 237} = 1.9$, $P = 0.05$; LMAND, $F_{7, 237} = 3.6$, $P = 0.0009$; and WMAND, $F_{7, 237} = 4.7$, $P = 0.001$). Morphological differences between males to exhibit in SVL ($F = 6.9$, $P = 0.001$), TIB ($F = 2.1$, $P = 0.04$), FORAM ($F = 4.3$, $P = 0.003$), and WSK ($F = 3.3$, $P = 0.003$). In females all characters morphological showed differences (Table 2; showed mean values). Cluster analyses performance five grouped to populations, it in relation to similitude morphological (Correlation cofenetic, $Cc = 0.53$; Fig. 2A, see 2B).

Ecology.--In this work, we characterized 17 microhabitat types, this to be grouped in five microhabitats: rocks, shrub, tree, soil-earth, and other (Fig. 3). An ANOVA on microhabitat use showed differences among populations ($F_{7, 237} = 1.98$, $P = 0.05$). In relation to microhabitat use and if structure, found differences between populations in all variables analyzed. Females and males showed significant differences in the microhabitat used, respectively (ANOVA no parametric Kruskal-Wallis, females, $H = 14.2$, $P = 0.04$; males, $H = 21.4$, $P = 0.002$; Fig. 4). The females exhibit significant differences in activity ($H = 14.22$, $P = 0.004$), CV % ($H = 3.6$, $P = 0.02$), CS % ($H = 16.5$, $P = 0.01$), CV % ($H = 21.9$, $P = 0.002$). Males present significant differences in ACT ($H = 16.3$, $P = 0.002$), PH ($H = 34.6$, $P = 0.001$), CV % ($H = 35.2$, $P = 0.001$), CR % ($H = 10.5$, $P = 0.003$), and CS % ($H = 28.2$, $P = 0.001$). Cluster analysis performance we can five grouped, these population in relation to similitude ecological ($Cc = 0.72$; Fig. 2B). Finally, a correlation canonical analysis, showed a relation between morphological and ecology (CCA, $Rc =$

123 0.48, $IR = 129.33$, $P = 0.004$). Morphology explains 14.31% of the variation, and the components structure of the
124 microhabitat explained 7.32%, and both (morphology and microhabitat) explaining 21.63%.

125

126

DISCUSSION

127 The *Sceloporus grammicus* complex historically has shown a taxonomic problem that has been discussed the
128 status of this species since several years ago (Hall, 1973; Sites et al., 1988; Arévalo et al., 1991). The results of this
129 study by using multivariate methods provide information that suggests a variety of alternatives (Marshall et al.,
130 2006). The characters morphological analyzed of the eight populations showed significant differences among
131 populations (Table 2). Females and males of the TIZ population exhibit .We can compare our results with those
132 obtained by Rubio-Pérez (2005) who compare the morphology of the eight races of the complex chromosomal *S.*
133 *grammicus*. The study of this author, showed differences among populations in limbs and head, it could be a
134 consequence of the heterogeneous environment where inhabiting each races.

135 Moreover the results obtained by the Cluster analysis (our study), show five groups (Fig. 2A) in relation to the
136 morphological differences found (Table 2). These results are consistent with those by Rubio-Pérez (2005) in the
137 number of groups but the grouping given by the author, is based on molecular rather than morphological. Other
138 studies on morphology among populations of different lizard species indicate that the variation may result mainly
139 from environmental variation which influencing to the different populations, and in response to these variations,
140 reflected in the structures of the body (Wainwright, 1994; Duncan et al., 1997). By considering morphological
141 variables of the limbs and head, the populations were placed in three groups (extremities: short [S] = PACH;

142 intermediate [INTERMAN] = HUI, HUA, CAH, and ZIMP; populations large [L] = ZAC and TIZ, and head: small
143 [S] = CER and PACH; intermediate [INTERMAN] = HUI, HUA, ZIMP, and CAH; and large [L] = ZAC and TIZ;
144 Table 3). However, these groups not reflect phylogenetics relationships among populations but could show processes
145 of speciation (Leyte-Manrique et al., 2006; Marshall et al., 2006).

146 Differences found in this study in relation to the type of TMH used (Fig. 3) showed populations can use a
147 wide range of available microhabitats. According to this study, the differences found in the use of MH among eight
148 chromosome populations not only reflects the use of a MH in particular but also the components of its structure,
149 which are important elements in the selection of MH use, and the way in which individuals interact with their
150 environment. We results, suggest that not only respond to the ecological differences among populations, but also
151 could give information regarding their reproductive characteristics, reflecting local adjustments for each population
152 according to environment in which they live (Ramirez-Bautista and Benabib, 2001; Leyte-Manrique, 2006).

