

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO



INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
DOCTORADO EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LAS CARACTERÍSTICAS DE
HISTORIA DE VIDA ENTRE POBLACIONES DE *Sceloporus*
variabilis (SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

P R E S E N T A:

RACIEL CRUZ ELIZALDE

DIRECTOR: DR. AURELIO RAMÍREZ BAUTISTA



ICBI-D/984/2016

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E.

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado **“Variación geográfica en las características de historia de vida entre poblaciones de *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae)”**, que presenta el alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **M. en C. Raciél Cruz Elizalde**, el Comité Revisor de tesis 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. Luis Fernando Rosas Pacheco |
| SECRETARIO | Dr. Felipe de Jesús Rodríguez Romero |
| VOCAL | Dr. Aurelio Ramírez Bautista |
| SUPLENTE | Dr. Pablo Octavio Aguilar |

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

ATENTAMENTE
 “Amor, Orden y Progreso”
 Mineral de la Reforma, Hgo., Octubre 4 de 2016.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
 DIRECTOR DEL ICBI



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5
 Colonia Carboneras
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 2231, Fax 2109
 direccion_icbi@uaeh.edu.mx



“On *Sceloporus variabilis* there are the more obvious systematic problems.....in this group.....the problems in ecological distribution and life history are numerous.....”

Smith, 1939:239.

Tomado de Mendoza-Quijano (1995)

Agradecimientos

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, porque a lo largo de varios años me ha brindado la oportunidad de seguir aprendiendo, y me ha guiado en estas últimas tres etapas de mi vida académica.

Gracias por todo el apoyo que he recibido de tu parte en todos los sentidos. Gracias por los consejos, enseñanzas, la motivación y sobre todo por el apoyo que me has brindado en éste y diversos proyectos, los cuales me han servido para crecer académicamente y como persona. Has sido parte fundamental en mi formación, no solo profesional sino como persona, ten por seguro que seguiré agradecido por todo lo que me has enseñado. Gracias Aurelio!

A los integrantes del comité tutorial:

Al Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco por el seguimiento que dio desde un principio, y a lo largo del proyecto. Gracias por el apoyo y las pláticas que hicieron que el proyecto mejorara, pero sobre todo, que hicieron que continuara preguntando, y por lo tanto, mejorando el trabajo. Agradezco por toda tu buena disposición en el desarrollo del proyecto.

Al Dr. Pablo Octavio Aguilar por todas las observaciones y por el apoyo para desarrollar mucho de la parte metodológica y conceptual del proyecto. Gracias por tu entusiasmo y buena disposición hacia mi persona y hacia el proyecto.

Al Dr. Felipe de Jesús Rodríguez Romero por el interés en participar como miembro del comité, por las múltiples observaciones que mejoraron todo el proyecto, pero sobre todo, por el apoyo recibido constantemente. Gracias por revisar el trabajo y hacer que mejorara en muchos aspectos.

Agradezco a las autoridades del posgrado, en particular a la Dra. Iriana Zuria por el apoyo recibido constantemente cuando fue coordinadora del posgrado y coincidí como alumno en su gestión. A la Dra. Katia A. González Rodríguez, actual coordinadora del posgrado por su ayuda y apoyo, durante y al finalizar el periodo de mi estadía en el posgrado-Doctorado.

Al M. en C. Jesús M. Castillo Cerón por la ayuda en parte de la logística del trabajo del Dr. Aurelio, con lo que sus alumnos hemos sido beneficiados. Asimismo, a la Dra. Consuelo

Cuevas Cardona, Directora del Centro de Investigaciones Biológicas por el apoyo recibido a mi profesor y compañeros.

Parte importante del cumplimiento de los objetivos, fue posible por la ayuda de mis compañeros para el trabajo de campo y de laboratorio, así como de compañeros que estuvieron haciendo trabajo social en diversos tiempos. Gracias a Jorge Becerra, Aarón García, Raquel Hernández, Daniel Lara, Christian Berriozabal, Coni Puga, Fernando Licon, Melisa Hernández, Ismael Hernández, Luis Enrique Solís, Gisela Pérez, Mirsha Anahí Flores y Luis Badillo. Muchas gracias por todo!

De forma muy especial a Itzel Magno Benítez por todo y tantas cosas buenas que recibí, y que sigo recibiendo. Gracias por tu tiempo, tu amistad, por tu paciencia y por mantenerte siempre cerca.

Al Dr. Uriel Hernández Salinas por seguir estando en contacto, por su apoyo académico desde que llegué al laboratorio y en múltiples proyectos. Gracias Uriel!

Al M. en C. Abraham Lozano por sus constantes pláticas y reflexiones, varios años ya de conocernos, además de su ayuda académica. Gracias Abraham!

A las personas de las localidades donde se realizó el trabajo de campo, Atlapexco en el Municipio de Atlapexco, San Pablo Tetlapayac y Tecomate en Metztitlán, y Santa Catarina en Acaxochitlán.

A los proyectos FOMIX 2012/191908 y CONABIO JM001 por apoyar la realización de la tesis.

A la beca recibida por el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)**, mediante el Posgrado Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, incorporado al Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC), con el número **360243**.

Dedicatoria

A las dos personas que día a día han estado conmigo.

A mis padres Clara y Raciél

Gracias por todo lo que me han dado como padres y como amigos.

A toda mi familia.

A una excelente persona y ser humano, a ti **Aurelio**.

ÍNDICE	PÁGINA
RESUMEN	I
ABSTRACT	II
Introducción	1
Antecedentes	3
Justificación	5
Hipótesis	6
Objetivos	7
General	7
Particulares	7
Especie de estudio	7
Material y métodos generales	8
Obtención de datos	8
Base de datos	9
Diseño de muestreo	10
Área de estudio	10
Trabajo de campo	13
Estructura de la tesis	14
Literatura citada	16

Capítulo I	25
1) Variación morfométrica y de escutelación entre poblaciones de la lagartija <i>Sceloporus variabilis</i> (Squamata: Phrynosomatidae)	26
2) Sexual-size dimorphism among populations of the Rose-bellied Lizard <i>Sceloporus variabilis</i> (Squamata: Phrynosomatidae) from high and low elevations of Mexico	49
3) Geographic variation in sexual dimorphism and body size among populations of the widely distributed lizard <i>Sceloporus variabilis</i> (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico	70
Capítulo II	106
1) Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard <i>Sceloporus variabilis</i> (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico	107
Capítulo III	123
1) Geographic variation in female body and clutch size among populations of the lizard <i>Sceloporus variabilis</i> (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico	124
Capítulo IV	145
1) Ecología trófica entre poblaciones de la lagartija de amplia distribución <i>Sceloporus variabilis</i> (Squamata: Phrynosomatidae)	146
Discusión general	171
Conclusiones generales	182
Literatura citada	184

ANEXOS

Anexo 1. Localidades contenidas en la base de datos.	24
-------------------------------------------------------------	----

ÍNDICE DE FIGURAS

PÁGINA

Figura 1. Ejemplar adulto de <i>Sceloporus variabilis</i> , Aguacatitla, Molango, Hidalgo.	8
Figura 2. Localidades donde se representan las poblaciones de <i>Sceloporus variabilis</i> en México, y que se encuentran contenidas en la base de datos.	9
Figura 3. Mapa donde se representan las localidades de estudio de <i>Sceloporus variabilis</i> en el estado de Hidalgo, México.	13

ÍNDICE DE CUADROS

PÁGINA

Cuadro 1. Lista de poblaciones que integran la base de datos que se usa en este estudio. Se muestra la elevación (m), así como las coordenadas geográficas (X = latitud, Y = longitud).	10
Cuadro 2. Características ambientales de las tres localidades de estudio en el estado de Hidalgo, México.	12

RESUMEN

Los estudios interpoblacionales en lagartijas han mostrado una notable variación geográfica en distintas características de historia de vida. Estas variaciones son respuestas adaptativas a presiones ecológicas y ambientales de los diferentes sitios donde ocurren los organismos. Las variaciones en las características de historia de vida se han analizado en mayor medida contemplando sólo una o pocas poblaciones de una misma especie, así como una o pocas variables morfométricas, ecológicas y reproductivas. En el presente proyecto, se analizó la variación morfológica, atributos de historias de vida relacionados con la reproducción, y el uso del recurso alimento en diversas poblaciones de la especie de lagartija de amplia distribución, *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae). De acuerdo a la teoría donde se plantea que las poblaciones, y por lo tanto las características de historias de vida presentan diferencias promovidas por factores ambientales (temperatura, precipitación, entre otros) y ecológicos (uso de los recursos o competencia por el territorio y acceso a las hembras en machos), las poblaciones analizadas de la especie tanto en el trabajo de campo (tres poblaciones), como en su rango de distribución en México (14 poblaciones) mostraron notables diferencias en diversos atributos morfológicos, reproductivos y ecológicos. Contemplando las tres poblaciones de trabajo de campo, se registró dimorfismo sexual, donde los machos presentaron mayores dimensiones morfométricas que las hembras. Asimismo, se registraron variaciones en los ciclos reproductivos, y extensión reproductiva de cada sexo entre poblaciones, lo cual difiere de los estudios previamente realizados para la especie, principalmente en la extensión reproductiva, así como atributos relacionados al tamaño de la puesta, masa y volumen del huevo, talla mínima a la madurez sexual, y masa relativa de la puesta. Las variaciones registradas en la morfología y reproducción, son coincidentes con lo registrado en el análisis de la dieta entre poblaciones, donde la especie presenta un tipo de dieta carnívoro, además de un alto solapamiento y baja amplitud del nicho alimentario. Respecto a las 14 poblaciones, en todas se registra dimorfismo sexual con machos de mayor tamaño, además se registró variación geográfica en las tallas de ambos sexos, y una clina donde la talla de los ejemplares incrementa conforme la elevación y latitud, coincidente con la regla ecogeográfica de Bergmann. Los resultados obtenidos ayudan a determinar los factores ecológicos y ambientales que pueden promover las variaciones en las características de historia de vida. Lo anterior debido al análisis integrativo de aspectos morfológicos, reproductivos, y ecológicos en distintas poblaciones, lo cual favorece el entendimiento de las respuestas adaptativas de los organismos y poblaciones en los sitios y ambientes donde se distribuyen.

ABSTRACT

Interpopulational studies in lizard species have shown remarkable geographic variation in life history characteristics. These variations are adaptive responses to ecological and environmental pressures of the different places where organisms are distributed. Variations in life history characteristics have been analyzed mainly in single populations of the same species, as well as in few morphological, ecological and reproductive variables. In this study morphological variation, life history characteristics (reproduction), and food resource use from diverse populations in their distribution range of *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) are analyzed. In accordance to the theory that variation in life history characteristics is promoted by environmental (temperature, precipitation, among others) and ecological factors (resource use or competition for territory and access to females by males), populations assessed from recent fieldwork (three populations) and historical data (14 populations) showed high differences in morphological, reproductive, and ecological characteristics. When comparing the three populations (fieldwork), sexual dimorphism (SD) was recorded, being males larger in morphological characteristics than females. Also, variation among populations in reproductive cycles and reproductive period were recorded, which differed from previous studies of the species, mainly in length of reproductive period, as well as clutch size, egg mass and egg volume, minimum snout-vent length at sexual maturity, and relative clutch mass. Variation recorded in morphology and reproduction is in agreement with that reported for in diet analysis in other populations, where species had a carnivorous diet type, as well as a high overlap and low breadth of food niche. With regard to 14 populations, they all showed SD, male-biased; in addition, geographic variation in body size of both female and male was recorded, and a gradient was observed where body size of the organisms increased according to elevation and latitude, coinciding with Bergmann's ecogeographic rule. Our results help to identify the ecological and environmental factors that might promote variation in life histories. This is supported by the integrative analysis of morphological, reproductive, and ecological characteristics from the populations analyzed, which favors the understanding of the adaptive responses of individuals and populations in places and environments where species are distributed.

Introducción

La historia de vida de un organismo, puede definirse como un conjunto de características que se encuentran coadaptadas, y que afectan la supervivencia y potencial reproductor de los individuos (Stearns, 1992). Estas características de historia de vida son consideradas como plásticas, por lo que se encuentran estrechamente relacionadas con el éxito en la adaptación de los individuos en los ambientes que ocupan, así como la respuesta a las presiones de selección, depredación, uso de los recursos, temperatura, humedad, entre otros (Ghalambor *et al.*, 2007). Los organismos de diferentes poblaciones de la misma especie, como en el grupo de las lagartijas, pueden responder de forma distinta en características, como la morfología, el comportamiento, tasas de crecimiento, uso del hábitat, modo de forrajeo, y reproducción (Du *et al.*, 2014; Roitberg *et al.*, 2015) dependiendo de las presiones del ambiente en el que ocurren (Pincheira-Donoso *et al.*, 2008). Por lo que, diversas características de historia de vida pueden estar moldeadas por el efecto de una variable, como el tamaño y forma corporal, el que se ha demostrado que afecta diversos parámetros reproductores, como el tamaño del huevo o de la cría al nacer (Ramírez-Bautista *et al.*, 2012a), tamaño de la puesta o camada (Hernández-Salinas *et al.*, 2014; Ramírez-Bautista *et al.*, 2016), las tasas de crecimiento (Schaüble, 2004), así como el uso de los recursos (Hierlihy *et al.*, 2013).

Las causas que promueven la variación morfológica entre poblaciones de una misma especie siguen resultando complejas y escasamente estudiadas (Baez y Brown, 1997). Diversas teorías se han generado para explicar la variación geográfica en la morfología de los organismos de diferentes poblaciones de una misma especie; estas hipótesis se basan en (i) la respuesta de selección a diferentes tipos de presas o presiones de depredación (Shine, 1987; Schneider *et al.*, 1999), (ii) el efecto de los factores ambientales como el clima, la temperatura y humedad sobre los intervalos de crecimiento de los individuos (Van Der Have y De Jong, 1996; Castellano *et al.*, 2000; Hernández-Salinas, 2014), (iii) los distintos patrones de variación en selección sexual y dimorfismo sexual (Storz *et al.*, 2001; Hernández-Salinas *et al.*, 2014), (iv) factores genéticos de las poblaciones, como lo es el efecto fundador (Nussbaum y Wu, 1995; Demetrius, 2000), y (v) la inversión de energía en las tasas de crecimiento y en la reproducción (Stearns, 1992).

En organismos ectotermos, como anuros o lagartijas, se ha registrado una extensa variación en la morfología, considerando el tamaño del cuerpo (Castellano *et al.*, 2000), y los ambientes en los que ocurren (Wilson, 2001). En este sentido, se ha documentado que el tamaño del cuerpo de diferentes poblaciones de una misma especie puede variar sustancialmente entre hábitats (Pincheira-Donoso *et al.*, 2008; Hernández-Salinas *et al.*, 2014), considerando los factores ambientales, como la temperatura, precipitación, o estacionalidad los principales promotores de estos cambios (Brandt y Navas, 2013). Lo anterior es explicado principalmente por las diferentes tasas de crecimiento de los individuos en cada ambiente, las cuales son determinadas por la temperatura ambiental y por lo tanto, los periodos de actividad de los organismos (Stearns, 1992).

En algunos grupos de lagartijas, la plasticidad fenotípica, así como el tamaño del cuerpo y el uso de los recursos pueden derivar en diferentes grados de dimorfismo sexual entre poblaciones de una o más especies (Wikelski y Trillmich, 1997; Cox *et al.*, 2003, 2007). Bajo estas premisas, se han generado dos hipótesis que explican el dimorfismo sexual en las poblaciones silvestres, la primera menciona que el dimorfismo sexual se explica por selección sexual, donde se hace referencia a que existe una competencia macho-macho, donde el macho más grande obtendrá una ventaja en la defensa del territorio, y por lo tanto, un mayor número de hembras para copular (Cox *et al.*, 2007); y la segunda menciona que el dimorfismo sexual se puede explicar en términos de fecundidad, la que favorece a las hembras más grandes cuando el tamaño de la puesta o camada tiende a incrementar (Cox *et al.*, 2003). Asimismo, se ha propuesto una tercer hipótesis, la cual menciona que el dimorfismo sexual es dado por divergencia de nicho, debido a la repartición (o competencia) por los recursos, donde el tamaño del cuerpo y otras características morfológicas, como el tamaño de la mandíbula o extremidades, se encuentran relacionados con el uso de algún recurso en ambos sexos (i.e. alimento, microhábitats, etc.; Hierlihy *et al.*, 2013).

Las especies que presentan una amplia distribución muestran poblaciones que se encuentran sometidas a diferentes presiones del ambiente en el que habitan (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004, 2011), por lo que se ha visto que no sólo presentan variaciones en la morfología (tamaño del cuerpo y grado de dimorfismo sexual) sino también en los patrones de coloración, conducta, ecología, y en particular en las características reproductoras (Tinkle

et al., 1970; Smith *et al.*, 1994). Estas características en conjunto han recibido poca atención, ya que generalmente se han planteado estudios considerando una o dos poblaciones de la misma especie, mismos que no han sido bien documentados entre diversas poblaciones de la misma especie (Benabib, 1994; Michaud y Echternacht, 1995; Ramírez-Bautista *et al.*, 2004; Ramírez-Bautista *et al.*, 2011; Hernández-Salinas *et al.*, 2014).

Tinkle y Ballinger (1972), y Tinkle (1972) con modelos de lagartijas, proponen que la variación geográfica en las características de historias de vida entre poblaciones puede ser atribuida a factores proximales (ambientales) y evolutivos (genéticos). En este sentido, la distinción entre estos dos grupos de factores es importante para describir las causas que promueven la variación en historias de vida (Tinkle, 1972; Roitberg *et al.*, 2015). Debido a lo anterior, resulta importante probar hipótesis en el contexto de variación geográfica en las características de historia de vida, tomando como base la variación en el tamaño del cuerpo y grado de dimorfismo sexual entre poblaciones de una misma especie, la cual se encuentre representada en ambientes contrastantes, y de esta forma entender el efecto de los factores ambientales y morfológicos en la evolución de historias de vida (Hernández-Salinas *et al.*, 2010, 2014). Entre estas características se encuentran la talla mínima a la madures sexual en hembras y machos, el tamaño de la puesta/camada, la masa relativa de la puesta/camada, volumen del huevo y tamaño de la cría al nacer, la extensión del periodo reproductivo, así como la conducta y el uso de los recursos, como el alimento en cada ambiente (Schäuble, 2004; Hernández-Salinas, 2014).

Antecedentes

Las especies del género *Sceloporus* (Squamata: Phrynosomatidae) han servido como modelo para realizar una gran diversidad de estudios, entre los que se encuentran los relacionados con la conducta, morfología, ecología, sistemática y reproducción (Cox, 2006; Hernández-Salinas *et al.*, 2010; Leaché *et al.*, 2016); además, el género presenta ambos modos de reproducción, ovíparo y vivíparo, y un amplio intervalo altitudinal y latitudinal en su distribución (Wiens *et al.*, 2010; Leaché *et al.*, 2016). Existen varios estudios probando algunas variaciones en las características reproductoras utilizando lagartijas, como por

ejemplo, *Sceloporus aeneus* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2016), *S. bicanthalis* (Rodríguez-Romero *et al.*, 2004), *S. formosus* (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009), *S. grammicus* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2012a), *S. jarrovi* (Cox, 2006), *S. minor* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2008, 2014), *S. pyrocephalus* (Ramírez-Bautista y Olvera-Becerril, 2004), *S. spinosus* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2012b), o *S. undulatus* (McKinney y Marion, 1985; Du *et al.*, 2014) por mencionar algunos. Así también, se han realizado estudios enfocados a la evolución de las características de historias de vida, entre las que se contempla el efecto del tamaño de los individuos sobre algunas características reproductoras, como la edad y talla a la madurez sexual, el tamaño de la puesta o camada, así como las frecuencias de puesta y tamaño de la cría al nacer (Ramírez-Bautista *et al.*, 2014, 2015, 2016). Estos parámetros se han evaluado en distintas poblaciones de diferentes especies de lagartijas (Vitt y Congdon, 1978), donde se ha observado que especies de ambientes tropicales y templados de bajas latitudes presentan una talla a la madurez sexual más temprana que algunas especies de ambientes templados o de mayores latitudes, lo que puede estar dado por las condiciones del alimento (calidad y cantidad) y el periodo de nacimiento de las crías (Ballinger, 1973; Feria-Ortiz *et al.*, 2001), pero también se ha sugerido que en estos ambientes (tropicales), el periodo reproductor es más corto que en ambientes templados o de altas latitudes (Ramírez-Bautista *et al.*, 2008; Pincheira-Donoso y Hunt, 2015). Asimismo, características como el tamaño de la puesta o camada se ha estudiado en distintas poblaciones de ambientes tropicales, áridos y templados de México (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004, 2011; Rodríguez-Romero *et al.*, 2002, 2004; Hernández-Salinas *et al.*, 2014), la cual además de estar relacionada con los factores del ambiente (p. ej., disponibilidad del recurso alimento; Ballinger, 1973) se ve influenciada por el efecto filogenético (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997), y el grado de cambio en las tallas y dimorfismo sexual (Dill *et al.*, 2013; Pincheira-Donoso y Hunt, 2015).

Un ejemplo de las especies mejor estudiadas es el complejo *S. grammicus*, en el que se han observado diferencias en la morfología, conducta y en las características reproductoras, mismas que pueden promover procesos de especiación (Arévalo *et al.*, 1991; Hernández-Salinas *et al.*, 2010). Sin embargo, a pesar de que en el género *Sceloporus* se presenta un alto número de trabajos enfocados a la ecología, morfología y características de historias de vida en poblaciones que ocupan ambientes diferentes, principalmente ambientes templados (Jiménez-Cruz *et al.*, 2005; Lozano, 2013), son escasos los estudios que

contemplan distintas poblaciones de una especie de origen tropical y con amplia distribución (Michaud y Echternacht, 1995). En este sentido, también son escasos los trabajos que involucran a varias poblaciones que se encuentran localizadas en diferentes tipos de ambientes, ya que los factores ambientales, además de los cambios en las estructuras morfológicas y el diseño corporal, se han sugerido como promotores de las variaciones en las características de historia de vida (Stearns, 1992; Roitberg *et al.*, 2015).

Justificación

Las causas que promueven las variaciones en las características de historia de vida en las poblaciones de una especie están moldeadas por el efecto de una o más variables, como lo son las tallas corporales, el grado de dimorfismo sexual, las estructuras de la cabeza que están relacionadas con el tamaño de las presas a ingerir, así como con la defensa del territorio o los combates entre machos (Du *et al.*, 2014). Del mismo modo, los factores ambientales como la temperatura, humedad y/o precipitación, afectan directamente los ciclos reproductores de las poblaciones (Kaliontzopoulou *et al.*, 2013). Estas características son mejor comprendidas cuando se analizan diversas poblaciones de la misma especie que se encuentran en ambientes contrastantes (Michaud y Echternacht, 1995; Díaz *et al.*, 2012; Horváthová *et al.*, 2013).

En este sentido, un estudio comparativo entre poblaciones de diferentes ambientes y a distintas altitudes, representa la oportunidad para evaluar y entender el efecto de los cambios en las tallas, así como el grado de dimorfismo sexual, y las posibles variaciones o costos (*trade-offs*) en las características de historia de vida, como son el tamaño de la puesta o camada, tamaño de la cría al nacer, la frecuencia de puesta, los ciclos reproductivos, así como el uso de los recursos como el alimento o tipo de microhábitats (Brandt y Navas, 2013), y el cómo interactúan éstos sobre la ecología de las poblaciones.

Respecto a lo anterior, la especie *Sceloporus variabilis* resulta un buen modelo para probar las variaciones del tamaño corporal, grado de dimorfismo sexual, y variación en las características reproductoras, así como el uso de los recursos como el alimento, ya que es una especie de origen tropical que se distribuye en un amplio intervalo geográfico, que va desde el estado de Tamaulipas en México hasta Costa Rica en Centroamérica (Smith *et al.*, 1993;

Wilson y Johnson, 2010), por lo que esta especie muestra también una alta plasticidad fenotípica que le ha permitido invadir diversos tipos de ambientes (Mendoza-Quijano *et al.*, 1998). Aunado a lo anterior, la evaluación de distintas poblaciones que ocurren en ambientes contrastantes, y por lo tanto, con características ambientales diferentes (pisos altitudinales, temperatura, o precipitación) ayudarán a evaluar el efecto que estos factores presenten en las poblaciones de *S. variabilis*, y por lo tanto, reforzarán la interpretación de las causas de la variación en las características de historia de vida de la especie (Ramírez-Bautista *et al.*, 2012a).

Hipótesis

El efecto de las variaciones en la talla de los individuos de una especie, es mayormente promovido por la adaptación al ambiente en el que éstos habitan, así como a los factores ambientales como la temperatura o precipitación. Estos factores influyen en distintos aspectos ecológicos, morfológicos, conductuales y reproductores de las especies (Vitt y Congdon, 1978), y en particular de las especies que ocupan un amplio intervalo de distribución (Michaud y Echternacht, 1995). Asimismo, la variación en la morfología, características reproductoras, y uso de los recursos se encuentran relacionados, y los cambios en dichas características, afectan de manera directa a la población y, por lo tanto, la adecuación de los organismos.

En el presente estudio, y considerando las causas que promueven la variación en las tallas, el grado de dimorfismo sexual, aunado a los factores ambientales en los sitios donde ocurren las poblaciones, se espera que entre las poblaciones de *S. variabilis* de este estudio, se presenten diferencias en las características de historia de vida como la talla mínima a la madurez sexual, tamaño de la puesta, frecuencia de puesta, el potencial reproductivo, tamaño del huevo, así como la masa relativa de la puesta. Aunado a lo anterior, se espera encontrar dimorfismo sexual entre sexos en cada población, así como variación entre poblaciones que puedan influir en algunas características reproductivas de la especie, además de diferencias en el uso de los recursos como el alimento.

Objetivos

General

Evaluar las características de historias de vida entre poblaciones de la lagartija *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) que ocurren en el estado de Hidalgo, y otras poblaciones en su intervalo de distribución en México, considerando el efecto de las tallas, grado de dimorfismo sexual y factores ambientales, con la finalidad de determinar si las características morfológicas y los factores ambientales, como la temperatura, altitud, o tipo de vegetación influyen en la variación de las características reproductoras, morfológicas y el uso del recurso alimento entre poblaciones con ambientes contrastantes.

Particulares

- 1.- Determinar la talla y grado de dimorfismo sexual (caracteres morfométricos) entre sexos de cada población de *Sceloporus variabilis* haciendo uso de información de bases de datos y trabajo de campo.
- 2.- Establecer los ciclos reproductores anuales de tres poblaciones (Atlapexco, San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina) de la especie en el estado de Hidalgo.
- 3.- Determinar la variación en atributos morfológicos (talla y peso), así como su relación con atributos reproductores (tamaño de la puesta) entre poblaciones de la especie.
- 4.- Evaluar el uso, competencia y divergencia del recurso alimento en un ciclo anual entre sexos de las tres poblaciones de estudio.

Especie de estudio

Sceloporus variabilis (Figura 1) pertenece al grupo *variabilis*, el que se encuentra compuesto por las especies *Sceloporus couchii*, *S. chrysostictus*, *S. parvus*, *S. smithi*, *S. teapensis* y *S. variabilis* (Leaché *et al.*, 2016). De las especies que pertenecen al grupo, *S. variabilis* presenta el mayor intervalo de distribución geográfico, el cual va desde el sur de Texas en

Estados Unidos, la vertiente del Golfo de México y hasta Costa Rica en Centro América (Smith *et al.*, 1993). En México se distribuye en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Tabasco y Yucatán, desde el nivel del mar hasta más de los 2,000 msnm. Es una especie de talla pequeña (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006), de hábitos terrestres, puede ocupar los troncos, rocas, y otros tipos de microhábitats para perchar.



Figura 1. Ejemplar adulto de *Sceloporus variabilis*, Aguacatitla, Molango, Hidalgo.

Material y métodos generales

Obtención de datos

Con base en los objetivos planteados, algunas características morfológicas (dimensiones de estructuras del cuerpo) y reproductoras (talla mínima a la madurez sexual, tamaño de la puesta), se determinaron haciendo uso de una base de datos previa obtenida de colecciones científicas, y para evaluar el grado de dimorfismo sexual, los ciclos reproductores anuales, así como la disponibilidad y uso del recurso alimento entre poblaciones de diferentes ambientes, se contempló el diseño de muestreo en campo que involucró tres poblaciones de la especie en el estado de Hidalgo.

Base de datos

Como parte de este estudio, se utilizó una base de datos con datos de reproducción (tallas, tamaño de la puesta, y frecuencia de puestas) de distintas poblaciones de *S. variabilis*, la que fue obtenida de colecciones científicas, como la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) del Instituto de Biología y el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), ambas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Éstas muestran datos de poblaciones ubicadas a diferentes altitudes (msnm), latitudes y ambientes donde se distribuye la especie en México. Esta base se encuentra formada por 1,008 ejemplares adultos de ambos sexos, los que se encuentran agrupados en 14 poblaciones (Figura 2; Cuadro 1, Anexo 1).

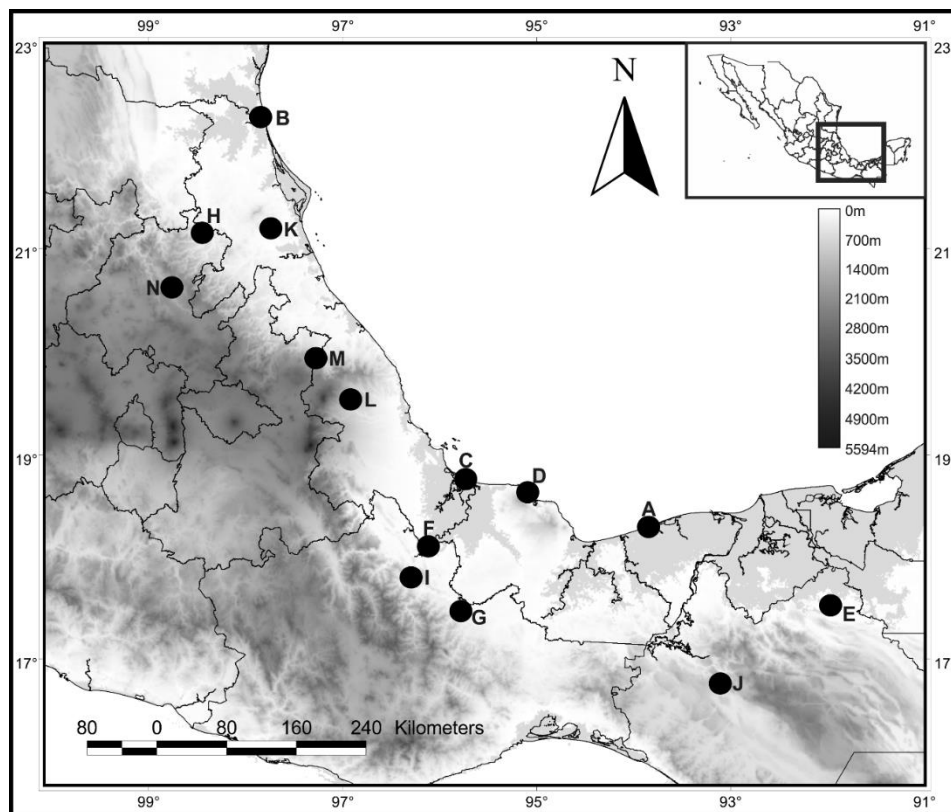


Figura 2. Localidades donde se representan las poblaciones de *Sceloporus variabilis* en México. Los organismos se encuentran depositados en las colecciones CNAR y MZFC, ambas de la UNAM. Las localidades se describen en el cuadro 1.

Cuadro 1. Lista de poblaciones que integran la base de datos que se usa en este estudio. Se muestra la elevación (m), así como las coordenadas geográficas (X = latitud, Y = longitud).

Población	Código	Elevación (m)	Latitud	Longitud
Sánchez Maga, Tabasco	A	5	18.2925	-93.86306
Ciudad Madero, Tamaulipas	B	10	22.27639	-97.83139
Alvarado, Veracruz	C	60	18.77028	-95.76056
Los Tuxtlas, Veracruz	D	115	18.64278	-95.09556
Palenque, Chiapas	E	187	17.50917	-91.98222
Tuxtepec, Oaxaca	F	254	18.08611	-96.12389
Santiago Jalahui, Oaxaca	G	293	17.45417	-95.77083
Huejutla, Hidalgo	H	369	21.14028	-98.42
Valle Nacional, Oaxaca	I	800	17.77639	-96.3
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas	J	847	16.75278	-93.11667
Cerro Azul, Veracruz	K	1,000	21.19028	-97.73889
Xalapa, Veracruz	L	1,340	19.54	-96.9275
Hueytemalco, Puebla	M	1,373	19.93694	-97.28694
Metztitlán, Hidalgo	N	1,480	20.59611	-98.76306

Diseño de muestreo

Área de estudio

Para el trabajo de campo, se eligieron tres sitios de estudio que se encuentran a diferente altitud y en distintos ambientes. Los sitios de estudio o poblaciones (referidas de esta manera a lo largo del escrito), correspondieron a distintas localidades con la finalidad de evaluar las posibles diferencias provocadas por los factores ambientales (temperatura, precipitación, disponibilidad del alimento, altitud, etc.). Estas poblaciones se ubican en el estado de Hidalgo y son las siguientes:

Atlapexco: Esta población se encuentra ubicada en la parte baja considerando la elevación, y se sitúa en el Municipio de Atlapexco ($98^{\circ} 19' 04''\text{N}$, $21^{\circ} 09' 45''\text{O}$; WGS84; Figura 3, Cuadro 2). La población se encuentra a una elevación de 140 msnm, con un tipo de clima semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano, una precipitación de 1,500 a 2,000 mm, la temperatura media anual va de 20 a 22°C , y presenta un tipo de vegetación de bosque tropical perennifolio (BTP; Rzedowski, 1978; INEGI, 2012).

San Pablo Tetlapayac: Es la segunda población, considerada como de parte media (Figura 3; Cuadro 2), se localiza en el Municipio de Metztlán ($98^{\circ} 55' 14''\text{N}$, $20^{\circ} 38' 24''\text{O}$), a una elevación de 1,045 msnm, con un tipo de clima seco y semicálido, una precipitación promedio de 700 mm, una temperatura promedio anual de 18.5°C , y el tipo de vegetación dominante es matorral xerófilo con pequeñas áreas de BTP (Rzedowski, 1978; INEGI, 2012).

Santa Catarina: Es la tercer población (Figura 3; Cuadro 2), considerada como de parte alta, se localiza en el Municipio de Acaxochitlán ($98^{\circ} 11' 31''\text{N}$, $20^{\circ} 15' 36''\text{O}$), a 1,845 msnm, el tipo de clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano, presenta una precipitación promedio anual de 608.5 mm, una temperatura promedio de 14.5°C y el tipo de vegetación predominante es el bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978; INEGI, 2012).

Cuadro 2.- Características ambientales de las tres localidades de estudio en el estado de Hidalgo, México.

Características	Población		
	Atlapexco	Tetlapayac	Santa Catarina
Coordenadas	98° 19' 04''N, 21° 09' 45''O	98° 55' 14''N, 20° 38' 24''O	98° 11' 31''N, 20° 15' 36''O
Elevación (m)	140	1,045	1,845
Tipo de vegetación	Bosque tropical perennifolio	Matorral xerófilo	Bosque mesófilo de montaña
Precipitación media anual (mm)	1,500	700	608.5
Temperatura media anual (°C)	22	18.5	14.5

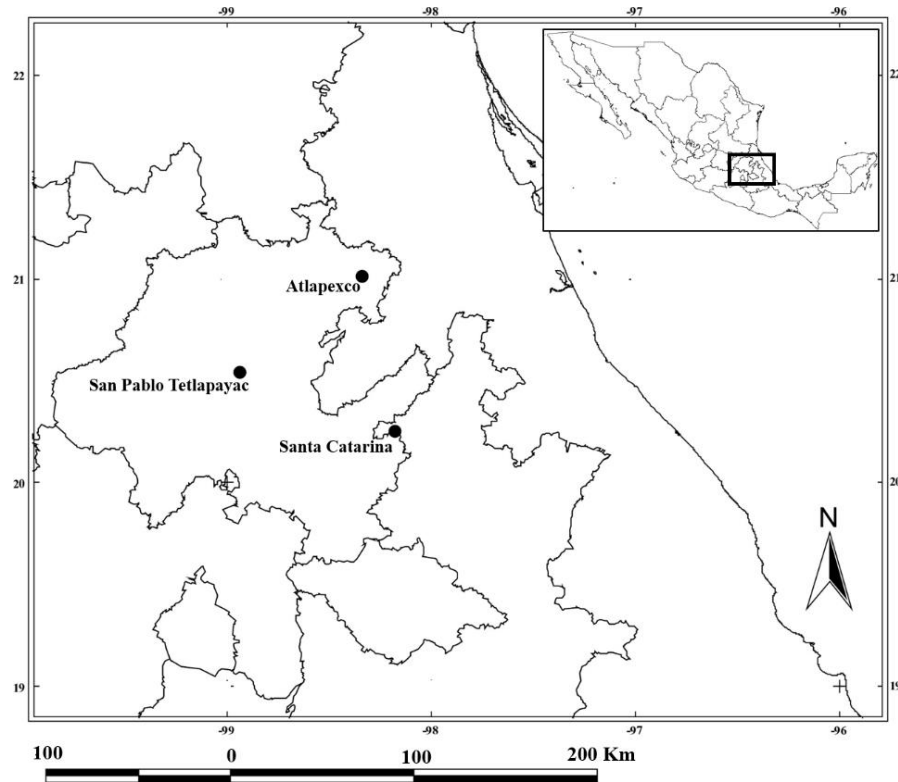


Figura 3. Mapa donde se muestran las localidades que corresponden a las poblaciones de estudio de *Sceloporus variabilis* en el estado de Hidalgo, México (Atlapexco, Atlapexco; San Pablo Tetlapayac, Metztlán; Santa Catarina, Acaxochitlán).

Trabajo de campo

En las localidades de Atlapexco, San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina, se realizaron muestreos mensuales con un día de duración en un periodo de un año, del mes de septiembre de 2013 hasta agosto de 2014; el tamaño de muestra para cada población fue de entre tres y cinco ejemplares adultos por sexo, que es el número mínimo (tres ejemplares) para realizar trabajos de reproducción de acuerdo a Ramírez-Bautista y Vitt (1997). El muestreo se realizó con el permiso de colecta científico SGPA/DGVS/11746/13 emitido por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Se recolectaron un total de 284 individuos entre las tres poblaciones, 110 para Atlapexco (60 hembras y 50 machos), 83 para San Pablo Tetlapayac (42 hembras y 41 machos), y 91 para Santa Catarina (51 hembras y 40 machos).

Las lagartijas fueron capturadas utilizando ligas de plástico y en ocasiones con la mano, considerando los periodos de mayor actividad durante el día (de 09:00-11:00 y 16:00-18:00 horas). Este horario de muestreo permitió que las lagartijas se encontraran forrajeando, y por lo tanto, que presentaran en el estómago restos de alimento para identificarlos (Leyte-Manrique, 2011; Hernández-Salinas, 2014). A los ejemplares recolectados se les tomó *in situ* (cuando fue posible) datos referentes al tipo de sustrato o microhábitat donde fueron colectados, así como la altura de la percha. De la misma forma, se tomaron datos del tipo de ambiente donde fueron encontrados; los organismos fueron transportados al Laboratorio de Ecología del Paisaje del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, donde se tomaron datos merísticos (de escutelación), morfométricos (medidas lineales), reproductores, así como el tipo de recurso alimento que consumieron para cubrir los objetivos planteados en el proyecto de tesis. Los individuos fueron procesados de acuerdo a las normas internacionales para el manejo de ejemplares en estudios científicos como la Guía para la Eutanasia en Animales (AVMA, 2013), las Directrices para el Uso de Anfibios y Reptiles en Estudios de Campo y Laboratorio (2004), y la normatividad nacional NOM-033-SAG/ZOO-2014.

Estructura de la tesis

El presente documento de tesis está compuesto por cuatro capítulos, los que corresponden a cada objetivo particular. Estos capítulos se encuentran conformados a manera de manuscritos.

El Capítulo I aborda el análisis de la variación morfológica entre sexos (dimorfismo sexual) y poblaciones de la especie, contemplando de forma distinta medidas morfométricas y merísticas (de escutelación). Para abordar este capítulo, mediante las fuentes de información, se realizaron tres manuscritos, (i) en el primero se analizó el dimorfismo sexual y la variación interpoblacional de 10 características morfométricas del cuerpo, además de 21 caracteres de escutelación en las tres poblaciones donde se realizó trabajo de campo; los resultados indican dimorfismo sexual, donde los machos presentan mayores dimensiones morfológicas que las hembras. Asimismo, se registra variación morfológica entre los machos

de las tres poblaciones analizadas, pero no entre las hembras. El segundo manuscrito (ii) analiza el dimorfismo sexual contemplando las medidas morfométricas de cuatro poblaciones, dos de altas elevaciones (Metztlán, Hidalgo, y Cerro Azul, Veracruz) y dos de bajas elevaciones (Atlapexco, Hidalgo, y Alvarado, Veracruz) en México, donde en las cuatro se registra un marcado dimorfismo sexual con los machos de mayor tamaño y dimensiones morfológicas (similar al manuscrito 1 del Capítulo), además de variaciones en la talla, soportado en parte por la elevación, y coincidente con la regla ecogeográfica de Bergmann. Finalmente, (iii) en el tercer manuscrito se analiza a un nivel regional, y en 14 poblaciones en el intervalo de distribución de la especie el dimorfismo sexual, además de la variación en atributos como en la talla, y su relación con los factores ambientales (elevación, latitud, temperatura, etc.) de los sitios donde ocurren las poblaciones. En este manuscrito se reporta un mayor tamaño para machos en las estructuras morfológicas analizadas que las hembras, además de distintos patrones en el grado de dimorfismo sexual en la talla. De la misma forma, se registra una clina positiva y significativa entre la talla de los organismos y la elevación, y talla y latitud de las poblaciones analizadas.

El Capítulo II está conformado por el artículo “Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico”, donde se analiza el ciclo reproductivo de machos y hembras en tres poblaciones del estado de Hidalgo, México. Asimismo, se analizan algunas características de historia de vida, como el tamaño de la puesta, masa y volumen del huevo, y la masa relativa de la puesta. En este artículo se muestran variaciones en los ciclos reproductores entre poblaciones, así como variaciones en las características de historia de vida analizadas, principalmente en la población de San Pablo Tetlapayac, respecto a las poblaciones de Atlapexco y Santa Catarina.

En el Capítulo III se analizan características morfológicas (talla y peso) y reproductivas (tamaño de la puesta) de hembras de 14 poblaciones de la especie en su intervalo de distribución en México. En este capítulo se presenta un manuscrito donde se muestra la variación en la talla, peso y tamaño de la puesta en 14 poblaciones de la especie, además de la relación con los factores ambientales de los sitios de estudio, como lo son la elevación, latitud, precipitación y temperatura. Se registró variación en las características morfológicas

entre poblaciones, además del tamaño de puesta; asimismo, existe una relación positiva entre la talla y el tamaño de la puesta, que entre la talla y tamaño de la puesta con los factores ambientales.

El Capítulo IV está compuesto por un manuscrito, en el que se describe y analiza el uso del recurso alimento en los sexos y poblaciones analizadas del trabajo de campo. En este manuscrito se observa que las poblaciones de la especie presentan un tipo de dieta carnívora, donde además de insectos, se registró el consumo de materia vegetal y vertebrados como lagartijas. De la misma forma, se registra para cada sexo y cada población analizada valores bajos de amplitud del nicho alimento, así como un alto valor de solapamiento.

Literatura citada

- Arévalo, E., C. A. Porter, A. González, F. Mendoza, J. L. Camarillo, y J. W. Sites Jr. 1991. Population cytogenetics of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in central México. *Herpetological Monographs*, 5: 79-115.
- AVMA (American Veterinary Medical Association). 2013. AVMA guidelines on euthanasia. AVMA, Schaumburg, IL.
- Baez, M. y R. P. Brown. 1997. Testing multivariate patterns of within-island differentiation in *Podarcis dugesii* from Madeira. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 575-587.
- Ballinger, R. E. 1973. Comparative demography of two viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*, 54: 269-283.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs*, 8: 160-180.
- Brandt, R. y C. A. Navas. 2013. Body size variation across climatic gradients and sexual size dimorphis in Tropidurinae lizards. *Journal of Zoology*, 290: 192-198.

- Castellano, S., C. Giacoma, y T. Dujsebayaeva. 2000. Morphometric and advertisement call geographic variation in polyploidy green toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70: 341-360.
- Cox, R. M. 2006. A test of the reproductive cost hypothesis for sexual size dimorphism in Yarrow's spiny lizards *Sceloporus jarovii*. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1361-1369.
- Cox, R. M., S. L. Skelly, y H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57: 1653-1669.
- Cox, R. M., M. A. Butler, y H. B. John Alder. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. *Sex, size and Gender Roles*. Oxford University Press.
- Demetrius, L. 2000. Directionality theory and the evolution of body size. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, 267: 2385-2391.
- Díaz, J.A., P. Iraeta, J. Verdú-Ricoy, I. Siliceo, y A. Salvador. 2012. Intraspecific variation of reproductive traits in a Mediterranean Lizard: clutch, population, and lineage effects. *Evolutionary Biology*, 39: 106-115.
- Dill, A. K., T. J. Sanger, A. C. Battles, y M. A. Johnson. 2013. Sexual dimorphism in habitat-specific morphology and behavior in the green anole lizard. *Journal of Zoology*, 290: 135-142.
- Du, W., T. R. Robbins, D. A. Warner, T. Langkilde, y R. Shine. 2014. Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative Zoology*, 9: 360-371.
- Feria-Ortíz, M., A. Nieto-Montes de Oca, y I. H. Salgado-Ugarte. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology*, 35: 104-112.

- Ghalambor, C. K., J. K. McKay, S. P. Carroll, D. N. Reznick. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21: 394-407.
- Hernández-Salinas, U. 2014. Comparación de dos especies de lagartijas de ambiente insular y continental: Evolución de algunas características de historias de vida. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 134 p.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique, y G. R. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica*, 66: 12-22.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, N. P. Pavón, y L. F. Rosas Pacheco. 2014. Morphometric variation in island and mainland populations of two lizard species from the Pacific Coast of Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 87: 21.
- Hierlihy, C. A., R. Carcía-Collazo, C. B. Chavez Tapia, y F. F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus* support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra*, 49: 1-6.
- Horváthová, T., C. R. Cooney, P. S. Fitze, T. A. Oksanen, D. Jelic, I. Ghira, T. Uller, y D. Jandzik. 2013. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. *Ecology and Evolution*, 3: 2424-2442.
- INEGI, 2012. Síntesis geográfica del estado de Hidalgo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes. México.
- Jiménez-Cruz, E., A. Ramírez-Bautista, J. C. Marshall, M. Lizana-Avia, y A. Nieto-Montes de Oca. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacan, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 50: 178-187.
- Kaliontzopoulou, A., V. Bandeira, y M. A. Carretero. 2013. Sexual dimorphism in locomotor performance and its relation to morphology in wall lizards (*Podarcis bocagei*). *Journal of Zoology*, 289: 294-302.