153 Our results obtained by canonical correlation analysis (CCA) between the use of microhabitat and
154 morphology confirm that population respond to environmental conditions with different morphological forms. In
155 relation to the morphology we could describe morphotypes (MT) and the case of ecological data, ecomorphotypes
156 (EMT), that could be the result of environmental variation (Vitt, 1991; Vitt and Carvalho, 1995) in which lizards live,
157 but in according to their ecomorphological relations, they can to form three types, limbs of the body and dimensions
158 of the head: in short, intermedium and large (Table 3).

159 These results can be compared with other studies carried out on the relationship between the morphology and
160 MH use in morphological design (Vanhooydonck et al., 2000; Herrel et al., 2002; Rubio-Perez, 2005). These studies
161 refer to the environment as a model of design that may have a specific morphology the individual's from different
162 population for each species. The patterns help to make predictions of microevolutionary events in a relatively short

163 time scale (few hundred years), which may end in a process of speciation and hence the formation of new species
164 (Marshall et al., 2006). For example, Vanhooydonck and Irschick (2002) showed evolutionary relationships in *Anolis*
165 genus, where microhabitat use by the lizards was directly influenced by the morphology of the design, and therefore
166 is a useful tool to consider the limits of species. In the case of *Sceloporus grammicus*, these data are similar to other
167 studies with other populations of the complex *grammicus*; Rubio-Perez (2005). This author establishes the
168 phylogenetic relationships, in combination of morphological and ecological data, and integrates molecular data. He
169 pooled together the populations according to their habits in two groups, terrestrial and arboreal.

170 In our study morphological variation could be a response to the environmental conditions, possibly
171 mechanisms of speciation in populations as TIZ, ZAC and CAH, but could be a respond to the environment they live
172 (norm of reaction) in populations at CER, HUI, HUA, ZIMP, and PACH. Finally, this gives us the guideline to
173 consider a proposal by the taxonomic status of *Sceloporus grammicus* relations from ecomorphological but
174 considering the future integration of ecological data is not analyzed in this study (diet, population dynamics),
175 reproductive characteristics (cycles reproduction, litter size, sexual dimorphism), and genetic data in order to stablish
176 the status of this lizard complex.

177

178

179

180

181

182

183

184

ACKNOWLEDGEMENTS

185 We thank G. Smith for help in the revision manuscript version in to English. This work was supported by projects;
186 Consolidación del Cuerpo Académico de Ecología PROMEP/103.5/04/2751, FOMIX-CONACYT-43761,
187 CONACYT, and by the Programa Institucional PII-UAE-DIP-ICBI-AAB-020 de la Universidad Autónoma del
188 Estado de Hidalgo.

189

190

LITERATURE CITED

- 191 ARÉVALO, E., C. A. PORTER, A. GONZÁLEZ, F. MENDOZA, J. L. CAMARILLO, AND J.W. SITES JR. 1991. Population
192 Cytogenetics and Evolution of the *Sceloporus grammicus* Complex (Iguanidae) in Central Mexico. Herpetological
193 Monographs 5:79-115.
- 194 DUNCAN, J. D., J. IRSCHICK, L. J. VITT, P. A. ZANI, AND J. B. LOSOS. 1997. A comparasion of evolutionary radiations
195 in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. Ecology 78:2191-2203.
- 196 GARCÍA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: Para adaptarlo a condiciones de la
197 República Mexicana. 2da. Edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- 198 HALL, W. P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the crevice using species of
199 *Sceloporus*. Ph.D. Dissertation, Harvard University, Cambrigde, Massachusetts.

- 200 HERNÁNDEZ-SALINAS, U., A, RAMÍREZ-BAUTISTA, A, LEYTE-MANRIQUE AND G, SMITH. 2010. Reproduction and
201 sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo,
202 Mexico. *Herpetologica* 66(1):12-22.
- 203 HERREL, A., J. J MEYERS, AND B. VANHOODYDONCK. 2002. Relations between microhabitats use and limb shape in
204 phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77:149-163.
- 205 IRSCHICK, D.J., AND T. JR. GARLAND. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: Investigations of
206 locomotor capacity as a model system. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 32:367-369.
- 207 LARA-GÓNGORA, G. 2004. A new species of *Sceloporus* (Reptilia, Sauria: Phrynosomatidae) of the *grammicus*
208 complex from Chihuahua and Sonora, México. *The Maryland Herpetological Society* 40:1-45.
- 209 LEACHÉ, A. D., M. S. KOO, C. L. SPENCER, T. J. PAPENFUSS, R. N. FISHER, AND J. A. MCGUIRE. 2009.
210 Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species
211 complex (Phrynosoma). *PNAS* 106:12418-12423.
- 212 LEYTE-MANRIQUE, A. 2006. Ecología y morfología de *Sceloporus grammicus* en dos ambientes diferentes del Estado
213 de Hidalgo, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- 214 LEYTE-MANRIQUE, A., AND A. RAMÍREZ-BAUTISTA. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus*
215 (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 55:98-103.

216 LEYTE-MANRIQUE, A., U. HERNÁNDEZ-SALINAS, E. CHÁVEZ-CALZADA, MA. C. SÁNCHEZ, J. C. MARSHALL, AND A.
217 RAMÍREZ-BAUTISTA. 2006. El complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. Boletín de
218 la Sociedad Herpetología Mexicana 14: 18-24.

219 MARSHALL, J. C., E. ARÉVALO, E. BENAVIDES, AND J. J. SITES JR. 2006. Delimiting species: Comparing methods for
220 Mendelian characters using lizards of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) complex.
221 Evolution 60:1050-1065.

222 PAVÓN, N. M., AND M. MEZA-SÁNCHEZ. 2009. Cambio climático en el estado de Hidalgo: Clasificación y tendencias
223 climáticas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

224 RAMÍREZ-BAUTISTA, A., AND M. BENABIB. 2001. Perhc height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria:
225 Polychrotidae) from a Tropical Dry Forest of Mexico: Effect of the reproductive season. Copeia 101:187-193.

226 RAMÍREZ-BAUTISTA, A., U. HERNÁNDEZ-SALINAS, A. LEYTE-MANRIQUE, AND G. SÁNCHEZ-ROJAS. 2006. Influencia
227 del cuerpo graso e hígado en la reproducción de cuatro poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus* del
228 estado de Hidalgo, México. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana 14:1-11.

229 RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, D.F., México.

230 RUBIO-PÉREZ, I. 2005. Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas
231 poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: Un enfoque filogenético. Tesis de Maestría. Instituto de
232 Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

233 SITES, J.W. JR., J. L. CAMARILLO, A. GONZÁLEZ, F. MENDOZA, L. JAVIER, M. MANZILLA, AND G. LARA-GÓNGORA.
234 1988. Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the *Sceloporus grammicus*
235 complex (Sauria: Iguanidae) in Central Mexico. *Herpetologica* 44:297-307.

236 URIBE-PEÑA, Z., A. RAMÍREZ-BAUTISTA, AND G. CASAS-ANDREU. 1999. Anfibios y reptiles de las serranías del
237 Distrito Federal, México. Cuadernos 32. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
238 México.

239 VANHOOYDONCK, B., AND D. J. IRSCHICK. 2002. Is evolution predictable? Evolutionary relationships of divergence in
240 ecology, performance and morphology in old and new world lizard radiations. Pp. 191-204. *In* P. Aerts, K. D' Août,
241 A. Herrel and R. Van Damme (Eds.), *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology*. Tulane
242 University, New Orleans, USA.

243 VANHOOYDONCK, B., R. VAN DAMME, AND P. AERTS. 2000. Ecomorphological correlates of habitat partitioning in
244 Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology* 14:358-368.

245 VITT, L. J. 1991. Ecology and life history of the wide-foraging lizard *Kentropix calcarata* (Teiidae) in Amazonian
246 Brazil. *Canadian Journal Zoology* 69:2791-2799.

247 VITT, L. J., AND M. C. CARVALHO. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of
248 northern Brazil. *Copeia* 1995:305-329.

249 WAINWRIGHT, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. Pp. 42-59. *In* P. C. Wainwright
250 (Ed.), *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago.

251

252 FIGURE LEGENDS

253 FIG.1.--Distributions from eight populations *Sceloporus grammicus* complex from this study in States Hidalgo and
254 Mexico. CER = El Cerezo, Mineral del Chico, PACH = A round Pachuca City, Mineral de la Reforma, HUI =
255 Huichapan, Huichapan, TIZ = Emiliano Zapata, Tizayuca, HUA = San Miguel Regla, Huasca de Ocampo, ZAC = La
256 Mojonera, Zacualtipan, ZIMP = La Manzana, Zimapan, CAH = Cahuacan, Cahuacan.

257 FIGS.--2A. Showed grouped from eight populations in relation to similitude morphological. 2B, grouping the
258 populations in relation to similitude ecological (use microhabitat and structure).

259 FIG.--3. Microhabitats used for eight populations of the *Sceloporus grammicus*.

260 FIG.--4.Differences in number microhabitat exploit between females and males of each population. Males gray,
261 females black boxes, respectively.