- Leaché, A. D., Banbury, B. L., Linkem, C. W., y A. Nieto-Montes de Oca. 2016. Phylogenomics of a rapid radiation: Is chromosomal evolution linked to increased diversification in North American spiny lizards (Genus *Sceloporus*)? *BMC Evolutionary Biology*, 16: 63.
- Leyte-Manrique, A. 2011. Especiación en el complejo *Sceloporus grammicus*: Evidencias morfológicas y ecológicas. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 87 p.
- Lozano, A. 2013. Estudio comparado de la reproducción y cambios histológicos de las gónadas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) durante un ciclo anual en dos ambientes contrastantes. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 95 p.
- McKinney, R. B., y K. R. Marion. 1985. Reproductive and fat body cycles in the male lizard, *Sceloporus undulatus*, from Alabama, with comparisons of geographic variation. *Journal of Herpetology*, 19: 208-217.
- Mendoza-Quijano, F., O. Flores-Villela, y J. W. Sites. 1998. Genetic variation, Species status, and phylogenetic relationships in rose-bellied lizards (*variabilis* group) of the genus *Sceloporus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Copeia*, 1998: 354-366.
- 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.
- Nussbaum, R. A. y S. H. Wu. 1995. Distribution, variation, and systematics of the Seychelles treefrog *Tachycnemis seychellensis* (Amphibia: Anura: Hyperoliidae). *Journal of Zoology*, 236: 383-406.
- Pincheira-Donoso, D., D. J. Hodgson, y T. Tregenza. 2008. The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology*, 8: 68.

- Pincheira-Donoso, D. y J. Hunt. 2015. Fecundity selection theory: concepts and evidence. *Biological Reviews*. doi: 10.1111/brv.12232
- Ramírez-Bautista, A., y L. J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of México. *Herpetologica*, 53: 423-431.
- Ramírez-Bautista, A. y V. Olvera-Becerril. 2004. Reproduction in the boulder spiny lizard *Sceloporus pyrocephalus* (Sauria: Phrynosomatidae), from a tropical dry forest of México. *Journal of Herpetology*, 38: 225-231.
- Ramírez-Bautista, A. y N. P. Pavón. 2009. Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 553-563.
- Ramírez-Bautista, A., E. Jiménez-Cruz, y J. C. Marshall. 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist*, 64: 175-183.
- Ramírez-Bautista, A., R. Garcia-Collazo, y L. J. Jr. Guillette. 2006. Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of southern Veracruz, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51: 163-171.
- Ramírez-Bautista, A., O. Ramos-Flores, B. P. Stephenson, y G. R. Smith. 2008. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus minor* of the Guadalcázar region, San Luis Potosí, Mexico. *Herpetological Journal*, 18: 121-127.
- Ramírez-Bautista, A., A. Leyte-Manrique, J. C. Marshall, y G. R. Smith. 2011. Effects of litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *Western North American Naturalist*, 71: 215-221.
- Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson, A. Lozano, H. Uribe-Rodríguez, y A. Leyte-Manrique. 2012a. Atypical reproductive cycles in a population of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Ecology and Evolution*, 2: 1903-1913.

- Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson, X. Hernández-Ibarra, U. Hernández-Salinas, R. Cruz-Elizalde, A. Lozano, y G. R. Smith. 2012b. Reproductive strategy of male and female eastern spiny lizards *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from a region of the Chihuahuan Desert, México. *Acta Herpetologica*, 7: 239-252.
- Ramírez-Bautista A., B. P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde, y U. Hernández-Salinas. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zoologica*, 95: 397-408.
- Ramírez-Bautista, A., R. Luria-Manzano, R. Cruz-Elizalde, N. P. Pavón, y L. D. Wilson. 2015. Variation in reproduction and sexual dimorphism in the long-tailed Spiny Lizard *Sceloporus siniferus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Southern Pacific Coast of Mexico. *Salamandra*, 51: 73-82.
- Ramírez-Bautista, A., A. Lozano, U. Hernández-Salinas, y R. Cruz-Elizalde. 2016. Female reproductive characteristics among populations of the oviparous lizard *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Central Mexico. *Herpetologica*, 72: 196-201.
- Rodríguez-Romero, F. de J., F. R. Méndez-de La Cruz, R. García-Collazo, y M. Villagrán-Santa Cruz. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoologica Mexicana*, 85: 181-188.
- Rodríguez-Romero, F., G. R. Smith, O. Cuellar, y F. R. Méndez de la Cruz. 2004. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal of Herpetology*, 38: 438-443.
- Roitberg, E. S., G. V. Eplanova, T. I. Kotenko, F. Amat, M. A. Carretero, V. N. Kuranova, N. A. Bulakhova, O. I. Zinenko, y V. A. Yakovlev. 2015. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 613-629.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa Wiley, Mexico City, México.

- Schäuble, C. S. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82: 39-56.
- Schneider, C. J., T. B. Smith, B. Larison, y C. Moritz. 1999. A test of alternative models of diversification in tropical rainforest: Ecological gradient vs rainforest refugia. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 96: 13869-13873.
- Shine, R. 1987. Ecological comparasions of island and mainland populations of Australian tiger snakes (Notechis: Elapidae) *Herpetologica*, 43: 233-240.
- Smith, H. M., G. Pérez-Higareda, y D. Chiszar. 1993. A review of the members of the *Sceloporus variabilis* lizard complex. *Bulletin of Maryland Herpetological Society*, 29: 85-125.
- Smith, G. R., R. E. Ballinger, y J. W. Nietfeldt. 1994. Elevation of growth rates in neonate *Sceloporus jarrovi*: an experimental elevation. *Functional Ecology*, 8: 215-218.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, NY.
- Storz, J. F., J. Balasingh, H. R. Bhat, P. T. Nathan, D. P. S. Doss, A. A. Prakash, y T. H. Kunz. 2001. Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 17-31.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur, y S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24: 55-74.
- Tinkle, D. W. 1972. The dynamics of a Utah population of *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 28: 351-359.
- Tinkle, D. W. y R. E. Ballinger. 1972. *Sceloporus undulatus*: A study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology*, 53: 570-584.
- Van Der Have, T. M. y G. De Jong. 1996. Adult size in ectotherms: Temperature effects on growth and differentiation. *Journal of Theoretical Biology*, 183: 329-340.

- Vitt, L. J. y J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *The American Naturalist*, 112: 595-608.
- West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Wiens, J.J., C. A. Kuczynski, A. Arif, y T. W. Reeder. 2010. Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards based on nuclear and mitochondrial data, and a revised phylogeny for *Sceloporus*. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 54: 150-161.
- Wikelski, M. y F. Trillmich. 1997. Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection. An island comparison. *Evolution*, 51: 922-936.
- Wilson, R. 2001. Geographic variation in thermal sensitivity of jumping performance in the frog *Lymnodynastes peronei*. *Journal of Experimental Biology*, 204: 4227-4236.
- Wilson, L. D. y J. D. Johnson. 2010. Distributional patterns of the Herpetofauna of Mesoamerica, a biodiversity hotspot. Pp. 30-235, In: *Conservation of the Mesoamerican Amphibians and Reptiles* (eds.). Wilson, L. D., J. H. Townsend, y J. D. Johnson. Eagle Mountain Publ. L.C. Eagle Mountain, Utah.

Anexo 1. Localidades contenidas en la base de datos. Se muestra la elevación, coordenadas geográficas, y variables ambientales de cada población (Bio1 = temperatura promedio anual [°C], Bio2 = oscilación de la temperatura, Bio3 = isothermalidad, Bio4 = estacionalidad de la temperatura, Bio5 = temperatura máxima promedio del periodo más cálido, Bio6 = temperatura mínima promedio del periodo más frío, Bio7 = oscilación anual de la temperatura, Bio8 = temperatura promedio del trimestre más lluvioso, Bio9 = temperatura promedio del trimestre más seco, Bio10 = temperatura promedio del trimestre más cálido, Bio11 = temperatura promedio del trimestre más frío, Bio12 = precipitación anual, Bio13 = precipitación del periodo más lluvioso, Bio14 = precipitación del periodo más seco, Bio15 = estacionalidad de la precipitación, Bio16 = precipitación del trimestre más lluvioso, Bio17 = precipitación del trimestre más seco, Bio18 = precipitación del trimestre más cálido, Bio19 = precipitación del trimestre más frío).

Población	Elevación (m)	Longitud	Latitud	Variables climáticas																		
				Bio1	Bio2	Bio 3	Bio4	Bio 5	Bio6	Bio7	Bio8	Bio9	Bio10	Bio11	Bio12	Bio13	Bio14	Bio15	Bio16	Bio17	Bio18	Bio19
Sánchez Maga, Tabasco	5	-93.86306	18.2925	25.8	95	61	2066	336	182	154	270	266	279	227	2090	406	44	63	992	163	422	386
Ciudad Madero, Tamaulipas	10	-97.83139	22.27639	23.9	83	48	3323	315	143	172	266	218	274	192	1152	293	13	87	616	48	478	87
Alvarado, Veracruz	60	-95.76056	18.77028	26.5	84	58	2004	336	192	144	281	256	284	236	1723	345	24	80	878	85	597	145
Los Tuxtlas, Veracruz	115	-95.09556	18.64278	25.6	88	60	1884	329	184	145	271	262	275	228	3201	559	48	66	1468	193	878	484
Palenque, Chiapas	187	-91.98222	17.50917	26.6	110	60	1969	357	176	181	273	264	287	238	2394	444	72	55	1068	237	635	454
Tuxtepec, Oaxaca	254	-96.12389	18.08611	25.2	98	56	2393	342	168	174	268	246	278	218	2348	516	36	91	1341	115	529	134
Santiago Jalahui, Oaxaca	293	-95.77083	17.45417	24.3	115	62	2068	338	154	184	254	240	267	213	2838	608	51	82	1547	166	626	223
Huejutla, Hidalgo	369	-98.42	21.14028	24.5	125	56	3345	347	127	220	274	209	278	197	1573	322	46	67	739	153	616	167
Valle Nacional, Oaxaca	800	-96.3	17.77639	24.8	105	58	2379	341	160	181	262	244	275	215	3991	794	71	78	2069	238	878	309
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas	847	-93.11667	16.75278	23.8	137	69	1607	338	142	196	248	218	257	216	891	200	1	105	534	4	287	14
Cerro Azul, Veracruz	1000	-97.73889	21.19028	24.1	94	50	3349	326	140	186	272	203	276	193	1349	269	37	64	631	121	552	146
Xalapa, Veracruz	1340	-96.9275	19.54	17.9	97	59	2038	258	96	162	193	158	201	149	1639	305	51	68	754	159	454	160
Hueytemalco, Puebla	1373	-97.28694	19.93694	20	103	55	2698	290	106	184	222	191	228	162	3367	608	106	60	1566	342	1073	396
Metztitlán, Hidalgo	1480	-98.76306	20.59611	18.3	154	64	2564	296	57	239	201	147	210	147	432	104	4	82	210	19	145	19

Capítulo I

1) “Variación morfométrica y de escutelación entre poblaciones de la lagartija *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae)”

2) “Sexual-size dimorphism among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from high and low elevations of Mexico”

3) “Geographic variation in sexual dimorphism and body size among populations of the widely distributed lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico”

Variación morfométrica y de escutelación entre poblaciones de la lagartija *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae)

Raciel Cruz-Elizalde¹, Aurelio Ramírez-Bautista^{1,*}, Luis F. Rosas Pacheco², y Felipe de J. Rodríguez-Romero³

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

²Laboratorio de Conservación Biológica, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Km 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo, 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México

³Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario 100 Ote., Col. Centro C.P. 50000, Toluca, Estado de México, México

*Autor correspondiente: ramibautistaa@gmail.com

Resumen. El grupo de lagartijas exhibe una notable variación en el grado de dimorfismo sexual, expresado en las tallas y patrones de coloración, así como en otras características, como es el número y forma de escamas del cuerpo entre sexos, poblaciones y especies. En el presente estudio se analizó el dimorfismo sexual y variación en las características de escutelación en tres poblaciones (Atlaxco, San Pablo Tetlapayac, y Santa Catarina) de la especie *Sceloporus variabilis* que habita en diferentes ambientes del Estado de Hidalgo, México. Se registró dimorfismo sexual, donde los machos presentaron el mayor tamaño en 10 variables morfométricas analizadas, así como variación morfométrica entre poblaciones,

donde los organismos de San Pablo Tetlapayac presentaron menores dimensiones morfométricas que los de Atlapexco y Santa Catarina. Se registró variación en las dimensiones morfológicas entre machos de las poblaciones analizadas, pero no entre hembras. Al igual que en las características morfométricas, las características de escutelación variaron entre sexos y poblaciones, donde en San Pablo Tetlapayac se registra el mayor número de escamas promedio de las 23 características analizadas. La variación morfométrica y de escutelación observada entre sexos y poblaciones, puede estar relacionada con factores ecológicos como el uso del recurso microhábitat, sitios de percha, defensa del territorio, o tipo de dieta como se ha observado en otras especies y grupos de lagartijas. Un mayor número de estudios que evalúen la correlación entre las variables morfológicas de los individuos de las poblaciones, respecto al ambiente donde ocurren son necesarios para evaluar el potencial adaptativo de estas variables en las poblaciones analizadas, y en particular en las especies de amplia distribución.

Palabras clave. Variación geográfica, poblaciones, escutelación, dimorfismo sexual.

Introducción

La variación geográfica en la morfología, particularmente el tamaño del cuerpo es común entre especies y entre poblaciones de una sola especie (Avice, 2000). Algunos procesos evolutivos, así como la competencia por los recursos han promovido variaciones en el tamaño del cuerpo, dimensiones de la cabeza, y otras estructuras morfológicas en los sexos de diversas especies de lagartijas (Stamps *et al.*, 1997; Cox *et al.*, 2007). Las variaciones en los factores ambientales de cada región son los principales promotores de los cambios en la conducta, morfología, y ecología de las diferentes poblaciones de una especie, conocido como plasticidad fenotípica o normas de reacción (Stearns, 1992; Stephenson y Ramírez-Bautista, 2012).

El grupo de las lagartijas muestra una pronunciada variación en el grado de dimorfismo sexual, donde se ha reportado que en algunas familias, las mayores dimensiones morfológicas corresponden a los machos (i. e., Tropicuridae, Teiidae; Brandt y Navas, 2011), a las hembras (i. e. Pygopodidae, Diplodactylidae; Cox *et al.*, 2009) o no se

presenta dimorfismo sexual (i. e. Anguidae, Gekkonidae, Scincidae; Cox *et al.*, 2009). En este sentido, se han propuesto dos hipótesis principales para explicar el dimorfismo sexual en reptiles, donde se menciona que (i) el dimorfismo sexual es dado por selección sexual; por lo que, éste se sesga hacia los machos, con lo cual les confiere ventajas en la competencia macho-macho para defensa del territorio y un mayor acceso a las hembras para reproducirse (Endler y Houde, 1995), y (ii) sesgado hacia las hembras, que se explica por fecundidad, donde se favorece a las hembras más grandes, ya que el tamaño de puesta/camada tiende a incrementar (Braña, 1996). Una tercer hipótesis (la hipótesis ecológica) se ha propuesto para explicar el dimorfismo sexual, en la que se menciona que el dimorfismo sexual es dado por divergencia del nicho, donde cada género puede ocupar en diferente grado los recursos como el alimento, microhábitats, territorio, entre otros, lo que promueve diferencias en las estructuras morfológicas entre los machos y las hembras (Schoener, 1967; Hierlihy *et al.*, 2013).

De acuerdo a la hipótesis ecológica, diversos procesos ecológicos o factores ambientales pueden estar dando forma al diseño corporal de las especies (Losos, 2009; Oufiero *et al.*, 2011), y por lo tanto, el grado de dimorfismo sexual en las poblaciones (Hernández-Salinas *et al.*, 2014). Por ejemplo, se ha registrado que las dimensiones de la cabeza están directamente relacionadas con el uso de microhábitats (Arnold, 1998) o con la alimentación (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008; Ngo *et al.*, 2015). Debido a lo anterior, se podría esperar diferencias en la morfología entre individuos que ocupan diferentes ambientes (Butler *et al.*, 2007; Stuart-Fox y Moussalli, 2007; Kaliontzopoulou *et al.*, 2010).

Las características corporales tales como el tamaño del cuerpo, dimensión de las extremidades, o dimensiones de la cabeza pueden estar variando entre sexos de una o diversas poblaciones (Hernández-Salinas *et al.*, 2014). Asimismo, características morfológicas como el número de escamas pueden exhibir una variación sustancial (Wegener *et al.*, 2014) en función del tipo de ambiente donde ocurren las especies (árido vs templado), sustrato que utilizan (Singhal *et al.*, 2007; Muñoz *et al.*, 2015), o tipo de microhábitats (Vitt *et al.*, 1997). La función de las escamas en el grupo de lagartijas, les confiere diversas ventajas adaptativas, tales como la adaptación a diferentes intervalos de

temperatura, principalmente para evitar la desecación y una mayor eficiencia fisiológica en relación al clima donde ocurren las poblaciones (Oufiero *et al.*, 2011).

Al igual que los géneros *Anolis* o *Liolaemus*, el género *Sceloporus* presenta una alta diversidad de especies (Leaché *et al.*, 2016), y por lo tanto, una amplia gama de tipos de microhábitats, sustratos, o ambientes a ocupar (Smith, 1946). A pesar de que en diversas especies del género se han realizado estudios sobre ecomorfología (Galindo-Gil *et al.*, 2015), y estudios de la variación en características como la escutelación entre poblaciones y/o especies (Sites y Dixon, 1982), éstos resultan aún escasos.

Los estudios donde se integra el dimorfismo sexual, la escutelación, y por lo tanto, la variación geográfica entre estos aspectos son escasos (Losos, 1990; Thorpe y Baez, 1993). En este sentido, el presente estudio tiene como objetivo principal analizar el dimorfismo sexual entre poblaciones de la especie de lagartija de amplia distribución *Sceloporus variabilis*, además de evaluar la variación morfológica en las características de escutelación entre sexos y poblaciones. Este tipo de estudios resultan necesarios para determinar el papel que tiene la variación morfológica (medidas morfométricas y de escutelación) en las diversas poblaciones de una misma especie, y por lo tanto, en estudios sobre evolución adaptativa, como los realizados en especies y poblaciones del género *Anolis* (Losos, 2009).

Material y métodos

Área de estudio

En este estudio se consideraron tres poblaciones de la especie *S. variabilis* localizadas en el Estado de Hidalgo, México. Las poblaciones corresponden a las localidades de Atlapexco, en el municipio de Atlapexco, San Pablo Tetlapayac en Metztitlán, y Santa Catarina en Acaxochitlán (Cuadro 1; Fig. 1). Las poblaciones que se eligieron para el estudio presentan diferencias en diversos factores ambientales como la temperatura, tipo de vegetación, altitud, precipitación, entre otras (Cuadro 1).

Un total de 277 individuos de ambos sexos fueron colectados del mes de septiembre

de 2013 a agosto de 2014, con el permiso de colecta científica SGPA/DGVS/11746/13, emitido por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Para el análisis del dimorfismo sexual y escutelación, se utilizaron organismos adultos, donde los machos adultos se definieron por la presencia de testículos agrandados y esperma en el epidídimo, y las hembras adultas por la presencia de folículos vitelogénicos en el ovario o huevos en el oviducto (Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016). Por población se obtuvieron para Atlapexco 110 individuos (55 hembras y 55 machos), 79 para San Pablo Tetlapayac (37 hembras y 42 machos), y 88 para Santa Catarina (48 hembras y 40 machos). Los ejemplares fueron humanamente sacrificados con inyecciones de pentobarbital sódico (este estudio fue conducido de acuerdo a la ética y regulación para estudios en animales de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, y la guía para la eutanasia de la AVMA, 2013). Los especímenes fueron fijados en formol al 10%, y preservados en alcohol al 70%; éstos se encuentran depositados en el Laboratorio de Ecología de Poblaciones del Centro de Investigaciones Biológicas, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Análisis morfológicos

Características morfométricas: Las medidas morfométricas utilizadas para evaluar el dimorfismo sexual en cada población y entre poblaciones consistieron en la longitud hocico-cloaca (LHC; ± 0.1 mm), longitud de la tibia (LT; ± 0.1 mm), longitud del fémur (LF; ± 0.1 mm), longitud del antebrazo (LA; ± 0.1 mm), distancia interaxial (DIA; ± 0.1 mm), longitud de la cabeza (LC; ± 0.1 mm), ancho de la cabeza (AC; ± 0.1 mm), alto de la cabeza (AIC; ± 0.1 mm), longitud de la mandíbula (LM; ± 0.1 mm), y ancho de la mandíbula (AM; ± 0.1 mm; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014).

Características de escutelación: Para la escutelación se utilizaron 23 caracteres merísticos (Apéndice 1), los que fueron tomados del trabajo de Sites y Dixon (1982), donde se analiza la variación de escutelación en diversas poblaciones de especies del grupo *Sceloporus variabilis*.

Análisis estadísticos

Para evaluar el dimorfismo sexual, y la variación de la escutelación entre sexos y poblaciones, se utilizaron análisis multivariados de varianza (MANOVAs; Zar, 1999). Así mismo, se realizaron análisis de funciones discriminantes generalizados (AFDG) para probar diferencias entre sexos y poblaciones. Las características morfométricas que resultaron significativas mediante el AFDG, fueron posteriormente analizadas mediante pruebas univariadas (*t*-student o *U*-Mann-Whitney). Se utilizaron también pruebas de *post-hoc* de Tukey para identificar a los grupos (sexos y/o poblaciones) que variaron respecto a las demás. Los análisis estadísticos fueron desarrollados en el programa Statistica version 7.0, y las medidas fueron representadas como ± 1 EE (Zar, 1999).

Resultados

Dimorfismo sexual

Los resultados muestran un evidente dimorfismo sexual, donde los machos fueron significativamente más grandes que las hembras en todas las características morfométricas (Cuadro 2). Al analizar las medidas morfométricas de las hembras y machos entre poblaciones, las hembras no presentaron diferencia en ninguna de las variables morfométricas (Cuadro 3). En contraste, los machos variaron en todas las características, excepto en LT y LF (Cuadro 3). Las pruebas de post-hoc de Tukey muestran que la LA, DIA, AC y AM difieren sólo entre los machos de San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina ($P < 0.05$ en todos los casos; Cuadro 3). La LM y LHC variaron entre los machos de Atlapexco y Santa Catarina ($P = 0.017$ y $P = 0.020$, respectivamente), y San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina ($P = 0.004$ y $P < 0.001$, respectivamente), y finalmente la LC y AIC entre los machos de las tres poblaciones ($P < 0.05$ en todos los casos). En las diferencias encontradas entre los machos de las poblaciones, en general los machos de Santa Catarina presentaron las mayores dimensiones (Cuadro 3).

El análisis de funciones discriminantes generalizado mostró que para todos los casos, sólo en el sexo se observó una mejor asignación (una función con un eigenvalue de

2.04), particularmente con las variables LT (Wilks Lambda = 0.850, $F_{1,262} = 45.89$, $P < 0.001$), LF (Wilks Lambda = 0.956, $F_{1,262} = 12.04$, $P < 0.001$), y DIA (Wilks Lambda = 0.939, $F_{1,262} = 16.79$, $P < 0.001$).

Escutelación

El AFDG mostró que para todos los casos (Cuadro 4), entre poblaciones se presentaron notables diferencias (dos funciones con eigenvalores de 2.46 y 0.55, respectivamente) en las características de escutelación analizadas (Wilks Lambda = 0.964, $F_{2,247} = 4.48$, $P = 0.0122$). Estas diferencias se muestran en las variables DOR (Wilks Lambda = 0.779, $F_{2,247} = 34.85$, $P < 0.001$), SAB (Wilks Lambda = 0.824, $F_{2,247} = 26.36$, $P < 0.001$), FemPorIzq (Wilks Lambda = 0.968, $F_{2,247} = 3.96$, $P = 0.201$), InFILBIzq (Wilks Lambda = 0.973, $F_{2,247} = 3.35$, $P = 0.036$), TFLDer (Wilks Lambda = 0.958, $F_{2,247} = 5.28$, $P = 0.005$), y TLHDer (Wilks Lambda = 0.963, $F_{2,247} = 4.67$, $P = 0.102$). Entre los sexos de las tres poblaciones, sólo las características SAB (Wilks Lambda = 0.950, $F_{1,248} = 12.91$, $P < 0.001$) y FemPorDer (Wilks Lambda = 0.916, $F_{1,248} = 22.71$, $P < 0.001$) presentaron diferencias estadísticamente significativas.

Al correlacionar la talla (LHC) de los ejemplares, con las variables de escutelación DOR, SAB y VEN, sólo se registró correlación positiva y significativa entre la LHC y VEN en las hembras de San Pablo Tetlapayac ($r = 0.38$, $P = 0.02$) y Santa Catarina ($r = 0.31$, $P = 0.02$); el resto de las correlaciones no resultaron estadísticamente significativas ($P > 0.05$ en todos los casos).

Discusión

El dimorfismo sexual segado a los machos es un patrón registrado mayormente en las familias Iguanidae, Tropiduridae y Phrynosomatidae (Fitch, 1978; Cox *et al.*, 2007). El patrón registrado en las tres poblaciones analizadas de *S. variabilis* es consistente con estudios previos donde se analizan otras especies del género *Sceloporus* (*S. ochoterena*, Smith *et al.*, 2003; *S. grammicus*, Hernández-Salinas *et al.*, 2010; *S. minor*, Ramírez-Bautista *et al.*, 2014; *S. siniferus*, Hierlihy *et al.*, 2013), donde se muestra un marcado

dimorfismo sexual con los machos mostrando mayores dimensiones en todas las características morfológicas analizadas por población.

Los machos fueron significativamente más grandes que las hembras en todas las características morfológicas, lo que coincide con la hipótesis de selección sexual (Cox *et al.*, 2003). Estos resultados pueden deberse por una parte a la defensa del territorio y/o al uso de los recursos en las poblaciones de *S. variabilis* estudiadas, ya que se ha registrado que una mayor longitud de la cabeza en machos les confiere ventajas en los combates con otros machos (Stamps, 1983; Carothers, 1984; Hierlihy *et al.*, 2013), y la utilización de tipos de presas más grandes en ambos sexos (Vitt y Pianka, 2007). Asimismo, una mayor dimensión en estructuras como la tibia, fémur o antebrazo, les confiere ventajas para el escape de sus depredadores (Sih, 1987; Lima, 1998), y por lo tanto, una mayor supervivencia (Martín y López, 1995).

En las tres poblaciones, las hembras fueron notablemente más pequeñas que los machos; sin embargo, al comparar las variables morfométricas de hembras y machos entre poblaciones, se observa que las hembras no difirieron en ninguna variable (Cuadro 3). Esto podría ser explicado a que las presiones del ambiente en las que ocurren, así como la depredación, el tipo de microhábitats a utilizar, o el tipo y dimensiones de alimento que consumen resultan ser homogéneas, tal como se ha observado en otros estudios (Mata-Silva *et al.*, 2010); sin embargo, el mantener una talla similar en distintas poblaciones, puede indicar a su vez que aspectos reproductivos, como el tamaño de la puesta, el volumen del huevo, y por lo tanto, de la cría estarían optimizados (Michaud y Echternacht, 1995; Stearns, 2000).

La similitud en las tallas entre hembras de diferentes poblaciones, es un patrón que se ha registrado para algunas especies del género *Anolis* (Andrews, 1979; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997), *Sceloporus* (Ramírez-Batista *et al.*, 2014), o *Aspidoscelis* (Mata-Silva *et al.*, 2010), pero diferente a estudios previos entre poblaciones de lagartijas ovíparas como *S. undulatus* (Du *et al.*, 2014) y *Anolis nebulosus* (Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2015), donde se menciona que en diferentes ambientes, las tallas de los organismos tenderán a diferenciar (Angilletta *et al.*, 2004) debido a las presiones de depredación, estacionalidad y disponibilidad del recurso alimento (Angilletta *et al.*, 2004), lo que

promueve diferentes rangos de maduración sexual, diferentes tamaños de puesta/camada, y de huevos/crías al nacer (Jin y Liu, 2007; Du *et al.*, 2014).

En el caso de los machos entre poblaciones, éstos difirieron en todas las características morfométricas, excepto en la LT y LF (Cuadro 3). Las diferencias encontradas en el resto de las estructuras analizadas, podrían estar relacionadas con diversas presiones en los ambientes donde ocurren, tales como la conducta, depredación, y competencia entre machos por el territorio (Sinervo y Lively, 1996; Olsson *et al.*, 2002). Por ejemplo, durante la estación reproductiva, los machos más grandes ocupan sitios como rocas o troncos que les permiten realizar despliegues y cortejos a las hembras (Ramírez-Bautista *et al.*, 2014), excluyendo en una primera instancia a los machos más pequeños (Sinervo y Lively, 1996). En este sentido, además del tamaño del cuerpo y las dimensiones de la cabeza, los patrones de coloración en los machos de las tres poblaciones deben de ser analizados, ya que además de la morfología, se ha observado que los patrones de color del cuerpo (dorsal y ventral) juegan un papel muy importante en los despliegues de los machos para defensa de territorio o bien para atraer a su pareja (p. ej., *S. torquatus*, Feria-Ortíz *et al.*, 2001; *S. jarrovii*, Ramírez-Bautista *et al.*, 2002; *S. minor*, Stephenson y Ramírez-Bautista, 2012; *S. grammicus*, Lozano, 2013).

En relación a la variación en la escutelación (Cuadro 4), se encontró que la población de San Pablo Tetlapayac, en general, varía en el número de escamas, principalmente en las escamas dorsales, escamas alrededor del cuerpo y en las ventrales, siendo éstas más numerosas y de menor tamaño que el resto de las poblaciones (Cuadro 4). El patrón de variación en la escutelación se ha registrado previamente entre diversas especies del género *Anolis* (Wegener *et al.*, 2014), *Liolaemus* (Hellmich, 1951) o *Sceloporus* (Soulé y Kerfoot, 1972; Jackson, 1973). Por ejemplo, autores como Oufiero *et al.* (2011) muestran que el efecto del ambiente, principalmente de la temperatura y nivel de aridez están relacionados con el número de escamas entre poblaciones y especies del género *Sceloporus*. Estos autores registran que las especies y poblaciones que ocurren en ambientes más cálidos y secos, tenderán a presentar un menor número de escamas, y de mayor tamaño que las especies que ocurren en ambientes templados o húmedos, donde las escamas tenderán a ser de menor tamaño y numerosas (Oufiero *et al.*, 2011).

El resultado anterior se registra también con especies del género *Anolis*, ya que Losos (2009) menciona que si la pérdida de agua ocurre a través de las escamas en lagartijas, éstas tenderán a ser de menor tamaño, reduciendo el área de evaporación, principalmente en ambientes áridos. Este patrón puede estar ocurriendo en las poblaciones de *S. variabilis* analizadas, ya que a pesar de que no se evaluaron factores ambientales, como la precipitación o temperatura, el índice de aridez fue mayor en San Pablo Tetlapayac ($Q = 108.30$) que en Santa Catarina ($Q = 233.55$) y Atlapexco ($Q = 254.76$, ver Oufiero *et al.* 2011 para una mejor explicación del índice); sin embargo, para probar esta relación, se deben de realizar estudios donde se evalúe la termorregulación entre sexos y entre poblaciones de la especie.

Al igual que los niveles de aridez en cada ambiente, así como las distintas temperaturas ambientales, el número y tamaño de las escamas están relacionados con otros factores como lo reportan Wegener *et al.* (2014), ya que muestran notables diferencias en el número de escamas entre especies del género *Anolis*, atribuyendo estas diferencias a los diferentes ecomorfos, y alturas y diámetro de perchas, las cuales incrementan conforme el número de lamelas en los dígitos lo hace. Sin embargo, entre poblaciones de una misma especie, esto resulta aún desconocido, ya que no se cuenta con estudios donde se evalúe la función del número y forma de las escamas en relación al ambiente donde ocurren las poblaciones (Calsbeek *et al.*, 2006), y aún más en el género *Sceloporus* (pero ver Smith, 1946; Soulé y Kerfoot, 1972; Jackson, 1973).

Nuestros resultados sugieren que los factores ecológicos, como la competencia por los recursos entre los machos, pueden estar promoviendo el dimorfismo sexual en cada población, explicado por la defensa del espacio y acceso a las hembras (Hierlihy *et al.*, 2013). Asimismo, la eficiencia en la termorregulación y control en la pérdida de agua en los individuos de cada población, pueden estar moldeando tanto las tallas como el número de escamas encontrado en cada una de éstas (Calsbeek *et al.*, 2006; Oufiero *et al.*, 2011), lo que pone de manifiesto la necesidad de realizar un mayor número de estudios donde se analice la relación entre los tamaños corporales, la eficiencia en la termorregulación, y la función del número y forma de las escamas entre poblaciones.

Agradecimientos

Agradecemos a Itzel Magno Benítez, Jorge Becerra López y Aaron García Rosales por su ayuda en el trabajo de campo. Este estudio forma parte del proyecto doctoral de RCE, en el programa de Diversidad y conservación, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. Se agradece el apoyo otorgado a RCE mediante la beca con el número 360243, otorgada por CONACyT. El trabajo de campo fue financiado por los proyectos CONABIO JM001 y Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a. El permiso de colecta científica No. SGPA/DGVS/11746/13 fue otorgado por SEMARNAT.

Literatura Citada

- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: A comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Angilletta, Jr. M. J., P. H. Niewiarowski, A. E. Dunham, A. D. Leaché, y W. P. Porter. 2004. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with Sceloporine lizards. *The American Naturalist* 164: 168-183.
- Arnold, E. N. 1998. Cranial kinesis in lizards: variations, uses and origins. *Evolutionary Biology* 30: 323-357.
- AVMA (American Veterinary Medical Association). 2013. AVMA guidelines on euthanasia. AVMA, Schaumburg, IL.
- Awise, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Brandt, R. y C. A. Navas. 2011. Life-history evolution on tropidurinae lizards: influence of lineage, body size and climate. *PLoS ONE* 6: e20040.
- Braña, F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos*, 75: 511-523.
- Butler, M. A., S. A. Sawyer, y J. B. Losos. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature* 447: 202-205.

- Calsbeek, R., J. Knouft, y T. Smith. 2006. Variation in scale numbers is consistent with ecologically based natural selection acting within and between lizard species. *Evolutionary Ecology* 20: 377-394.
- Carothers, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist* 124: 244-254.
- Cox, R. M., D. S. Stenquist, y R. Calsbeek. 2009. Testosterone, growth, and the evolution of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1586-1598.
- Cox, R. M., M. A. Butler, y H. B. John-Alder. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. Chapter 4. In: *Sex, Size & Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Fairbairn, D. J., W.U. Blanckenhorn, y T. Szekely. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Cruz-Elizalde, R. y A. Ramírez-Bautista. 2016. Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution* 6: 1753-1768.
- Du, W. G., T. R. Robbins, D. A. Warner, T. Langkilde, y R. Shine. 2014. Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative Zoology* 9: 360-371.
- Endler, J. A. y A. E. Houde. 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 49: 456-468.
- Feria-Ortiz, M., A. Nieto-Montes de Oca, y I. H. Salgado-Ugarte. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35: 104-112.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin* 561: 441-461.
- Galindo-Gil, S., F. J. Rodríguez-Romero, A. S. Velázquez-Rodríguez, y R. Moreno-Barajas. 2015. Correlaciones morfológicas entre la forma de la cabeza, dieta y uso de hábitat de algunos *Sceloporus* de México: un análisis cuantitativo. *International Journal of Morphology* 33: 295-300.
- Hellmich, W. 1951. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Evolution* 5: 359-369.

- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, N. P. Pavón, y L. F. Rosas Pacheco. 2014. Morphometric variation in island and mainland populations of two lizard species from the Pacific Coast of Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 87:21
- Hernández-Salinas, U. y A. Ramírez-Bautista. 2015. Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico. *Acta Zoologica* 96: 428-435.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique, y G. R. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica* 66: 12-22.
- Hierlihy, C. A., R. Carcía-Collazo, C. B. Chavez Tapia, y F. F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus* support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra* 49: 1-6.
- Jackson, J. F. 1973. Distribution and population phenetics of the Florida scrub lizard, *Sceloporus woodi*. *Copeia* 1973: 746-761.
- Jin, Y. T. y N. F. Liu. 2007. Altitudinal variation in reproductive strategy of the toad-headed lizard, *Phrynocephalus vlangalii* in North Tibet Plateu (Qinghai). *Amphibia-Reptilia* 28: 509-515.
- Kaliontzopoulou, A., M. A. Carretero, y G. A. Llorente. 2008. Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 111-124
- Kaliontzopoulou, A., M. A. Carretero, y G. A. Llorente. 2010. Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1234-1244.
- Leaché, A. D., B. L. Banbury, C. W. Linkem, y A. Nieto-Montes de Oca. 2016. Phylogenomics of a rapid radiation: Is chromosomal evolution linked to increased diversification in North American spiny lizards (Genus *Sceloporus*)? *BMC Evolutionary Biology* 16: 63.
- Lima, S. L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances*

- in the Study of Behavior 27: 215-290.
- Losos, J. B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. Ecological Monographs 60: 369-388.
- Losos, J. B. 2009. Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. University of California Press, Berkeley, CA.
- Lozano, A. 2013. Estudio comparado de la reproducción y cambios histológicos de las gónadas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) durante un ciclo anual en dos ambientes contrastantes. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Martín, J. y P. López. 1995. Escape behaviour of juvenile *Psammmodromus algirus* lizards: constraint of or compensation for limitations in body size? Behaviour 132: 181-192.
- Mata-Silva, V., A. Ramírez-Bautista, y J. D. Jhonson. 2010. Reproductive characteristics of two syntopic whiptail lizards, *Aspidoscelis marmorata* and *Aspidoscelis tessellata*, from the Northern Chihuahuan Desert. The Southwestern Naturalist 55: 125-129.
- 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.
- Muñoz, M. M., K. E. Crandell, S. C. Campbell-Staton, K. Fenstermacher, H. K. Frank, P. Van Middlesworth, M. Sasa, J. B. Losos, y A. Herrel. 2015. Multiple paths to aquatic specialisation in four species of Central American *Anolis* lizards. Journal of Natural History 49: 1717-1730.
- Ngo, C. D., B. V. Ngo, T. T. Hoang, T. T. T. Nguyen, y H. P. Dang. 2015. Feeding ecology of the common sun skink, *Eutropis multifasciata* (Reptilia: Squamata: Scincidae), in the plains of central Vietnam. Journal of Natural History 49: 2417-2436.
- Olsson, M., R. Shine, E. Wapstra, B. Ujvari, y T. Madsen. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: The role of sexual selection and fecundity selection. Evolution 56: 1538-1542.
- Oufiero, C. E., G. E. A. Gartner, S. C. Adolph, y T. J. Garland. 2011. Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. Evolution 65: 3590-3607.

- Ramírez-Bautista, A. y L. J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of México. *Herpetologica*, 53: 423-431.
- Ramírez-Bautista, A., O. Ramos-Flores, y J. W. Sites, Jr. 2002. Reproductive cycle of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from north-central Mexico. *Journal of Herpetology* 36: 225-233.
- Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde, y U. Hernández-Salinas. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zoologica (Stockholm)* 95: 397-408.
- Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual size dimorphism in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155: 474-477.
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. Kerfoot, W. C. y A. Sih. Pp: 203-224. Univ Press of New England, Hanover.
- Singhal, S., M. A. Johnson, y J. T. Ladner. 2007. The behavioral ecology of sleep: natural sleeping site choice in three *Anolis* lizard species. *Behaviour* 144: 1033-1052.
- Sinervo, B. y C. M. Lively. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male reproductive strategies. *Nature* 380: 240-243.
- Sites, J. W. y J. R. Dixon. 1982. Geographic variation in *Sceloporus variabilis* and its relationship to *S. teapensis* (Sauria:Iguanidae). *Copeia* 1982: 14-27.
- Soulé, M. y W. Kerfoot. 1972. On the climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Zoology* 21:97-105.
- Smith, G. R., J. A. Lemos-Espinal, y R. E. Ballinger. 2003. Body size, sexual dimorphism, and clutch size in two populations of the lizard, *Sceloporus ochoteranae*. *Southwestern Naturalist* 48: 123-126.
- Smith, H. M. 1946. *Handbook of lizards*. Comstock, Ithaca.
- Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Huey, R. B. y E. R. Pianka, E. R. (eds). Pp. 149-160. Harvard University, Cambridge, MA.
- Stamps, J. A., J. B. Losos, y R. M. Andrews. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. *American Naturalist* 149: 64-90.

- Stuart-Fox, D. y A. Moussalli. 2007. Sex-specific ecomorphological variation and the evolution of sexual dimorphism in dwarf chameleons (*Bradypodion* spp.). *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1073-1081.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476-486.
- Stephenson, B. y A. Ramírez-Bautista. 2012. Did sexually dimorphic dorsal coloration evolve by a pre-existing bias in males in the lizard *Sceloporus minor*? *Evolutionary Ecology* 26: 1277-1291.
- Thorpe, R. S. y M. Baez. 1993. Geographic variation in scalation of the lizard *Gallotia stehlini* within the island of Gran Canaria. *Biological Journal of the Linnean Society* 48: 75-87.
- Vitt, L.J., J. P. Caldwell, P. A. Zani, y T. A. Titus. 1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 94: 3828-3832.
- Vitt, L. J. y E. R. Pianka. 2007. Feeding Ecology in the Natural World. In: *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging Mode*. Reilly, S. M., L. D. McBrayer, and D. B. Miles. Cambridge University Press.
- Wegener, J. E., G. E. A. Gartner, y J. B. Losos. 2014. Lizard scales in an adaptive radiation: variation in scale number follows climatic and structural habitat diversity in *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 570-579.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall New Jersey, United States. 663 p.

Cuadro 1.- Características ambientales de las tres localidades de estudio en el Estado de Hidalgo, México.

Características	Población		
	Atlapexco	San Pablo Tetlapayac	Santa Catarina
Coordenadas	98° 19' 04''N, 21° 09' 45''O	98° 55' 14''N, 20° 38' 24''O	98° 11' 31''N, 20° 15' 36''O
Elevación	140	1045	1845
Tipo de vegetación	Bosque tropical perennifolio	Matorral xerófilo	Bosque mesófilo de montaña
Precipitación media anual (mm)	1500	700	608.5
Temperatura media anual (°C)	22	18.5	14.5

Cuadro 2.- Valores medios (± 1 EE) de las características morfométricas analizadas (LHC = longitud hocico-cloaca; LT = longitud de la tibia; LF = longitud del fémur; LA = longitud del antebrazo; DIA = distancia interaxial; LC = longitud de la cabeza; AC = ancho de la cabeza; AIC = alto de la cabeza; LM = longitud de la mandíbula; AM = ancho de la mandíbula) entre sexos de cada población de *Sceloporus variabilis* analizada. Se utilizaron pruebas paramétricas (t -student = *) y no paramétricas (U -Mann-Whitney = **) dependiendo de la normalidad de los datos.

Característica s	Atlapexco				San Pablo Tetlapayac				Santa Catarina			
	Hembras (n = 55)	Machos (n = 54)	Valor del estadístico	p	Hembras (n = 32)	Machos (n = 40)	Valor del estadístico	p	Hembras (n = 48)	Machos (n = 40)	Valor del estadístico	p
LHC	53.57 \pm 0.52 (45.42-62.81)	62.86 \pm 0.89 (49.89-75.42)	-9.0362*	<0.00 1	52.73 \pm 0.50 (45.30-57.34)	61.04 \pm 0.79 (47.36-68.23)	147**	<0.00 1	54.50 \pm 0.57 (47.13-62.23)	65.99 \pm 0.69 (57.42-72.55)	-12.948*	<0.001
LT	13.96 \pm 0.13 (12.01-15.7)	16.73 \pm 0.21 (13.29-20.05)	-11.68*	<0.00 1	13.81 \pm 0.14 (11.62-15.71)	16.60 \pm 0.21 (12.3-18.15)	90**	<0.00 1	13.87 \pm 0.14 (11.59-15.41)	17.28 \pm 0.17 (14.91-19.27)	16**	<0.001
LF	11.32 \pm 0.14 (9.21-13.24)	13.70 \pm 0.19 (10.67-16.27)	-10.21*	<0.00 1	11.34 \pm 0.15 (9.11-13.53)	13.74 \pm 0.20 (10.11-15.85)	-9.496*	<0.00 1	11.36 \pm 0.13 (9.31-13.47)	14.30 \pm 0.17 (11.98-16.32)	-14.058*	<0.001
LA	9.86 \pm 0.12 (7.9-12.28)	11.71 \pm 0.15 (9.77-14.12)	-9.71*	<0.00 1	10.01 \pm 0.11 (8.25-11.24)	11.53 \pm 0.16 (8.09-13.46)	-7.5959*	<0.00 1	9.83 \pm 0.10 (8.14-11.55)	12.15 \pm 0.13 (10.38-13.82)	-14.783*	<0.001
DIA	25.14 \pm 0.40 (18.51-30.45)	28.64 \pm 0.47 (22.15-36.47)	667**	<0.00 1	24.70 \pm 0.40 (20.28-28.93)	27.87 \pm 0.44 (19.81-32.23)	244**	<0.00 1	24.57 \pm 0.34 (19.58-31.33)	29.96 \pm 0.44 (23.88-34.69)	-9.823*	<0.001
LC	13.40 \pm 0.16 (11.64-14.75)	15.41 \pm 0.17 (13.02-17.84)	-9.8654*	<0.00 1	13.21 \pm 0.11 (12.08-14.19)	14.71 \pm 0.16 (12.28-15.9)	-7.6529*	<0.00 1	13.55 \pm 0.13 (11.8-15.4)	16.03 \pm 0.17 (13.7-17.81)	-12.034*	<0.001
AC	9.22 \pm 0.10 (7.93-11.29)	10.96 \pm 0.20 (8.34-14.95)	-7.99*	<0.00 1	9.25 \pm 0.14 (7.77-11.4)	10.54 \pm 0.17 (7.73-12.87)	251**	<0.00 1	9.28 \pm 0.14 (5.47-10.95)	11.37 \pm 0.16 (9.05-13.26)	-10.032*	<0.001
AIC	5.82 \pm 0.08 (4.42-6.94)	6.81 \pm 0.13 (4.67-8.71)	-6.5018*	<0.00 1	5.59 \pm 0.08 (4.67-6.79)	6.36 \pm 0.11 (4.82-8.03)	254.5*	<0.00 1	5.90 \pm 0.10 (4.76-8.1)	7.41 \pm 0.13 (6.11-8.84)	-9.443*	<0.001
LM	9.99 \pm 0.11 (7.31-11.57)	11.30 \pm 0.17 (8.96-13.87)	-6.5274*	<0.00 1	9.98 \pm 0.11 (8.92-11.38)	11.19 \pm 0.14 (9.2-12.83)	-6.8491*	<0.00 1	10.13 \pm 0.14 (8.16-12.09)	11.97 \pm 0.19 (9.71-14.03)	-7.936*	<0.001
AM	7.83 \pm 0.13 (5.89-11.29)	9.36 \pm 0.20 (6.89-13.05)	544**	<0.00 1	7.99 \pm 0.18 (6.25-10.87)	8.89 \pm 0.16 (6.92-12.26)	-3.7263*	<0.00 1	7.85 \pm 0.12 (6.46-9.54)	9.70 \pm 0.17 (7.37-11.77)	-9.297*	<0.001

Cuadro 3.- Pruebas de análisis de varianza paramétricas (ANOVAs = *), y no paramétricas (Kruskall-Wallis = **) de las características morfométricas analizadas (LHC = longitud hocico-cloaca; LT = longitud de la tibia; LF = longitud del fémur; LA = longitud del antebrazo; DIA = distancia interaxial; LC = longitud de la cabeza; AC = ancho de la cabeza; AIC = alto de la cabeza; LM = longitud de la mandíbula; AM = ancho de la mandíbula) entre sexos de las tres poblaciones analizadas de *Sceloporus variabilis*.