262

263

264

265

266

267

TABLES

268 TABLE 1.--Environmental characteristics to localities where to by the eight populations of the *Sceloporus grammicus*.

269 Vegetation: FPO = forest pine and oak; XER = scrub vegetation xerophilus; FP-XER = forest pine and scrub

270 vegetation xerophilus). SMR = San Miguel Regla.

Environmental characteristics					
Population	Municipality	Vegetation	Elevation (m)	Precipitation (mm)	Temperature (°C)
El Cerezo	Mineral del Chico	FPO	2450	1502.6	14.9
Pachuca city	Mineral de la Reforma	XER	2348	386.8	14.2
Huichapan	Huichapan	XER	2287	427	16
Emiliano Zapata	Tizayuca	XER	2312	600.5	14.9
SMR	Huasca de Ocampo	FP-XER	2074	854.7	15.3
La Mojonera	Zacualtipan	FPO	2062	2047	13.6
La Manzana	Zimapan	FPO	2507	1391	18.3
Cahuacan	Cahuacan	FPO	2058	1200	12

271

272

273

274

275 TABLE 2.--Showed mean values (\pm SE) of the morphological variables between sexes from the eight populations of the
 276 *Sceloporus grammicus* complex. * females, **males. Morphological measure units have given in mm.

Populations	SVL	TIB	FEM	FORAM	LSK	WSK	LMAND	WMAND
CER	* 46.2 \pm 1.4	9.1 \pm 0.4	9.5 \pm 4.3	7.8 \pm 0.5	11 \pm 1.2	9.2 \pm 1.7	9 \pm 0.5	8.6 \pm 0.4
	** 52.3 \pm 1.8	10.3 \pm 0.43	10.2 \pm 0.42	8 \pm 0.33	12.2 \pm 0.32	10.5 \pm 0.33	9.3 \pm 0.36	9.5 \pm 0.33
PACH	* 51.3 \pm 1.20	8.9 \pm 0.27	8.6 \pm 0.26	7.5 \pm 0.20	10.9 \pm 0.19	9.5 \pm 0.16	8.6 \pm 0.20	8.9 \pm 0.20
	** 56.2 \pm 1.07	10.4 \pm 0.35	10.4 \pm 0.42	8.2 \pm 0.21	12 \pm 0.39	10.6 \pm 0.27	10.3 \pm 0.24	10 \pm 0.31
HUI	* 54.7 \pm 1.03	10 \pm 0.20	9.8 \pm 0.38	8.5 \pm 0.26	12.4 \pm 0.16	10.6 \pm 0.15	9.9 \pm 0.12	10.1 \pm 0.14
	** 57.6 \pm 2.10	11.6 \pm 0.49	10.9 \pm 0.59	9.3 \pm 0.43	13 \pm 0.43	11.6 \pm 0.41	11 \pm 0.43	10.7 \pm 0.35
TIZ	* 56.7 \pm 1.80	11.1 \pm 0.39	10.8 \pm 0.45	8.9 \pm 0.45	12.9 \pm 0.34	11 \pm 0.30	10.2 \pm 0.30	10.4 \pm 0.29
	** 65.4 \pm 1.32	13.3 \pm 0.47	12.7 \pm 0.53	10.5 \pm 0.32	14.8 \pm 0.32	12.6 \pm 0.32	11.6 \pm 0.40	11.9 \pm 0.30
HUA	* 52.5 \pm 1.38	9.5 \pm 0.33	9.4 \pm 0.5	8.2 \pm 0.23	11.6 \pm 0.27	10.6 \pm 0.27	9.9 \pm 0.30	9.7 \pm 0.30
	** 54.7 \pm 2.3	10.6 \pm 0.46	10.7 \pm 0.57	9 \pm 0.47	11.7 \pm 0.40	10.6 \pm 0.40	10.4 \pm 0.40	9.7 \pm 0.35
ZAC	* 55 \pm 1.71	11.1 \pm 0.38	10.5 \pm 0.32	9.1 \pm 0.27	13 \pm 0.30	10.9 \pm 0.28	10.3 \pm 0.34	10.6 \pm 0.29
	** 56.5 \pm 1.91	12 \pm 0.56	11.5 \pm 0.81	9.7 \pm 0.48	13.4 \pm 0.55	11.7 \pm 0.51	11.3 \pm 0.51	11.2 \pm 0.54
ZIMP	* 53.5 \pm 0.99	10.1 \pm 0.26	10.3 \pm 0.27	8.6 \pm 0.17	12.3 \pm 0.28	10.5 \pm 0.23	10.4 \pm 0.27	10.3 \pm 0.16
	** 51.4 \pm 1.84	10.4 \pm 0.43	10.5 \pm 0.44	8.5 \pm 0.38	12.5 \pm 0.46	10.6 \pm 0.42	10 \pm 0.49	10.2 \pm 0.45
CAH	* 45.3 \pm 1.49	9.2 \pm 0.26	10 \pm 0.21	9.5 \pm 0.21	10.5 \pm 0.29	8.3 \pm 1.49	10.1 \pm 0.30	9.4 \pm 0.27
	** 53 \pm 2.9	11 \pm 0.25	11.2 \pm 0.28	10.4 \pm 0.36	11.7 \pm 0.48	11.1 \pm 0.39	11 \pm 0.40	10.5 \pm 0.38

277

278

279

280

281 TABLE 3.--Grouping of the populations considering their morphological design. We present two cases: 1) Extremities
282 of the body, S = shorts, INTM = intermedium and L = large; 2) Dimensions of the head; SMLL = small, INTM =
283 intermedium and L = large.

Depending on your extremities (limbs)		
S	INTM	L
PACH	CER, HUI, HUA, ZIMP and CAH	TIZ and ZAC
Depending on the size of the head		
S	INTM	L
CER and PACH	HUI, HUA, ZIMP and CAH	TIZ and ZAC

284

285

286

287

288

289

290

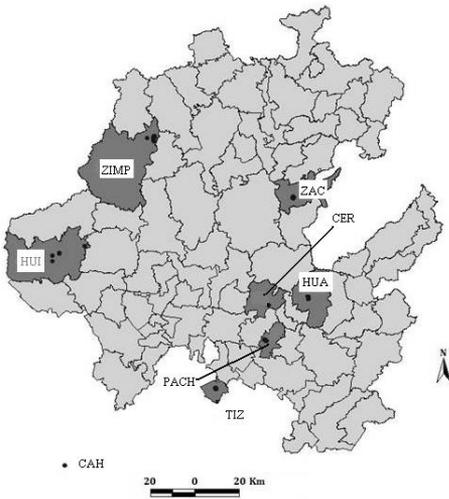
291

292

293

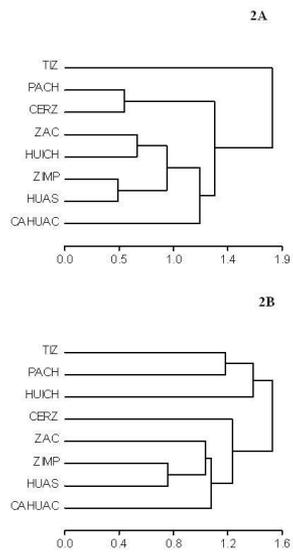
FIGURES

294 FIG. 1.



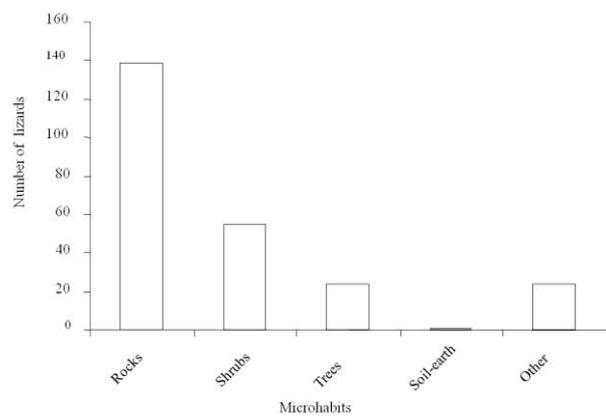
295

296 FIG. 2.



297

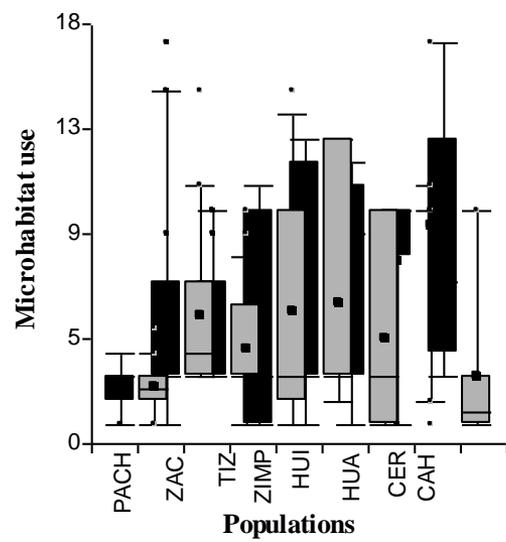
298 FIG. 3



299

300

301 FIG. 4



302

303