Características	Hembras		Machos	
	Valor de la prueba	P	Valor de la prueba	P
LHC	$F_{2,136} = 1.99^*$	0.141	15.23**	<0.001
LT	0.241**	0.887	5.30**	0.070
LF	$F_{2,136} = 0.022^*$	0.978	4.86**	0.088
LA	$F_{2,136} = 0.684^*$	0.506	$F_{2,131} = 4.227^*$	0.017
DIA	$F_{2,136} = 0.651^*$	0.523	$F_{2,131} = 4.8^*$	0.009
LC	$F_{2,136} = 1.897^*$	0.154	$F_{2,131} = 13.54^*$	<0.001
AC	0.857**	0.652	$F_{2,131} = 4.69^*$	0.010
AIC	5.553	0.062	25.97	<0.001
LM	$F_{2,136} = 0.482$	0.619	$F_{2,131} = 5.565$	0.005
AM	0.469	0.791	$F_{2,131} = 4.353$	0.015

Cuadro 4.- Estadística descriptiva de 23 características de escutelación analizadas en las poblaciones de *Sceloporus variabilis*.

Las características fueron tomadas de Sites y Dixon (1982). La variable IntPstAn se evaluó solamente en los machos, y el significado de cada variable se encuentra descrito en el Apéndice 1.

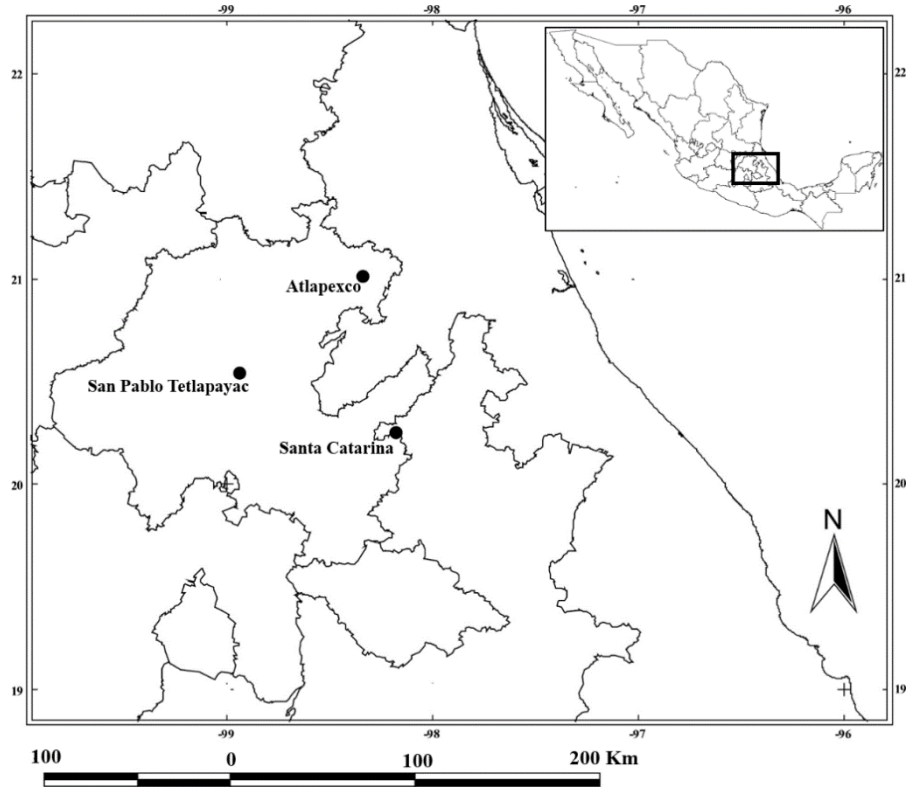
Características	Atlapexco		San Pablo Tetlapayac		Santa Catarina	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
	(n = 55)	(n = 54)	(n = 36)	(n = 40)	(n = 48)	(n = 40)
DOR	54.96 ± 0.51 (45-63)	55.48 ± 0.51 (44-63)	62.92 ± 0.82 (51-73)	66.10 ± 0.74 (57-79)	56.94 ± 0.60 (49-67)	56.60 ± 0.60 (49-68)
SAB	58.71 ± 0.60 (52-71)	59.43 ± 0.64 (39-71)	67.00 ± 0.84 (54-77)	72.85 ± 0.83 (62-85)	59.23 ± 0.61 (50-68)	63.53 ± 0.52 (58-70)
VEN	53.95 ± 0.99 (39-75)	55.00 ± 0.98 (37-73)	59.47 ± 1.39 (43-70)	62.18 ± 1.19 (49-79)	53.52 ± 0.99 (39-67)	54.85 ± 1.18 (40-67)
PFIZ	10.35 ± 0.24 (7-16)	11.56 ± 0.22 (9-18)	10.75 ± 0.18 (9-13)	12.23 ± 0.28 (9-15)	9.88 ± 0.24 (6-13)	10.40 ± 0.17 (7-12)
PFDe	11.15 ± 0.19 (7-13)	12.28 ± 0.17 (10-15)	11.33 ± 0.24 (9-15)	13.43 ± 0.21 (10-16)	10.79 ± 0.22 (6-15)	11.58 ± 0.16 (9-13)
IntFem	21.60 ± 0.41 (10-27)	20.85 ± 0.34 (16-28)	23.14 ± 0.56 (17-31)	25.30 ± 0.54 (20-33)	20.90 ± 0.41 (16-27)	21.13 ± 0.40 (15-27)
IntPstAn	-	1.37 ± 0.07 (1-2)	-	1.78 ± 0.08 (1-3)	-	1.73 ± 0.07 (1-2)
ScBdIntrpIz	2.58 ± 0.08 (2-4)	2.72 ± 0.11 (1-4)	2.75 ± 0.10 (2-4)	2.98 ± 0.18 (1-8)	2.52 ± 0.09 (1-4)	2.55 ± 0.10 (1-4)
ScBdIntrpDe	2.62 ± 0.09 (1-5)	2.80 ± 0.11 (1-5)	2.81 ± 0.12 (1-4)	3.15 ± 0.29 (1-13)	2.60 ± 0.09 (1-4)	2.60 ± 0.11 (1-4)
CrcmObtIz	8.53 ± 0.21 (5-13)	9.26 ± 0.25 (6-14)	8.69 ± 0.29 (4-11)	9.65 ± 0.28 (5-13)	7.79 ± 0.21 (4-12)	7.53 ± 0.30 (3-12)
CrcmObtDe	8.82 ± 0.20 (5-13)	9.54 ± 0.23 (6-13)	9.31 ± 0.27 (6-12)	9.73 ± 0.32 (6-13)	7.79 ± 0.27 (4-11)	8.05 ± 0.30 (4-12)
SpOclIz	5.07 ± 0.06 (4-7)	5.19 ± 0.08 (4-7)	4.97 ± 0.08 (4-7)	5.05 ± 0.17 (4-11)	5.06 ± 0.10 (4-8)	5.20 ± 0.08 (4-7)
SpOclDe	5.13 ± 0.06 (4-7)	5.22 ± 0.08 (4-7)	5.17 ± 0.12 (4-9)	5.23 ± 0.17 (4-11)	5.06 ± 0.13 (2-9)	5.03 ± 0.07 (4-6)

SILBIz	6.80 ± 0.18 (4-10)	7.44 ± 0.23 (5-11)	7.19 ± 0.19 (5-9)	7.70 ± 0.24 (5-12)	6.88 ± 0.19 (5-9)	7.20 ± 0.26 (5-11)
SILBIde	6.69 ± 0.20 (4-10)	7.13 ± 0.21 (5-12)	7.31 ± 0.25 (5-11)	7.48 ± 0.23 (5-10)	6.65 ± 0.16 (5-9)	7.03 ± 0.19 (5-9)
InfLBIz	5.76 ± 0.10 (5-7)	5.61 ± 0.11 (4-7)	5.86 ± 0.20 (5-11)	5.83 ± 0.11 (5-7)	6.04 ± 0.13 (5-9)	6.10 ± 0.15 (4-9)
InfLBIde	5.78 ± 0.13 (4-9)	5.61 ± 0.10 (5-7)	5.83 ± 0.18 (4-10)	5.95 ± 0.16 (5-10)	5.94 ± 0.11 (5-8)	6.00 ± 0.14 (5-10)
SbLBIz	9.98 ± 0.15 (7-12)	9.94 ± 0.16 (5-12)	10.14 ± 0.20 (8-14)	9.93 ± 0.18 (6-13)	10.60 ± 0.13 (9-13)	10.93 ± 0.20 (8-14)
SbLBIde	9.71 ± 0.13 (7-12)	10.11 ± 0.13 (8-13)	10.17 ± 0.20 (8-13)	10.08 ± 0.17 (7-12)	10.54 ± 0.15 (9-13)	10.55 ± 0.15 (9-12)
TLFIz	15.09 ± 0.19 (11-17)	15.76 ± 0.15 (14-19)	15.64 ± 0.17 (13-17)	16.75 ± 0.24 (12-19)	16.04 ± 0.15 (13-18)	16.23 ± 0.26 (9-20)
TLFDe	15.07 ± 0.19 (11-18)	16.04 ± 0.15 (14-20)	15.75 ± 0.19 (13-18)	16.53 ± 0.24 (13-19)	16.13 ± 0.19 (13-19)	16.50 ± 0.19 (15-20)
TLHIz	21.13 ± 0.16 (19-24)	21.39 ± 0.23 (12-24)	23.03 ± 0.20 (21-26)	23.63 ± 0.41 (14-28)	21.88 ± 0.21 (19-26)	22.55 ± 0.26 (20-26)
TLHDe	21.02 ± 0.16 (19-24)	21.33 ± 0.18 (19-25)	22.56 ± 0.18 (20-25)	23.88 ± 0.23 (21-27)	21.50 ± 0.29 (16-26)	22.13 ± 0.36 (1-25)

Apéndice 1. Variables de escutelación medidas en las tres poblaciones de *Sceloporus variabilis* analizadas. Las características fueron tomadas de acuerdo a Sites y Dixon (1982). La variable IntPstAn se evaluó solamente en los machos.

Variable	Descripción
DOR	Escamas dorsales
SAB	Escamas alrededor de la región media del cuerpo
VEN	Escamas ventrales
PFIz	Poros femorales izquierdos en vista ventral
PFDe	Poros femorales derechos en vista ventral
IntFem	Escamas interfemorales
IntPstAn	Escamas interpostanales (exclusivos para machos)
ScBdIntrpIz	Escamas bordeando la interparietal izquierda en vista dorsal
ScBdIntrpDe	Escamas bordeando la interparietal derecha en vista dorsal
CrcmObtlIz	Escamas circumorbitales izquierdas en vista dorsal
CrcmObtlDe	Escamas circumorbitales derechas en vista dorsal
SpOclIz	Escamas supraoculares izquierdas en vista dorsal
SpOclDe	Escamas supraoculares derechas en vista dorsal
SILBIz	Escamas supralabiales izquierdas en vista ventral
SILBIDe	Escamas supralabiales derechas en vista ventral
InflLBIz	Escamas infralabiales izquierdas en vista ventral
InflLBIDe	Escamas infralabiales derechas en vista ventral
SbLBIz	Escamas sublabiales izquierdas en vista ventral
SbLBIDe	Escamas sublabiales derechas en vista ventral
TLFIz	Lamelas del cuarto dedo de la mano izquierda en vista ventral
TLFDe	Lamelas del cuarto dedo de la mano derecha en vista ventral
TLHIz	Lamelas del cuarto dedo de la pata izquierda en vista dorsal
TLHDe	Lamelas del cuarto dedo de la pata derecha en vista dorsal

Figura 1.- Poblaciones analizadas de *Sceloporus variabilis*.



Artículo sometido a la revista Herpetological Journal MS 15-105 (15-06)

Title of paper: Sexual-size dimorphism among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from high and low elevations of Mexico

Authors: Raciél Cruz-Elizalde¹, Aurelio Ramírez-Bautista^{1, *} & Abraham Lozano²

Address: ¹Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5, Colonia Carboneras, C. P. 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México; ²Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Durango, Sigma 119, Fraccionamiento 20 de Noviembre II, Durango, Durango 34220, México

Running title: Sexual–size dimorphism among populations of *Sceloporus variabilis*

***Correspondence:** Aurelio Ramírez Bautista, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5, Colonia Carboneras, C. P. 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México. *E-mail:* ramibautistaa@gmail.com

ABSTRACT: It is well known that geographic variation in morphological traits occurs among populations of lizard species. In this study we identified body size and sexual-size dimorphism among four populations of the lizard *Sceloporus variabilis* from contrasting elevations. Males from all populations were larger than females in snout-vent length, head length, head width, tibia length, and forearm length. These findings are consistent with the hypothesis that sexual selection acts more strongly on this species males than on females. Also, females from higher elevations were larger in size than those found at lower elevations, which could be explained by an investment in body size for greater reproductive success. We suggest that environmental (precipitation, temperature) and ecological (food, competition, predation) factors could have some influence on the expression of sexual dimorphism and morphological variation among populations.

Key words: Sexual dimorphism, body size, populations, lizard, morphological characteristics.

INTRODUCTION

Different ecogeographical rules about size and degree of sexual dimorphism between sexes have been developed to explain the geographic variation in morphological traits among species (Cox *et al.*, 2003) and populations of the same species (Schäuble, 2004). For example, Bergmann's rule predicts that body size of species increases with latitude (Blackburn *et al.*, 1999), or Rensch's rule that establishes that sexual-size dimorphism increases when sizes of males are larger than females, and decreases when females size are the larger (Abouheif & Fairbairn, 1997). In reptiles, particularly in lizards, Bergmann's rule has been tested in a few number of groups (Angilletta *et al.*, 2004; Cruz *et al.*, 2005), than Rensch's rule (Kratochvíl & Frynta, 2006; Cox *et al.*, 2007).

Sexual-size dimorphism has been studied in many vertebrate groups, in some groups, such as amphibians and fishes, females are usually the larger sex (Liao *et al.*, 2013; Jonsson & Jonsson, 2015), while in others, such as mammals, birds, and reptiles, males tend to be larger (Kratochvíl & Frynta, 2006). Sexual dimorphism can be observed in a

wide range of morphological traits, such as body size, head length, width length and colour pattern between sexes (Darwin, 1871; Polák & Frynta, 2010).

Lizards show a high variation in the degree of sexual-size dimorphism, which has been reported as male-biased in some families (e.g., Tropiduridae, Teiidae: Brandt & Navas, 2013), and female-biased in others (e.g., Pygopodidae, Diplodactylidae: Read, 1999; Cox *et al.*, 2009), or no dimorphism at all (e.g., Anguidae, Gekkonidae, Scincidae: Cox *et al.*, 2009). Two general hypotheses have been proposed to explain sexual-size dimorphism in lizards: (i) sexual-size dimorphism has evolved by sexual selection, that is male-biased, which gives advantages in male-male competition for territory and greater access to females (Endler & Houde, 1995), and (ii) female-biased sexual-size dimorphism is explained by fecundity, where larger females are favoured by natural selection. Based on the latter hypothesis, females with large SVL would tend to increase clutch/offspring size at birth (Braña, 1996); for instance, in some oviparous lizards, individuals living at higher latitudes or elevations are larger and tend to produce larger clutches with bigger eggs than those at lower latitudes or elevations (Du *et al.*, 2005). Also, another alternative hypothesis proposed by Rand (1967) and Schoener (1967) suggest that sexual-size dimorphism in lizard has evolved by niche divergence, where each sex is able to use the same resource at different degrees or use different resources, such as food, microhabitats, and territory (Schoener, 1967; Hierlihy *et al.*, 2013).

Sexual-size dimorphism has been assessed in various (Braña, 1996; Cox *et al.*, 2007) or single lizard species (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006; Aguilar-Moreno *et al.*, 2010; Hierlihy *et al.*, 2013), and to a lesser degree, among populations of a single species (Hernández-Salinas *et al.*, 2010; Jin *et al.*, 2013; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014). The genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae) has a high species diversity, which occurs in a wide range of environments (Fitch, 1978; Angilletta *et al.*, 2004). Most species show marked male-biased sexual-size dimorphism (Fitch, 1978). Research about sexual-size dimorphism in the genus *Sceloporus* tends to conclude that elaborate male traits could be the result of male-male competitions; therefore, females may have preference for such traits (Ansell *et al.*, 2014). In these sense, differences in sexual-size dimorphism could be related to diverse

environmental pressures, such as elevation, latitude, temperature, and use of space and food (Madsen & Shine, 1993; Roitberg, 2007; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014).

Recent studies have shown that populations of different species in the genus may or may not show sexual dimorphism in size and other morphological characteristics, such as head length, head width, forearm length or tibia length (Ramírez-Bautista & Pavón, 2009; Ramírez-Bautista *et al.*, 2013). These differences are mainly attributed to habitat differences, variation in predation pressure, and lack of territoriality or interspecific competition (Wiens, 1999, 2001); therefore, additional data on sexual size-dimorphism in species or populations are still needed.

The aim of this study is to assess the body size and sexual-size dimorphism in four populations of the lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from different elevations (two populations from high elevations and two from low elevations [Ramírez-Bautista *et al.*, 2011]). This species lives in both tropical and temperate environments and has a wide geographic distribution (Mendoza-Quijano *et al.*, 1998); however, very little is known about its ecological and morphological traits among populations (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). Based on the two hypotheses on sexual size dimorphism, it is expected a marked male-biased sexual-size dimorphism in the populations studied according to Fitch's results (1978) and Rensch's rule. Additionally, it is expected a larger body size of females and males in high elevation (temperate environments) populations than in low elevation (tropical environments) populations according Bergmann's rule (Angilletta *et al.*, 2004).

MATERIAL AND METHODS

Study area

This study analyses morphological characteristics of *S. variabilis* in four populations from different elevations. Specimen data came from the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) of the Instituto de Biología, and Colección del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias (MZFC), both from the Universidad Nacional Autónoma de México,

and from the database of the Laboratorio de Ecología de Poblaciones of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

We used adult specimens of *S. variabilis* from four populations of Mexico located at different elevations. High elevation localities were Cerro Azul, Veracruz (97° 44'N, 21° 11' O; 1, 100 m a.s.l., Table 1, Fig. 1) and Metztitlán, Hidalgo (98° 55'N, 20° 38' O; WGS84; 1, 000 m a.s.l., Table 1, Fig. 1); and low elevation localities were Atlapexco, Hidalgo (98° 20'N, 21° 01' O; 140 m a.s.l., Table 1, Fig. 1) and Alvarado, Veracruz (95° 46'N, 18° 47' O; 50 m a.s.l., Table 1, Fig. 1; INEGI, 2009).

Because all specimens were collected in different years (from 1986 to 2014), the sample size was small. There was no variation in morphological characteristics among years within some populations (i.e., Alvarado, $P > 0.05$). Sample size from Cerro Azul population was 55 (20 females and 35 males), Metztitlán 116 specimens (23 females and 93 males), 47 for Atlapexco (25 females and 22 males), and 355 for Alvarado (131 females and 224 males).

Morphological analysis

Morphological descriptions and comparisons were restricted to adult males and females. Males were considered as adults if they had enlarged testes and convoluted epididymides consistent with sperm production, and adult females were those having vitellogenic follicles in ovaries, or eggs in oviducts (unpublished data; Goldberg & Lowe, 1966). In all lizards examined we measured: body size or snout-vent length (SVL: measured to the nearest ± 0.01 mm), head length (HL: ± 0.01 mm; distance from the anterior tip of the rostral scale to the posterior margin of the left ear), head width (HW: ± 0.01 mm; maximum width of the head, measured as the distance between the posterior margin of the left and right ears), tibia length (TL: ± 0.01 mm) and forearm length (FL: ± 0.01 mm) were each measured from the knee (TL) or elbow (FL) to the pad of the foot.

Statistics

To test for sexual-size dimorphism, we used multivariate analysis of variance (MANOVA) to identify differences in body size (SVL), and other morphological characteristics as a function of population origin (Zar, 1999). We performed a Generalized Discriminant Function Analysis (GDFA) at the sex and population level. Significant variables identified by GDFA were compared between sexes and among populations by univariate test. Statistical analyses and post hoc comparisons (when it was necessary) were performed using Statistica version 7.0, and means are presented ± 1 SE (Zar, 1999).

RESULTS

A MANOVA including all traits showed statistically significant differences between sexes (Wilk's $\lambda = 0.704$, $F_{1, 565} = 47.15$, $P < 0.001$), among populations (Wilk's $\lambda = 0.582$, $F_{3, 565} = 22.37$, $P < 0.001$), and in the interaction of both variables (Wilk's $\lambda = 0.872$, $F_{3, 565} = 5.23$, $P < 0.001$). The same pattern occurred in other morphological characteristics, where males were larger than females (Tables 2 and 3). Although males were larger than females in all populations (Table 3), the degree of sexual size dimorphism varied among populations. Males from Atlapexco were 17.53% larger than females, in Alvarado were 15.06% larger, in Cerro Azul 13.87%, and in Metztitlán 6.93%. In females, body size increased significantly with altitude (SVL, $r = 0.39$, $P < 0.001$), the same pattern occurred for the morphological characteristics HL ($r = 0.45$, $P < 0.001$), HW ($r = 0.14$, $P = 0.05$), and TL ($r = 0.27$, $P < 0.001$), but not in FL ($r = 0.12$, $P = 0.08$). Males showed a similar pattern in SVL ($r = 0.15$, $P = 0.002$), HL ($r = 0.13$, $P = 0.009$), and HW ($r = 0.29$, $P < 0.001$), but not in FL ($r = 0.09$, $P = 0.08$) and TL ($r = 0.04$, $P = 0.40$).

The GDFA showed that three of the five traits had a significant difference between sexes, those were HL (Wilk's $\lambda = 0.982$, $F_{1, 564} = 9.79$, $P < 0.001$), HW (Wilk's $\lambda = 0.974$, $F_{1, 564} = 14.79$, $P < 0.001$), and TL (Wilk's $\lambda = 0.97$, $F_{1, 564} = 17.43$, $P < 0.001$), with an eigenvalue of $F_1 = 0.73$ (cumulative percentage 100%). Also, all traits were different among populations (SVL, Wilk's $\lambda = 0.98$, $F_{3, 564} = 2.78$, $P = 0.040$; HL, Wilk's $\lambda = 0.97$, $F_{3, 564} = 4.26$, $P = 0.005$; HW, Wilk's $\lambda = 0.79$, $F_{3, 564} = 49.30$, $P < 0.001$; FL, Wilk's $\lambda = 0.80$, $F_{3, 564} = 46.27$, $P < 0.001$, and TL, Wilk's $\lambda = 0.92$, $F_{3, 564} = 15.96$, $P < 0.001$), with eigenvalues of $F_1 = 0.46$ and $F_2 = 0.11$ (cumulative percentage 86%).

DISCUSSION

Male-biased sexual-size dimorphism has been recorded in most species of the families Iguanidae (Fitch, 1978), Tropicuridae (Brandt & Navas, 2013), and Phrynosomatidae (Valdéz-González & Ramírez-Bautista, 2002; Cox *et al.*, 2007; but see Ramírez-Bautista *et al.*, 2013). The sexual-size dimorphism pattern found in this study is consistent with Fitch's (1978) observations in other species of the genus *Sceloporus*, who found that males were larger than females in body size. This male-biased sexual-size dimorphism is similar to that observed in other studies on other species of the genus *Sceloporus*, such as *S. ochoterenae* (Smith *et al.*, 2003), *S. grammicus* (Hernández-Salinas *et al.*, 2010), *S. minor* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2014), *S. siniferus* (Hierlihy *et al.*, 2013; Ansell *et al.*, 2014), as well as other populations of *S. variabilis* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006; Cruz-Elizalde & Ramírez-Bautista, 2016) and other species of lizards (Aguilar-Moreno *et al.*, 2010). However, at population level, Rensch's rule fails at least for the Alvarado population, because the higher degree of differentiation between sexes (17.53% for Alvarado) does not match with the larger size (SVL) in males from Atlapexco (65.6 mm; Table 2).

Both patterns could be explained by the male-male aggressive interactions during courtship and mating, as occurs in other lizard species (Ruby, 1978; Ruby & Baird, 1994). In these taxa, larger males are generally the winners in combats (Ruby, 1978). Also, in other lizard species, males with larger heads have the advantage during male-male combats that result in reproduction or acquisition of resources (space and food; Stamps, 1983; Carothers, 1984; Hierlihy *et al.*, 2013). In addition, some lizard species of the Phrynosomatidae family (Cox *et al.*, 2007) are characterized by a high degree of territoriality and male-male combat, where Rensch's rule is more evident.

In addition to a noticeable sexual-size dimorphism in these populations, males can show brighter colour patterns than females (Stephenson & Ramírez-Bautista, 2012). This condition has been reported in other lizard species of the *Sceloporus* genus, such as *S. torquatus* (Feria-Ortíz *et al.*, 2001), *S. jarrovi* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002), *S. grammicus* (Lozano, 2013), and *S. formosus* (Ramírez-Bautista & Pavón, 2009). Besides differences in morphological traits between sexes in each population, colour patterns in

males from all four populations of *S. variabilis* should be analysed and relate this with displays, mating success, and territorial defence (Endler, 1992; Sinervo & Lively, 1996; Sacchi *et al.*, 2013).

In both sexes, there was an effect of altitude on size and length of other morphometric characteristics. This is consistent with the Bergmann's rule (Gaston & Blackburn, 2000), which states that species body size increase with increasing latitude and elevation, while temperature decreases (Ashton & Feldman, 2003); this has been tested mainly in mammals and birds (Ashton *et al.*, 2000). Bergmann's rule has been tested in ectotherms, where not only turtles followed this rule (Ashton & Feldman, 2003), but also a few lizards such as species of the *Liolaemus* genus from South America (Cruz *et al.*, 2005). However, in spite of finding a correlation between altitude and several characteristics in males and females in the analysed populations of *S. variabilis*, the low correlation coefficients showed a poor association; therefore, a higher number of populations need to be studied to better depict the pattern (Angilletta *et al.*, 2004).

Females from all populations were smaller than males in body size (SVL); however, females from higher elevations were larger than those from lower elevations (Tables 2 and 3). This pattern is similar to that observed in other oviparous lizards, such as *S. undulatus* (Du *et al.*, 2014) and *Anolis carolinensis* (Michaud & Echternacht, 1995). Those studies explain that in low temperature environments (high elevations or/and high latitude) body size increases with elevation and latitude (e.g., Bergmann's rule, Angilletta *et al.*, 2004) because lizards invest more energy in growth and storage of fat bodies during the harshest periods of the year (Michaud & Echternacht, 1995). This strategy promotes late maturity, larger clutch/litter sizes, larger eggs, and larger offspring/neonate at birth (Jin & Liu, 2007; Díaz *et al.*, 2012; Du *et al.*, 2014). This could be the case in populations of *S. variabilis* from low and high elevations of this study. However, a larger number of populations should be evaluated; a recent study about reproduction among populations of *S. variabilis* in Central Mexico showed not differences in SVL of females in three populations that occur at different elevations (140, 1045, and 1845 m a.s.l.; Cruz-Elizalde & Ramírez-Bautista, 2016). In addition, studies about reproductive characteristics at different elevations are

necessary to assess the effect of female's size and elevation on clutch size, eggs size, or relative clutch mass (Du *et al.*, 2005).

Another alternative hypothesis is the use of resources. In this sense, the sexual size dimorphism can be associated to differential resource use within and among populations. For instance, recent studies have shown that males and females with larger morphological structures of head are associated with eating larger prey items (Vitt & Pianka, 2007; Ngo *et al.*, 2015). However, we need to test this hypothesis in populations of *S. variabilis*, because difference in prey size, microhabitat, or resource competition between males and females within the same population would not be a promoter of sexual size dimorphism (Cox & Kahrl, 2015) as occurs in various species of the genus *Anolis* (Schoener, 1967; Butler *et al.*, 2000).

In conclusion, we found male-biased sexual-size dimorphism in *S. variabilis* from low and high populations, which is a similar pattern to that previously found in another population of the same species (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006), and in other species of the genus *Sceloporus* (Fitch, 1978). This study supports, in part, the prediction made by Fitch (1978), and Rensch's rule that males would be larger than females in the genus *Sceloporus*. However, Fitch (1978) tested this prediction on a single population only, but different patterns have been found in populations from other species, which contradicts Fitch's predictions (see Wiens, 2001; Ramírez-Bautista *et al.*, 2013). In addition, larger females were found in the Metztitlán population (Table 2, Tukey pos hoc test, $P < 0.05$), one of the high-elevation populations, which might be explained by greater energy being invested in growth, and consequently having larger eggs and larger offspring (Du *et al.*, 2014).

Further studies are needed for a better understanding on the geographic pattern of sexual-size dimorphism in *S. variabilis*, focusing on the use of resources between sexes, studies on population dynamics, and colour patterns. Also, differences in body size and sexual-size dimorphism should be assessed considering the phylogeny of this group and its populations, because recent studies (Cox *et al.*, 2003; Frýdlová & Frynta, 2010) have found that traits as male territoriality, clutch size, or body size in some cases fails to explain geographic variation in morphology within and among species (Cox *et al.*, 2003; Ramírez-Bautista *et al.*, 2013; Cox & Kahrl, 2015).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Víctor Hugo Reynoso for allowing the second author to review specimens at the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) from the Universidad Nacional Autónoma de México. We thank Vicente Mata-Silva and Miguel A. Martínez Morales for reviewing the manuscript. We also thank to three anonymous reviewers for their comments on this manuscript. This study is part of the PhD research of the senior author (RCE) under the Biodiversidad y Conservación programme at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to the senior author (RCE, Number 360243) by CONACyT and fieldwork was sponsored by CONABIO (project JM001) and Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a. The scientific permit No. SGPA DGVS/04989/11 was provided by SEMARNAT to carry out this study.

REFERENCES

- Abouheif, E. & Fairbairn, D. J. (1997). A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist* 149, 540–562.
- Aguilar-Moreno, M., Rodríguez-Romero, F. de J., Aragón-Martínez, A., Muñoz-Manzano, J. A., Granados-González, G. & Hernández-Gallegos, O. (2010). Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 83, 585–592.
- Angilletta, Jr. M. J., Niewiarowski, P. H., Dunham, A. E., Leaché, A. D. & Porter, W. P. (2004). Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with Sceloporine lizards. *The American Naturalist* 164, 168–183.
- Ansell, A. K., García-Collazo, R., Chavez Tapia, C. B. & Mallory, F. F. (2014). Sexual dimorphism and thermoregulatory behaviour in the long-tailed spiny lizard, *Sceloporus siniferus* from Mexico. In *Lizards, Thermal Ecology, Genetic Diversity*

and Functional Role in Ecosystems, 121–142. Kiernan, M. P. (ed). Nova Science Publisher, Inc. New York.

- Ashton, K. G., Tracy, M. C. & de Queiroz, A. (2000). Is Bergmann's rule valid for mammals? *The American Naturalist* 156, 390–415.
- Ashton, K. G. & Feldman, C. R. (2003). Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57, 1151–1163.
- Benabib, M. (1994). Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8, 160–180.
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J. & Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5, 165–174.
- Brandt, R. & Navas, C. A. (2013). Body size variation across climatic gradients and sexual size dimorphism in Tropidurinae lizards. *Journal of Zoology* 290, 192–198.
- Braña, F. (1996). Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75, 511–523.
- Butler, M. A., Schoener, T. W. & Losos, J. B. (2000). The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Evolution* 54, 259–272.
- Carothers, J. H. (1984). Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist* 124, 244–254.
- Cox, R., Skelly, S. L. & John-Alder, H. B. (2003). A comparative test of adaptation hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57, 1653–1669.
- Cox, R. M., Butler, M. A. & John-Alder, H. B. (2007). The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In *Sex, Size & Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, 38–49. Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. & Székely, T. (eds). Oxford University Press, Oxford, UK.

- Cox, R. M., Stenquist, D. S. & Calsbeek, R. (2009). Testosterone, growth, and the evolution of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 1586–1598.
- Cox, R. M. & Kahrl, A. F. (2015). Sexual selection and sexual dimorphism. In *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*, 78–108. Rheubert, J. L., Siegel, D. S. & Trauth, S. E. (eds). CRC Press, Florida, United States.
- Cruz, F. B., Fitzgerald, L. A., Espinoza, R. E. & Schulte, J. A., II. (2005). The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1559–1574.
- Cruz-Elizalde, R. & Ramírez-Bautista, A. (2016). Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution* 6, 1753–1768.
- Darwin, C. R. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. New York: Appleton.
- Du, W. G., Ji, X., Zhang, Y. P., Xu, X. F. & Shine, R. (2005). Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85, 443–53.
- Du, W. G., Robbins, T. R., Warner, D. A., Langkilde, T. & Shine, R. (2014). Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative Zoology* 9, 360–371.
- Díaz, J. A., Iraeta, P., Verdú-Ricoy, J., Siliceo, I. & Salvador, A. (2012). Intraspecific variation of reproductive traits in a Mediterranean lizard: clutch, population, and lineage effects. *Evolutionary Biology* 39, 106–115.
- Endler, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist* 139, S126–S153.

- Endler, J. A. & Houde, A. E. (1995). Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 49, 456–468.
- Feria-Ortíz, M., Nieto-Montes de Oca, A. & Salgado-Ugarte, I. H. (2001). Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35, 104–112.
- Fitch, H. S. (1978). Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin* 561, 441–461.
- Frydlová, P. & Frynta, D. (2010). A test Rensch's rule in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 100, 293–306.
- Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. (2000). *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Malden, MA, United States.
- Goldberg, S. R. & Lowe, C. H. (1966). The reproductive cycle of the western whiptail lizard (*Cnemidophorus tigris*) in southern Arizona. *Journal of Morphology* 118, 543–548.
- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A. & Smith, G. R. (2010). Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica* 66, 12–22.
- Hierlihy, C. A., García-Collazo, R., Chavez Tapia, C. B. & Mallory, F. F. (2013). Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus* support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra* 49, 1–6.
- INEGI. (2009). *Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática*. México. [Http://www.inegi.org.mx/inegi/default.aspx](http://www.inegi.org.mx/inegi/default.aspx)[accessed 7 January 2015].
- Jin, Y. T. & Liu, N. F. (2007). Altitudinal variation in reproductive strategy of the toad-headed lizard, *Phrynocephalus vlangalii* in North Tibet Plateau (Qinghai). *Amphibia-Reptilia* 28, 509–515.

- Jin, Y. T., Li, J. Q. & Liu, N. F. (2013). Elevation-related variation in life history traits among *Phrynocephalus* lineages on the Tibetan Plateau: do they follow typical squamate ecogeographic patterns? *Journal of Zoology* 290, 293–301.
- Jonsson, B & Jonsson, N. (2015). Sexual size dimorphism in anadromous brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 87, 187–193.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. (2006). Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* 88, 527–532.
- Liao, W. B., Zeng, Y., Zhou, C. Q. & Jehle, R. (2013). Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in Zoology* 10, 10.
- Lozano, A. (2013). *Estudio comparado de la reproducción y cambios histológicos de las gónadas de la lagartija vivípara Sceloporus grammicus (Squamata: Phrynosomatidae) durante un ciclo anual en dos ambientes contrastantes*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Madsen, T. & Shine, R. (1993). Temporal variability in sexual selection on reproductive tactics and body size in male snakes. *American Naturalist* 141, 167–171.
- Mendoza-Quijano, F., Flores-Villela, O. & Sites, J. W. (1998). Genetic variation, Species status, and phylogenetic relationships in rose-bellied lizards (*variabilis* group) of the genus *Sceloporus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Copeia* 1998, 354–366.
- Michaud, E. J. & Echternacht, A. C. (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.
- Ngo, C. D., Ngo, B. V., Hoang, T. T., Nguyen, T. T. T. & Dang, H. P. (2015). Feeding ecology of the common sun skink, *Eutropis multifasciata* (Reptilia: Squamata: Scincidae), in the plains of central Vietnam. *Journal of Natural History* 49, 2417–2436.

- Polák, J. & Frynta, D. (2010). Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evolutionary Ecology* 24, 1255–1266.
- Ramírez-Bautista, A. & Pavón, N. P. (2009). Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 82, 553–563.
- Ramírez-Bautista, A., Ramos-Flores, O. & Sites, Jr. J. W. (2002). Reproductive cycle of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from north-central Mexico. *Journal of Herpetology* 36, 225–233.
- Ramírez-Bautista, A., García-Collazo, R. & Guillette, Jr. L. J. (2006). Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 51, 163–171.
- Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A., Marshall, J. C. & Smith, G. R. (2011). Effects of elevation on litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *Western North American Naturalist* 71, 215–221.
- Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B. P., Serrano Muñoz, C., Cruz-Elizalde, R. & Hernández-Salinas, U. (2014). Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zoologica* 95, 397–408.
- Ramírez-Bautista, A., Smith, G. R., Leyte-Manrique, A. & Hernández-Salinas, U. (2013). No sexual size-dimorphism in the Eastern spiny lizard, *Sceloporus spinosus*, from Guadalcázar, San Luis Potosi, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 58, 510–512.
- Rand, A. S. (1967). Ecology and social organization in *Anolis lineatopus*. *Proceedings of the United States National Museum* 122, 1–79.

- Read, J. L. (1999). Longevity, reproductive effort and movements of three sympatric Australian arid-zone geckos. *Australian Journal of Zoology* 47, 307–316.
- Roitberg, E. S. (2007). Variation in sexual dimorphism within a widespread lizard species. In *Sex, size and gender roles. Evolutionary studies of sexual size dimorphism*, 143–217. Fairbairn, D., Blanckenhorn, W. & Szekely, T. (eds). Oxford: Oxford University Press.
- Ruby, D. E. (1978). Seasonal changes in the territorial behaviour of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1978, 430–438.
- Ruby, D. E. & Baird, D. I. (1994). Intraspecific variation in behaviour: comparison between populations at different altitudes of the lizard *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Herpetology* 28, 70–78.
- Sacchi, R., Pellitteri-Rosa, D., Bellati, A., Di Paoli, A., Ghitti, M., Scali, S., Galeotti, P. & Fasola, M. (2013). Colour variation in the polymorphic common wall lizard (*Podarcis muralis*): An analysis using the RGB colour system. *Zoologischer Anzeiger* 252, 431–439.
- Schäuble, C. S. (2004). Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the grogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society* 82, 39–56.
- Schoener, T. W. (1967). The ecological significance of sexual size dimorphism in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155, 474–477.
- Sinervo, B. & Lively, C. M. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male reproductive strategies. *Nature* 380, 240–243.
- Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A. & Ballinger, R. E. (2003). Body size, sexual dimorphism, and clutch size in two populations of the lizard, *Sceloporus ochoterena*. *The Southwestern Naturalist* 48, 123–126.

- Stamps, J. A. (1983). Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, 149–160. Huey, R. B. & Pianka, E. R. (eds). Harvard University, Cambridge, MA.
- Stephenson, B. & Ramírez-Bautista, A. (2012). Did sexually dimorphic dorsal coloration evolve by a pre-existing bias in males in the lizard *Sceloporus minor*? *Evolutionary Ecology* 26, 1277–1291.
- Valdéz-González, M. A. & A. Ramírez-Bautista. (2002). Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from México. *Journal of Herpetology* 36, 36–43.
- Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2007). Feeding Ecology in the Natural World. In *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging Mode*, 141-172. Reilly, S. M., McBrayer, L. D. & Miles, D. B. (eds). Cambridge University Press.
- Wiens, J. J. (1999). Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266, 1529–1535.
- Wiens, J. J. (2001). Widespread loss of sexually-selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 517–523.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall New Jersey, United States.

Table 1. Environmental parameters for each of the four localities sampled for sexual-size dimorphism of *Sceloporus variabilis*.

Environmental characteristic	Populations			
	Cerro Azul, Veracruz	Metztitlán, Hidalgo	Atlapexco, Hidalgo	Alvarado, Veracruz
Elevation (m)	1100	1000	140	50
Vegetation type	Secondary vegetation/Coniferous forest	Xeric scrub	Tropical rain forest	Evergreen forest
Average annual Precipitation (mm)	1600	700	2000	3435-6435
Mean annual Temperature (°C)	22	18.5	20-22	27

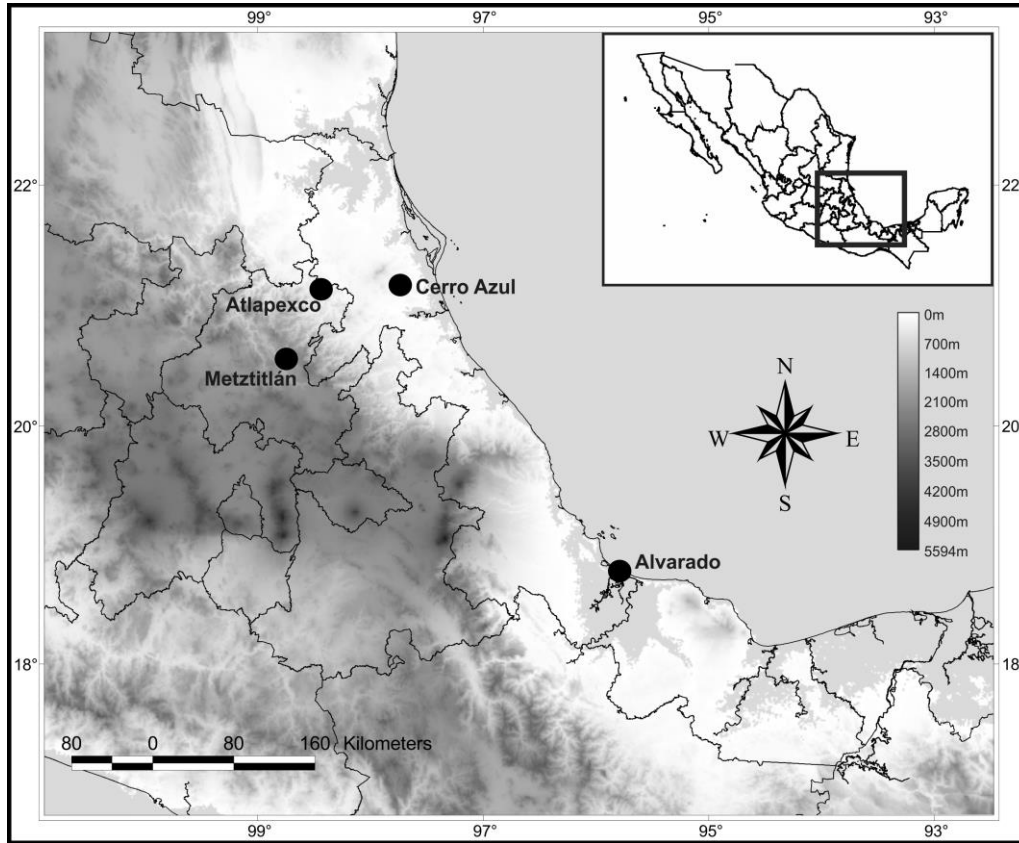
Table 2. Mean values (± 1 SE) of morphological characteristics (SVL = snout-vent length, HL = head length, HW = head width, FL = forearm length, and TL = tibia length) of adult males and females of *Sceloporus variabilis* from populations of Veracruz (Alvarado and Cerro Azul), and Hidalgo, Mexico (Atlapexco and Metztlán). Results of Kruskal-Wallis, testing differences by sex among populations.

Trait	Males				H	P	Females				H	P
	Alvarado (n = 224)	Atlapexco (n = 22)	Metztlán (n = 93)	Cerro Azul (n = 35)			Alvarado (n = 131)	Atlapexco (n = 25)	Metztlán (n = 23)	Cerro Azul (n = 20)		
SVL (mm)	59.95 \pm 0.37 (44.5-71)	65.6 \pm 1.64 (46.49-74.82)	62.20 \pm 0.70 (44-77.9)	63.1 \pm 1.37 (43-75)	39.86	<0.0001	50.92 \pm 0.36 (41.7-68.4)	54.10 \pm 0.94 (45-66)	57.89 \pm 1.38 (38.5-69.2)	54.35 \pm 0.97 (48-62)	35.86	<0.0001
HL (mm)	15.34 \pm 0.08 (10.8-18)	16.30 \pm 0.34 (12.7-18.39)	15.70 \pm 0.15 (11.3-18.72)	16.16 \pm 0.43 (8.4-19.5)	25.26	<0.0001	13.07 \pm 0.08 (10.5-16.7)	13.81 \pm 0.21 (12.2-16.7)	14.77 \pm 0.30 (10.79-17.62)	14.23 \pm 0.21 (12.8-15.7)	45.84	<0.0001
HW (mm)	10.70 \pm 0.08 (7.2-14.5)	11.56 \pm 0.48 (7.66-14.95)	11.25 \pm 0.15 (7.75-14.7)	12.82 \pm 0.34 (8.5-17.7)	41.54	<0.0001	9.05 \pm 0.09 (6-13)	9.44 \pm 0.31 (6.44-12.5)	8.52 \pm 0.30 (6.29-11.8)	10.53 \pm 0.20 (9.2-12.5)	33.71	<0.0001
FL (mm)	10.17 \pm 0.07 (7-13.5)	11.45 \pm 0.27 (8.91-13.05)	10.69 \pm 0.11 (7.4-12.59)	10.01 \pm 0.26 (6.4-13.5)	42.14	<0.0001	8.51 \pm 0.08 (5.8-11.4)	9.44 \pm 0.18 (7.8-11.2)	9.37 \pm 0.22 (7-11.29)	8.48 \pm 0.19 (7-9.9)	30.97	<0.0001
TL (mm)	15.13 \pm 0.09 (10.2-18.4)	17.22 \pm 0.38 (13.2-20.05)	15.13 \pm 0.14 (11-19.41)	16.09 \pm 0.44 (7.5-19.2)	37.81	<0.0001	12.84 \pm 0.08 (10.6-17.6)	13.82 \pm 0.26 (11.8-16.9)	13.90 \pm 0.38 (10-17.74)	13.54 \pm 0.20 (12.3-16)	30.58	<0.0001

Table 3. Mean values (± 1 SE) of morphological characteristics (SVL = snout-vent length, HL = head length, HW = head width, FL = forearm length, and TL = tibia length) of adult males and females of *Sceloporus variabilis* from populations of Veracruz (Alvarado and Cerro Azul), and Hidalgo (Atlapexco and Metztlán), Mexico. * = $P < 0.01$, the rest was $P < 0.001$, by *U* Mann-Whitney test.

Trait	Alvarado		Atlapexco		Metztlán		Cerro Azul	
	Males ($n = 224$)	Females ($n = 131$)	Males ($n = 22$)	Females ($n = 25$)	Males ($n = 93$)	Females ($n = 23$)	Males ($n = 35$)	Females ($n = 20$)
SVL (mm)	59.95 \pm 0.37 (44.5-71)	50.92 \pm 0.36 (41.7-68.4)	65.6 \pm 1.64 (46.49-74.82)	54.10 \pm 0.94 (45-66)	62.20 \pm 0.70 (44-77.9)	57.89 \pm 1.38 (38.5-69.2)*	63.1 \pm 1.37 (43-75)	54.35 \pm 0.97 (48-62)
HL (mm)	15.34 \pm 0.08 (10.8-18)	13.07 \pm 0.08 (10.5-16.7)	16.30 \pm 0.34 (12.7-18.39)	13.81 \pm 0.21 (12.2-16.7)	15.70 \pm 0.15 (11.3-18.72)	14.77 \pm 0.30 (10.79-17.62)	16.16 \pm 0.43 (8.4-19.5)	14.23 \pm 0.21 (12.8-15.7)
HW (mm)	10.70 \pm 0.08 (7.2-14.5)	9.05 \pm 0.09 (6-13)	11.56 \pm 0.48 (7.66-14.95)	9.44 \pm 0.31 (6.44-12.5)*	11.25 \pm 0.15 (7.75-14.7)	8.52 \pm 0.30 (6.29-11.8)	12.82 \pm 0.34 (8.5-17.7)	10.53 \pm 0.20 (9.2-12.5)
FL (mm)	10.17 \pm 0.07 (7-13.5)	8.51 \pm 0.08 (5.8-11.4)	11.45 \pm 0.27 (8.91-13.05)	9.44 \pm 0.18 (7.8-11.2)	10.69 \pm 0.11 (7.4-12.59)	9.37 \pm 0.22 (7-11.29)	10.01 \pm 0.26 (6.4-13.5)	8.48 \pm 0.19 (7-9.9)
TL (mm)	15.13 \pm 0.09 (10.2-18.4)	12.84 \pm 0.08 (10.6-17.6)	17.22 \pm 0.38 (13.2-20.05)	13.82 \pm 0.26 (11.8-16.9)	15.13 \pm 0.14 (11-19.41)	13.90 \pm 0.38 (10-17.74)	16.09 \pm 0.44 (7.5-19.2)	13.54 \pm 0.20 (12.3-16)

Fig. 1. Populations of high (Cerro Azul, Veracruz; Metztitlán, Hidalgo) and low elevations (Atlapexco, Hidalgo; Alvarado, Veracruz) of *Sceloporus variabilis* analysed in this study.



Geographic variation in sexual dimorphism and body size among populations of the widely distributed lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico

Raciel Cruz-Elizalde¹, Aurelio Ramírez-Bautista^{1, *}, and Pablo O. Aguilar²

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

²Laboratorio de Genética, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad Universitaria (Ciudad del Conocimiento), Carretera Pachuca-Tulancingo, Km 4.5 s/n, Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, CP. 42184, México

*Corresponding author: ramibautistaa@gmail.com

Abstract: Sexual dimorphism (SD) has been analyzed in the lizard group, where has been detected that males show larger morphological structures than females, mainly in *Sceloporus* genus. Similarly, body size variation has been analyzed according to environmental factors where populations of single species occur. Considering Bergmann rule, this suggests that body size of the individuals increases with accordance elevation and latitude increase, and therefore, with decreasing environmental temperature. In this study is analyzed the SD, geographic variation in body size, and tests Bergmann's rule hypothesis on 14 populations of the lizard *Sceloporus variabilis* which has wide distribution in Mexico. In all populations were recorded SD, males have larger morphological characteristics, such as snout-vent length (SVL), head length (HL), head with (HW), forearm length (FL), and tibia length (TL) than females. In addition, were detected three patterns of SD related to SVL, SD male-biased, a

moderate SD, and a group without apparent differences in body size. Females from 14 populations showed a positive correlation between SVL and elevation, and males between SVL and elevation and latitude, coinciding with Bergmann's rule. Sexual dimorphism recorded from 14 populations, geographic variation in body size, and the coincidence with Bergmann's rule, suggests that morphological characteristics are influenced by ecological factors (competition and defense of territory by males) and environmental factors (latitude, altitude, and environmental temperature) of populations. Studies analyzing the effect of temperature and seasonality on growth rate in each sex and population, as well as ecological, behavioral, and reproductive factors are needed to determine the main factors that promote geographic variation in SD and body size among populations of species with high range distribution as *S. variabilis* from this study.

Key words: Bergmann's rule, morphology, lizard, populations, wide distribution species.

Introduction

Body size is a fundamental aspect on physiology, reproduction, ecology, and natural history of the organisms (Schmidt-Nielsen, 1984; Schauble, 2004). In this sense, a high number of hypothesis and ecogeographical rules have been proposed to explain morphological variation at different spatial scales (Darwin, 1874; Fairbairn, 1997; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008). For example, Bergmann's rule states that body size of the individuals tend to increase according to elevation and latitude increase; therefore, with decreasing of the temperature (Bergmann, 1847; Blackburn *et al.*, 1999). This rule has been better explained in the groups of endotherms as mammals and birds (Ashton and Feldman, 2003; de Queiroz and Ashton, 2004) than ectotherms, such as lizards and snakes species (Angilletta *et al.*, 2004); however, in turtles group follow this rule (Ashton and Feldman, 2003).

On the other hand, the Rensch's rule that involves sexual dimorphism (which is defined as the difference in size and other morphological characteristics between males and females; Darwin, 1874; Andersson, 1994; Cox *et al.*, 2009) and describes variation (allometry) in body size between sexes. This rule is based in the hypothesis that the

evolution of body size of the female is more limited than the male, as it mentions that when males are the sex of larger size, sexual dimorphism increases as body size does, but when females are larger in body size, sexual dimorphism tend to decrease (Fairbairn, 1997). This rule has been tested in some biological groups, such as birds (Colwell, 2000; Székely *et al.*, 2004), lizards (Kratochvíl and Frynta, 2006; Cox and John-Alder, 2007), turtles (Stephens and Wiens, 2009), and amphibians (Liao and Chen, 2012).

Morphological characteristics, behavior, demography, physiology, and ecology variations between males and females, known as sexual dimorphism have been detected in diverse species and populations of single species (Andersson, 1994; Cox *et al.*, 2009). Therefore, there are two hypothesis that explain the evolution and direction of sexual dimorphism, (i) sexual selection hypothesis, which explains the larger body size of males in relation to the females due to remarkable competition among males for mating (Andersson, 1994; Fairbairn, 2013) or sperm competition (Byrne *et al.*, 2002), and (ii) natural selection hypothesis (selection by fecundity), where females present larger body size than males, showing greater advantage to the fecundity (Cox *et al.*, 2009). In this sense, sexual dimorphism female-biased are explained by fecundity, in which, larger body sizes in females are able to increase also clutch/litter size and egg size, and hence offspring size at birth (Andersson, 1994; Cox *et al.*, 2003). In biological groups have been recorded that in mammals, birds, and reptiles, males tend to present larger body size (Kratochvíl and Frynta, 2006), and in amphibians and fishes, females show larger body size (Liao *et al.*, 2013; Jonsson and Jonsson, 2015).

Lizard species group are good models because exhibit a great variation in body size, behavior, ecology, and other morphological structure between males and females which have been important to detect different grade of sexual dimorphism (Cox *et al.*, 2003, 2009). For example, in species of the families Tropiduridae, Teiidae, and Phrynosomatidae show a pronounced sexual dimorphism biased to males (Fitch, 1978; Brandt and Navas, 2013; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014), while in the families Pygopodidae and Diplodactylidae sexual dimorphism is biased to females (Read, 1999; Cox *et al.*, 2009). In Phrynosomatidae family, *Sceloporus* genus has been extensively studied to test variation and magnitude grade of sexual dimorphism (Fitch, 1978; Cox *et al.*, 2009). The *Sceloporus* genus have an extensive number of species (ca. 97 species; Leaché *et al.*, 2016), as *Anolis* (Losos *et al.*, 2006) and *Liolaemus* genus (Pincheira-

Donoso *et al.*, 2015). The high species diversity of *Sceloporus* genus is result of their wide distribution in latitude and altitude (Angilletta *et al.*, 2004; Ouifero *et al.*, 2011), therefore, species of this genus might expect a high variation in sexual dimorphism between males and females (Fitch, 1978; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014).

Sexual dimorphism in genus *Sceloporus* was identified by Fitch (1978), who found three patterns, male-biased, female-biased or no dimorphism (Fitch 1978; Cox *et al.*, 2003; Ramírez-Bautista *et al.*, 2013). These generalizations were based in a single population of the same species; however, at time it has been tested in species with wide range distribution that morphological characteristics between males and females might vary within (v. g., *Sceloporus siniferus*; Ramírez-Bautista *et al.*, 2015) and among populations (*S. spinosus*, Ramírez-Bautista *et al.*, 2013; *S. aeneus*, Ramírez-Bautista *et al.*, 2016).

At time is well documented that species distributed across broad geographic range often show high variation in morphology and life-history characteristics, and understanding the causes and consequences of this variation has been a central topic in evolutionary ecology from many decades ago (Horváthová *et al.*, 2013; Roitberg *et al.*, 2015). The knowledge of intrapopulational and intraspecific variation links micro-evolutionary to macro-evolutionary patterns process which allows understands the phenotype plasticity and its diversity (Roitberg *et al.*, 2015). It is expressed in species with high range of distribution, manifesting first the changes in the morphology of the individuals from each population, which is reflected in the success of survival and reproduction (Stearns, 1992). The evolution of the changes in sexual size dimorphism among population of single species could be consequence of environmental pressure of each site which organisms are living, then natural selection works on body size and other morphological characteristics of individuals from a population (Stearns, 1992).

Studies of patterns of intraspecific variation in sexual dimorphism are scarce (San-José *et al.*, 2012), and only few studies provide more extensive data on geographic variation among populations in lizard species (Ramírez-Bautista *et al.*, 2013, 2014; Hernández-Salinas *et al.*, 2014), and among species of *Sceloporus* genus (Ramírez-Bautista *et al.*, 2013). In these sense, the goal of this study was to test variation in sexual dimorphism (body size and others morphological structure) among populations of the lizard of wide distribution *Sceloporus variabilis* in Mexico. This species is small-

bodied-sized species, in general males have a SVL of 59 mm and females 51 mm (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). This lizard has terrestrial habits, using tree trunks and rocks for perching. It has a broad geographic range distribution from Southern Texas, USA, through Mexico and Central America (Smith *et al.*, 1993). In Mexico, its distribution occurs from Tamaulipas, Querétaro, San Luis Potosí and Hidalgo, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Tabasco and Yucatán, at an elevation from sea level to above 2000 m a.s.l. (Smith *et al.*, 1993).

For this study was considered 14 population of this species, those coming from different environmental conditions, such as vegetation type, elevation, latitude, temperature, rainfall, etc. The hypotheses of this study are: a) we expect variation in body size and others morphological structure among populations (sexual-size dimorphism) of the species, b) differences in pattern of sexual size-dimorphism between males and females among populations, and c) altitude and latitude influence in SVL of males and females (according to Bergmann's rule). These hypotheses are based in the theory of geographic variation on size and sexual size dimorphism among populations of lizard, due to environmental factors (e. g., temperature, elevation, latitude) and hypotheses about sexual-size dimorphism evolution (Horváthová *et al.*, 2013; Calderón-Espinosa and Barragán-Contreras, 2014; Hosseinian Yousefkhani *et al.*, 2014; Roitberg *et al.*, 2015).

Material and methods

Data collection

This study analyzes morphological characteristics of *S. variabilis* of 14 populations in Mexico (Fig. 1; Table 1; Appendix 1). Specimen data came from the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) of the Instituto de Biología, and Colección del Museo de Zoología, and Facultad de Ciencias (MZFC), both from Universidad Nacional Autónoma de México (Appendix 2). Because all specimens from each population were collected in different years, these were clustered together into their corresponding population.

Morphological analysis

Morphological descriptions and comparisons were restricted to adult males and females (determined by presence of vitellogenic follicles in ovary, or eggs in oviducts in females and enlarged testes and highly convoluted epididymides in males; unpublished data; Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). In all lizards examined we measured to the nearest 0.01 mm: snout-vent length (SVL: measured to nearest ± 0.01 mm), head length (HL: ± 0.01 mm; distance from the anterior tip of the rostral scale to the posterior margin of the left ear), and head width (HW: ± 0.01 mm; maximum width of the head, measured as the distance between the posterior margin of the left and right ears). Forearm length (FL: ± 0.01 mm) and tibia length (TL: ± 0.01 mm) were each measured from the elbow (FL) or knee (TL) to the pad of the foot.

Environmental data

For each population of *S. variabilis* represented among examined specimens, we obtained localization data (latitude and longitude) using the program ArcView (ESRI 1993). We extracted data on 19 bioclimatic variables and altitude based upon the geographical coordinates of populations (Appendix 1). Climate dates were downloaded from the World Clim database (<http://www.worldclim.org>; version 1.4; Hijmans *et al.*, 2005).

Data analysis

To analyze sexual dimorphism in the populations, morphological data were compared in the 14 populations by a Generalized Discriminant Function Analysis (GDFA) because data did not present a normal distribution (Zar, 1999). Likewise, populations were pooled according to the environmental factors by way of cluster analysis using the method of Ward and Euclidian distances (Zar, 1999).

To determine whether there morphological differences which are attributed to the region of distribution, individuals from 14 populations were compared by an GDFA considering sex as a categorical variable and with Mahalanobis distances obtained was done a tree of relationships using the groupings model UPGMA. Likewise, to assess whether variation between sexes determine differences among populations, was generated a matrix of weighted variance for each assessed attribute:

$$\frac{\sigma_M^2 + \sigma_F^2}{n_M + n_F} - 2$$

Where σ_F^2 corresponds to the variance of an attribute for females from a population, σ_M^2 correspond to the variance of males for the same attribute, n_F is the females number and n_M is the number of assessed males in a population. All this information was used to generate a cluster analysis by using Ward and Euclidian distances (Zar, 1999). Finally, to determine whether populations follow Bergmann's rule (larger sizes in high elevations and high latitudes) were performed correlations analysis among variables elevation, latitude, and temperature with body size of both sexes. We used a significance value of $P < 0.05$ for all analysis. Results are expressed as untransformed means \pm SE. Statistical analyses were performed using StatView IV (Abacus Concepts 1992) and STATISICA7.0 (StatSoft, Inc. Tulsa, OK, USA).

Results

Sexual dimorphism

In this study shows a high sexual dimorphism among analyzed species, where males from 14 populations showed greater dimensions than females in the morphological characteristics (Table 2). GDFA shows that together the five analyzed variables (SVL, HL, HW, FL and TL) vary between sexes, independently of the provenance of the population ($F_{5, 979} = 82.77, P < 0.001$). The variation is explained by a single factor related with HL ($r = 0.899$, Wilk's lambda = 0.977, $P < 0.001$), FL ($r = 0.896$, Wilk's lambda = 0.980, $P < 0.001$) and TL ($r = 0.846$, Wilk's lambda = 0.992, $P < 0.001$). However, eigenvalue is smaller to the unit (0.47); therefore, the variation between sexes might be better explained considering the population of provenance.

Cluster analysis according to environmental variables showed two groups of populations (localities; Fig. 2), which corresponds to a group of high and low latitude, except population of Hueytemalco, it is grouped with populations from southeast, and population of Tuxtla Gutierrez was grouped with populations from the north (Fig. 2).

Morphological variation among populations

Variation in morphological measures of each populations were recorded (Table 3), which were explained by three factors (F1 eigenvalue: 116.07, $\chi^2 = 202.20$, $df = 78, P < 0.001$; F2 eigenvalue: 22.50, $\chi^2 = 121.23$, $df = 60, P < 0.001$; F3 eigenvalue: 5.49, $\chi^2 = 67.56$, $df = 44, P = 0.012$) correlated with all morphometric variables assessed (Table

4). Mahalanobis distances for morphological attributes showed differences among sites (Table 5) that do not correspond with the obtained groups by the cluster analysis generated from environmental variables (Fig. 2, Table 4).

Variation in body size among population

Cluster analysis considering the analysis of weighted variance between sexes within each population showed three groups determined by the SVL (Table 6; Figs. 3 and 4). Group 1 makes up populations with higher variation of body size between sexes, group II are the populations with values of sexual dimorphism intermediate, and group III is formed by populations with a lower degree of difference of sexual dimorphism in SVL between sexes (Fig. 4; Table 6).

Bergmann's rule

Correlation analysis showed that females from 14 populations, SVL was positively correlated with elevation ($r = 0.230$, $P < 0.0001$) and negatively with temperature ($r = -0.199$, $P < 0.001$), and latitude ($r = -0.013$), however this latter was no significant ($P = 0.814$). While in males, SVL was positively correlated with elevation ($r = 0.142$, $P < 0.001$) and latitude ($r = 0.141$, $P < 0.001$), and negative with temperature ($r = -0.126$, $P = 0.003$).

Discussion

Sexual dimorphism

Sexual dimorphism has been detected in many traits of lizard species, such as morphology (Cooper and Vitt, 1989; Olson *et al.*, 2002; Verrastro, 2004), color pattern (Andrews and Stamps, 1994; Stephenson and Ramírez-Bautista, 2012), behavior (Cooper and Vitt, 1989; Olson *et al.*, 2002), or niche divergence (Hierlihy *et al.*, 2013). In this study was identified a significant sexual size dimorphism male-biased between sexes in each population analyzed considering five morphological structures (SVL, HL, HW, FL and TL), similar to others studies in populations and species of *Sceloporus* genus (Valdéz-González and Ramírez-Bautista, 2002; Ramírez-Bautista *et al.*, 2013).

Sexual dimorphism pattern found among populations of *S. variabilis* could be explained in two ways, 1) sexual selection, where larger males in SVL will have advantage over smaller ones on access to females, care and defense of territory, male-

male combat (Stamps, 1983; Cox *et al.*, 2003), and other attributes such as foraging quantity and quality of preys (Ngo *et al.*, 2015), and (2) differential growth rate (van der Have and de Jong, 1996; Sears and Angilletta, 2004). On the other hand, sexual dimorphism found in *S. variabilis* also may be explained that males reach minimum sexual maturity at larger sizes than females (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). For example, this pattern has been recorded in species populations from temperate (Cruz-Elizalde and Ramírez-Bautista, 2016) and tropical environments (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). In this sense, the difference in growth rate between sexes determines trajectory and degree of sexual dimorphism (Abell, 1998, Cox *et al.*, 2003), and this is what should be happening with males and females from all populations of *S. variabilis* of this study.

Sexual dimorphism male-biased is a pattern widely tested in territorial species and with high densities populations (Stamps, 1983, 1999). In *Sceloporus* genus has been recorded that its species are territorial (Stephenson and Ramírez-Bautista, 2012), for example, populations of *S. minor* has been observed sexual dimorphism in larger SVL males than females, in addition males have more bright colors than females (Stephenson and Ramírez-Bautista, 2012; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014). In this regard, similar pattern may be occurring in these analyzed populations of *S. variabilis*, because are recorded greater dimensions of the morphological structures (SVL, head length or width length) in males than females (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006); in addition, the species shows a marked variation in color pattern between sexes. Males exhibit ventral patches of color purple and pink, which are more conspicuous during reproductive season (Fitch, 1978; Cox and Kahrl, 2015), while in females, color pattern consists of ventral patches of light gray tones.

In addition to the morphological structures above mentioned for populations of *S. variabilis*, males had greater dimensions of the head. This data suggests that in addition to defense of territory, males from distinct populations may be occupying different resources associated with head dimensions, and therefore of mandibular structure. In this sense, some authors have pointed out that sexual dimorphism is caused by competition for resources (hypothesis of niche divergence; Schoener, 1967; Hierlihy *et al.*, 2013), where each sex can use the same resource, in different grade or way. This differential use of resources as food, microhábitat or territory can promote morphological differences in morphological structures. For example, is well known that

head dimensions are related with use of microhábitat (Arnold, 1998) or feeding habit (Vitt and Cooper, 1985; Kaliontzopoulou *et al.*, 2008; Ngo *et al.*, 2015), where males had larger head than females; however, a high number of studies that analyze the diet and prey sizes with head dimensions, which are necessary to test this hypothesis in *S. variabilis* populations.

Variation in body size among populations

Body size (SVL) was the attribute with greater variation between males and females, allowing establishing graphically an environmental correspondence. In this sense were detected three patterns of sexual dimorphism related with SVL, (1) sexual dimorphism male-biased in populations from south of Mexico, (2) a moderate sexual dimorphism between sexes and populations of central Mexico, and (3) a group without apparent differences among sizes (SVL) corresponding to the northern populations (Figs. 3 and 4). The variation in sexual dimorphism among populations of *S. variabilis* also was observed in other lizard species as *S. spinosus* (Valdéz-González and Ramírez-Bautista, 2002; Ramírez-Bautista *et al.*, 2013) or *S. formosus* (Ramírez-Bautista and Pavón, 2009).

Differences (geographic variation) in body size between sexes, and among populations of the same species has been mentioned in terms of fecundity (larger females at high latitudes or elevations; Michaud and Echternacht, 1995; Pincheira-Donoso and Hunt, 2015), seasonality (differences in seasonality in environments of high and low latitudes; Castilla *et al.*, 1999; Uller and Olsson, 2003), environmental factors as temperature (Burns *et al.*, 2009; Georga and Koumoundourous, 2010), population densities (Zamudio, 1998) or growth rates (Olalla-Tárraga and Rodríguez, 2007; Horváthová *et al.*, 2013). For example, Zamudio (1998) found in three species of the genus *Phrynosoma* sexual dimorphism female-biased, which was explained by decreasing male SVL mean due to low competition male-male. In this sense, populations with low densities, males that reach sexual maturity at smaller sizes exhibit high mobility and allocate a greater time in the search for partner to mate, which will be favored over those that take large time to reach sexual maturity (Zamudio, 1998).

Variation in body size between sexes and populations of *S. variabilis* is geographically biased, where populations from southern Mexico showed a biggest

difference. Similar pattern was found among populations of *Pseudomugil signifer* (Kelly *et al.*, 2013). These authors tested that populations placed toward lower latitudes showed remarkable sexual dimorphism that populations from northern of the species distribution. Populations of *S. variabilis* from southern Mexico inhabit in sites with different environmental conditions to those from northern (Fig. 4), while southern populations live in tropical environment of low elevation. Therefore, geographic pattern of size at maturity in females and males as well variation in morphological traits will reflect the cost and benefits in relation to the length of activity season (Sears, 2005; Horváthová *et al.*, 2013). Several studies have documented that the rate and duration of somatic growth determine when sexual maturity is reached, then females that are active for a higher number of days should grow more per year and may mature sooner at a smaller size (Adolph and Porter, 1993); which could be applied for small-body-sized species, short life, and multiples clutches during reproductive season as *S. variabilis* (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006).

On the same context, reduction in the degree of variation in body size between sexes and among populations suggest that diverse ecological factors, such as feeding habits, microhabitat use, or vegetation structure and substrate use are similar among populations; therefore, this variation in body size is given by the form and not by the size between sexes (Butler *et al.*, 2000; Kelly *et al.*, 2013). This pattern has been widely tested in populations and species of the genus *Anolis* (Losos, 2009); for example, territorial species occupying fallen logs as microhabitat in open areas show higher variation in sexual dimorphism than non-territorial species that occupying trees or shrubs (Butler *et al.*, 2007). Similar pattern may be happening in *S. variabilis* because it has a wide range of distribution, therefore inhabits different vegetation types and use different microhabitat types (Smith *et al.*, 1993). In this sense, it is necessary to assess geographic variation in some morphological structures and life history of populations of this species and its relation with ecological (microhabitats), such as in *Anolis* genus (Losos *et al.*, 2006; Losos, 2009) or environmental (temperature) factors as in fishes *Danio rerio* (Georga and Koumoundoros, 2010) and *Poecilia reticulata* (Burns *et al.*, 2009) to determine whether morphological variation is due to body size or body shape in the populations.

Bergmann's rule in Sceloporus variabilis

The trend of an increase in body size with increasing latitude and elevation, while decrease temperature it is a tested rule in mammals (Ashton *et al.*, 2001) and birds (James, 1970; Zink and Remsen, 1986; Ashton, 2002). While in reptiles, Bergmann's rule is followed by groups as turtles (Ashton and Feldman, 2003; de Queiroz and Ashton, 2004) and some lizard species, such as in genus *Sceloporus* from North America (Angilletta *et al.*, 2004), *Liolaemus* in South America (Cruz *et al.*, 2005), and *Takydromus septentrionalis* in Asia (Du *et al.*, 2005). However, in all species of genus *Liolaemus*, the rule is not fulfilled (Pincheira-Donoso *et al.*, 2007, 2008).

According to correlation analysis between female and male body size and the environmental factors associated to the Bergmann's rule as latitude, elevation, and temperature, females follow a similar pattern to the Bergmann's rule with elevation ($P < 0.0001$), while males with elevation and latitude ($P < 0.001$ in both cases). This pattern is similar to those recorded for species of the genus *Sceloporus*, such as *S. undulatus*, *S. jarrovi*, *S. virgatus*, and *S. occidentalis* (Angilletta *et al.*, 2004), and different to *S. graciosus* or *S. grammicus* (Sears, 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2011), which do not follow Bergmann's rule.

A larger size in populations from high elevations and latitude is explained by slow growth and late maturity where temperatures are lower (temperate environments) than environments with higher temperatures (tropical environments; Stearns, 1992). Late maturity represents advantages in female body size because has been observed that high number of oviparous species that occurring in high elevations and latitude (Du *et al.*, 2014) exhibits larger body size than species and populations of single species from low elevations (Forsman and Shine, 1995; Ji and Wang, 2005). Likewise, as result of this increase in female body size, females of larger body size show larger clutch size, larger individual eggs or both; therefore the offspring of these females should have larger body sizes at birth than populations that inhabit lower elevations and latitudes (Du *et al.*, 2005). This pattern is explained by the advantages obtained by offspring when born at larger size in exhibiting higher survival and growth rates in temperate environments (Sibly and Calow, 1983; Fischer *et al.*, 2003) than smaller offspring from warmer or more tropical environments (Du *et al.*, 2014).

Acknowledgements

We thank Víctor Hugo Reynoso for allowing the second author to review specimens at the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) from the Universidad Nacional Autónoma de México. We thank Abraham Lozano for the map of populations. This study is part of the PhD research of the senior author (RCE) under the Biodiversidad y Conservación programme at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to the senior author (RCE, Number 360243) by CONACyT and fieldwork was sponsored by CONABIO (project JM001) and Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a.

Literature Cited

- Abell, A. J. 1998. The effect of exogenous testosterone on growth and secondary sexual character development in juveniles of *Sceloporus virgatus*. *Herpetologica*, 54: 533-543.
- Adolph, S. C., and W. P. Porter. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist*, 142: 273-295.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Andrews, R. M. and J. A. Stamps. 1994. Temporal variation in sexual size dimorphism of *Anolis limifrons* in Panama. *Copeia* 1994: 613-622.
- Angilletta, Jr. M. J., P. H. Niewiarowski, A. E. Dunham, A. D. Leaché, and W. P. Porter. 2004. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with Sceloporine lizards. *The American Naturalist*, 164: 168-183.
- Arnold, E. N. 1998. Cranial kinesis in lizards: variations, uses and origins. *Evolutionary Biology* 30: 323-357.
- Ashton, K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology* 80: 708-716.
- Ashton, K. G. and Feldman, C. R. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151-1163.
- Ashton, K. G., M. C. Tracy, and A. de Queiroz. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist* 156: 390-415.

- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical population of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8: 160-180.
- Bergmann, C. 1847. Ueber die Verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Gottinger Studien* 3: 595–708.
- Byrne, P. G., J. D. Robert, and L. W. Simmons. 2002. Sperm competition selects for increased testes mass in Australian frogs. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 347–355.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston, and N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-174.
- Brandt, R. and C. A. Navas. 2013. Body size variation across climatic gradients and sexual size dimorphism in Tropidurinae lizards. *Journal of Zoology* 290: 192-198.
- Burns, J. G., P. Di Nardo, and F. H. Rodd. 2009. The role of predation in variation in body shape in guppies *Poecilia reticulata*: A comparison of field and common garden phenotypes. *Journal of Fish Biology* 75: 1144-1157.
- Butler, M. A., T. W. Schoener, and J. B. Losos. 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Evolution* 54: 259–272.
- Butler, M. A., S. A. Sawyer, and J. B. Losos. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature* 447: 202–205.
- Castilla, A. M., R. Van Damme, and D. Bauwens. 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica* 8: 253-274.
- Calderón-Espinosa, M. A. and L. A. Barragán-Contreras. 2014. Geographic body size and shape variation in a mainland *Anolis* (Squamata: Dactyloidae) from Northwestern South America (Colombia). *Acta Biológica Colombiana* 19: 167-174.
- Colwell, R. K. 2000. Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *American Naturalist* 156: 495–510.
- Cooper, Jr. W. E. and L. J. Vitt. 1989. Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *The American Naturalist* 133: 729-733.

- Cox, R. M. and H. B. John-Adler. 2007. Growing apart together: the development of contrasting sexual size dimorphism in sympatric *Sceloporus* lizards. *Herpetologica* 63: 245-257.
- Cox, R. M., S. L. Skelly, and H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653–1669.
- Cox, R. M., D. S. Stenquist, and R. Calsbeek. 2009. Testosterone, growth, and the evolution of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1586-1598.
- Cox, R. M. and A. F. Kahrl. 2015. Sexual selection and sexual dimorphism. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*. Pp. 78–108. Rheubert, J. L., D. S. Siegel, and S. E. Trauth (eds). CRC Press, Florida, United States.
- Cruz, F. B., L. A. Fitzgerald, R. E. Espinoza, and J. A. Schulte II. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559-1574.
- Cruz-Elizalde, R. and A. Ramírez-Bautista. 2016. Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution* 6: 1753-1768.
- Darwin, C. 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. D. Appleton & Company, New York, USA.
- de Queiroz, A., and K. G. Ashton. 2004. The phylogeny of a species-level tendency: species heritability and possible deep origins of Bergmann's rule in tetrapods. *Evolution* 58: 1674–1684.
- Du, W. J., X. Ji, J. P. Zhang, X. F. Xu, and R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 443–453.
- Du, W. G., T. R. Robbins, D. A. Warner, T. Langkilde, and R. Shine. 2014. Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative Zoology* 9: 360–371.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1993. *Understanding GIS: The ARC/INFO Method*. ESRI. Redlands, California.

- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 659–687.
- Fairbairn, D. J. 2013. *Odd Couples. Extraordinary Differences between the Sexes in the Animal Kingdom*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, USA, UK.
- Fischer, K., P. M. Brakefield, and B. J. Zwaan. 2003. Plasticity in butterfly egg size: why larger offspring at lower temperatures? *Ecology* 84: 3138–3147.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin*, 561: 441-461.
- Forsman, A., and R. Shine. 1995. Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Functional Ecology* 9: 818–828.
- Georga, I. and G. Koumoundouros. 2010. Thermally induced plasticity of body shape in adult zebrafish *Danio rerio* (Hamilton, 1822). *Journal of Morphology* 271: 1319–1327.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, N. P. Pavón, and L. F. Rosas Pacheco. 2014. Morphometric variation in island and mainland populations of two lizard species from the Pacific Coast of Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 87: 21.
- Hijmans, R. J., L. Guarino, A. Jarvis, A. O'Brien, R. Mathur, P. Bussink, C. M. Cruz, I. Barrantes, and E. Rojas. 2005. DIVAGIS version 5.2 manual. Available at: www.diva-gis.org.
- Hierlihy, C. A., R. Carcía-Collazo, C. B. Chavez Tapia, and F. F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus* support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra* 49: 1-6.
- Horváthová, T., C. R. Cooney, P. S. Fitze, T. A. Oksanen, D. Jelic, I. Ghira, T. Uller, and D. Jandzik. 2013. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. *Ecology and Evolution* 3: 2424–2442.
- Hosseinian Yousefkhani, S. S., M. Yousefi, A. Mohammadpour, R. Masroor, and N. Rastegar-Pouyani. 2014. Phenotypic variation in males of the agamid lizard *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831) across a wide geographic range. *Herpetologica* 70: 464–471.
- James, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365–389.

- Ji, X. and Z. W. Wang. 2005. Geographic variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs of the Chinese cobra (*Naja atra*). *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 27–40.
- Jonsson, B. and N. Jonsson. 2015. Sexual size dimorphism in anadromous brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 87: 187–193.
- Kaliontzopoulou, A., M. A. Carretero, and G. A. Llorente. 2008. Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 111–124.
- Kelly, C. D., K. E. Folinsbee, D. C. Adams, and M. D. Jennions. 2013. Intraspecific sexual size and shape dimorphism in an Australian freshwater fish differs with respect to a biogeographic barrier and latitude. *Evolutionary Ecology*, 40: 408–419.
- Kratochvíl, L. and D. Frynta. 2006. Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 527–532.
- Leaché, A. D., B. L. Banbury, C. W. Linkem, and A. Nieto-Montes de Oca. 2016. Phylogenomics of a rapid radiation: Is chromosomal evolution linked to increased diversification in North American spiny lizards (Genus *Sceloporus*)? *BMC Evolutionary Biology*, 16: 63.
- Liao, W. B. and W. Chen. 2012. Inverse Rensch-rule in a frog with female-biased sexual size dimorphism. *Naturwissenschaften*, 99: 427–431.
- Liao, W. B., Y. Zeng, C. Q. Zhou, and R. Jehle. 2013. Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in Zoology* 10: 10.
- Losos, J. B., R. E. Glor, J. J. Kolbe, and K. Nicholson. 2006. Adaptation, speciation, and convergence: a hierarchical analysis of adaptative radiation in Caribbean *Anolis* lizards. *Ann Missouri Bot Gard*, 93: 24–33.
- Losos, J. B. 2009. *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. Univ. of California Press, Berkeley, CA.
- Michaud, E. J. and 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.

- Ngo, C. D., B. V. Ngo, T. T. Hoang, T. T. T. Nguyen, and H. P. Dang. 2015. Feeding ecology of the common sun skink, *Eutropis multifasciata* (Reptilia: Squamata: Scincidae), in the plains of central Vietnam. *Journal of Natural History*, 49: 2417-2436.
- Olalla-Tárraga, M. A. and M. A. Rodríguez. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography* 16: 606–617.
- Olsson, M., R. Shine, E. Wapstra, B. Ujvari, and T. Madsen. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: The role of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, 56: 1538-1542.
- Oufiero, C. E., G. E. A. Gartner, S. C. Adolph, and T. J. Garland. 2011. Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution* 65: 3590–3607.
- Pincheira-Donoso, D., T. Tregenza, and D. J. Hodgson. 2007. Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the *boulengeri* clade: a contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2067–2071.
- Pincheira-Donoso, D., D. J. Hodgson, and T. Tregenza. 2008. The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology* 8: 68.
- Pincheira-Donoso, D. and J. Hunt. 2015. Fecundity selection theory: concepts and evidence. *Biological Reviews*. doi: 10.1111/brv.12232
- Pincheira-Donoso, D., L. P. Harvey, and M. Ruta. 2015. What defines an adaptive radiation? Macroevolutionary diversification dynamics of an exceptionally species-rich continental lizard radiation. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 153.
- Ramírez-Bautista, A. and N. P. Pavón. 2009: Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 553–563.
- Ramírez-Bautista, A., R. García-Collazo, and L. J. Guillette Jr. 2006. Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*,

- from coastal areas of southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 51: 163–171.
- Ramírez-Bautista, A., A. Leyte-Manrique, J. C. Marshall, and G. R. Smith. 2011. Effects of litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *Western North American Naturalist* 71: 215-221.
- Ramírez-Bautista, A., G. R. Smith, A. Leyte-Manrique, and U. Hernández-Salinas. 2013. No sexual size-dimorphism in the Eastern spiny lizard, *Sceloporus spinosus*, from Guadalcázar, San Luis Potosi, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 58: 510–512.
- Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde, and U. Hernández-Salinas. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zoologica (Stockholm)* 95: 397–408.
- Ramírez-Bautista, A., R. Luria-Manzano, R. Cruz-Elizalde, N. P. Pavón, and L. D. Wilson. 2015. Variation in reproduction and sexual dimorphism in the long-tailed Spiny Lizard *Sceloporus siniferus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Southern Pacific Coast of Mexico. *Salamandra* 51:73–82.
- Ramírez-Bautista, A., A. Lozano, U. Hernández-Salinas, and R. Cruz-Elizalde. 2016. Female reproductive characteristics among populations of the oviparous lizard *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Herpetologica* 72:196–201.
- Read, J. L. 1999. Longevity, reproductive effort and movements of three sympatric Australian arid-zone geckos. *Australian Journal of Zoology* 47: 307–316.
- Roitberg, E. S., G. V. Eplanova, T. I. Kotenko, F. Amat, M. A. Carretero, V. N. Kuranova, N. A. Bulakhova, O. I. Zinenko, and V. A. Yakovlev. 2015. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 613–629.
- San-José, L. M., V. González-Jimena, and P. S. Fitze. 2012. Pattern of phenotypic variation reveal substantial differentiation in sexual dimorphism of three *Psammodromus* (Squamata, Lacertidae) species. *Contributions to Zoology*, 81: 181-197.
- Schäuble, C. S. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across

- geographical and environmental space in the grogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 39–56.
- Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual size dimorphism in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155: 474-477.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press; New York, NY.
- Sears, M. W. 2005. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: The role of thermal constraints on activity. *Oecologia* 143: 25-36.
- Sears, M. W. and M. J. Angilletta, Jr. 2004. Body size clines in *Sceloporus* lizards: Proximate mechanisms and demographic constraints. *Integrative & Comparative Biology*, 44: 433-442.
- Sibly, R., and P. Calow. 1983. An integrated approach to life-cycle evolution using selective landscapes. *Journal of Theoretical Biology* 102: 527–547.
- Smith, H.M., G. Pérez-Higareda, and D. Chiszar. 1993. A review of the members of the *Sceloporus variabilis* lizard complex. *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 29: 85–125.
- Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Pp. 149-160. Huey, R. B. and E. Pianka (eds). Harvard University, Cambridge, MA.
- Stamps, J. A. 1999. Relationships between female density and sexual size dimorphism in samples of *Anolis sagrei*. *Copeia* 1999: 760-765.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press, New York, NY.
- Stephens, P. R. and J. Wiens. Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63(4): 910–925.
- Stephenson, B. and Ramírez-Bautista, A. 2012. Did sexually dimorphic dorsal coloration evolve by a pre-existing bias in males in the lizard *Sceloporus minor*? *Evolutionary Ecology* 26: 1277–1291.
- Székely, T., R. P. Freckleton, and J. D. Reynolds. 2004 Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 12 224–12 227.
- Uller, T. and M. Olsson. 2003. Life in the land of the midnight sun: are northern lizards adapted to longer days? *Oikos*, 101: 317-322.
- van der Have, T. M. and G. de Jong. 1996. Adult size in ectotherms: Temperature

- effects on growth and differentiation. *Journal of Theoretical Biology* 183: 329–340.
- Valdéz-González, M. A. and A. Ramírez-Bautista. (2002). Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from México. *Journal of Herpetology* 36: 36–43.
- Verrastro, L. 2004 Sexual dimorphism in *Liolaemus occipitalis* (Iguania, Tropiduridae). *Iheringia* 94: 45-48.
- Vitt, L. J. and W. E. Jr. Cooper. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 995-1002.
- Zamudio, K. R. 1998. The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizards (Phrynosoma). *Evolution* 52: 1821–1833.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall New Jersey, United States. 663 p.
- Zink, R. M., and J. V. Remsen, Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. In: *Current ornithology*. Pp. 1–69. R. F. Johnston, ed. Vol. 4. Plenum Press, New York.

Table 1. Populations, code of population, elevation (m), and simple size of males and females from 14 populations of *Sceloporus variabilis* in Mexico. South-vent length (SVL), head length (HL), head width (HW), forearm length (FL) and tibia length (TL; $0.01 \text{ mm} \pm 1 \text{ SE}$).

Population	Code of population	Elevation (m)	Sex/n	Sex/n	SVL (mm)	HL (mm)	HW (mm)	FL (mm)	TL (mm)
Sanchez Maga, Tabasco	A	5	F	4	52.75 ± 2.06 (50-55)	13.68 ± 0.50 (13-14.2)	9.8 ± 0.65 (9.1-10.6)	9 ± 0.80 (8-9.9)	13.25 ± 0.5 (13-14)
			M	7	57.71 ± 8.88 (43-68)	15.16 ± 1.97 (11.8-17.2)	11.26 ± 1.54 (8.5-12.8)	9.63 ± 1.54 (7.1-11.2)	15.37 ± 2.21 (11.3-18.4)
Ciudad Madero, Tamaulipas	B	10	F	11	51.85 ± 5.69 (43-63)	13.6 ± 1.25 (12-16.1)	9.48 ± 0.97 (8.1-11.8)	8.08 ± 0.90 (6.7-9.8)	13.4 ± 1.43 (11.2-16.8)
			M	17	60.72 ± 7.99 (50-75)	15.01 ± 2.33 (8.2-18.3)	11.21 ± 1.47 (9-13.8)	9.63 ± 1.08 (7.7-11)	14.99 ± 2.21 (9.9-18)
Alvarado, Veracruz	C	60	F	132	50.96 ± 4.14 (41.7-68.4)	13.09 ± 1.00 (10.5-16.7)	9.06 ± 1.12 (6-13)	8.52 ± 1.00 (5.8-11.4)	12.85 ± 0.93 (10.6-17.6)
			M	225	59.96 ± 5.64 (44.5-71)	15.34 ± 1.28 (10.8-18)	10.71 ± 1.22 (7.2-14.5)	10.18 ± 1.06 (7-13.5)	15.14 ± 1.35 (10.2-18.8)
Los Tuxtlas, Veracruz	D	115	F	59	53.16 ± 5.41 (42-65)	13.76 ± 1.24 (11.2-17)	9.95 ± 1.02 (7.8-12.8)	8.75 ± 0.89 (6.8-11.3)	13.35 ± 1.57 (9.8-18)
			M	102	58.37 ± 6.56 (41-70)	15.06 ± 1.39 (10.6-17.6)	11.31 ± 1.08 (8.2-13.6)	9.85 ± 1.17 (6.1-12)	14.99 ± 1.79 (7.2-18)
Palenque, Chiapas	E	187	F	7	54.97 ± 6.33 (46-63.4)	13.43 ± 1.42 (11.2-15.2)	10.03 ± 0.72 (9.2-10.9)	8.94 ± 1.11 (7.4-10.2)	13.41 ± 1.67 (11.5-15.8)
			M	5	56.48 ± 5.68 (50-65)	15.1 ± 0.86 (14.2-16.5)	11.74 ± 0.45 (11.2-12.4)	10.58 ± 0.77 (9.4-11.2)	14.48 ± 2.24 (12.8-17.4)
Tuxtepec, Oaxaca	F	254	F	11	55.36 ± 5.84 (46-65)	14.22 ± 0.98 (12.8-16)	10.89 ± 1.29 (9.2-13.4)	8.61 ± 0.83 (7.1-9.9)	13.5 ± 1.53 (11-15.7)
			M	4	58.55 ± 8.73 (47-68.2)	15.33 ± 1.54 (13.6-16.9)	11.38 ± 1.71 (9.7-12.9)	9 ± 2.26 (7.1-12.2)	14.2 ± 2.79 (11.2-17.8)
Santiago Jalahui, Oaxaca	G	293	F	24	54.63 ± 4.92 (42-61)	13.85 ± 0.92 (11.4-15.2)	10.11 ± 0.89 (8.4-12.3)	8.95 ± 0.96 (6.9-10.2)	13.94 ± 1.37 (11-15.9)
			M	22	62.84 ± 6.54 (46-72)	16.13 ± 1.47 (11.7-17.8)	12.22 ± 1.19 (9.4-14)	10.82 ± 1.35 (6.7-12.8)	17.06 ± 1.87 (12.8-20)
Huejutla, Hidalgo	H	369	F	11	54.82 ± 6.00 (45-66)	14.05 ± 1.38 (12.2-16.7)	10.3 ± 1.04 (9-12.5)	9.5 ± 1.11 (7.8-11.2)	14.38 ± 1.59 (11.8-16.9)
			M	7	65.0 ± 7.26 (50-70)	16.14 ± 1.88 (12.7-18.2)	12.86 ± 1.02 (9.6-14)	10.56 ± 1.02 (9-11.8)	16.83 ± 2.09 (13.2-19)
Valle Nacional, Oaxaca	I	800	F	8	58.88 ± 5.30 (54-70)	14.46 ± 1.08 (13.3-16.8)	10.84 ± 1.28 (9.5-13.3)	9.78 ± 0.99 (8.6-11.8)	14.64 ± 1.36 (13.4-17.8)
			M	10	59.68 ± 9.30 (47-75)	15.64 ± 2.04 (13-19)	11.82 ± 1.48 (10-14.3)	10.91 ± 2.90 (7-14.8)	16.11 ± 2.85 (12.7-20.2)
Tuxtla Gutierrez, Chiapas	J	847	F	7	55.71 ± 3.55 (51-60)	14.49 ± 0.59 (13.3-15)	10.24 ± 0.52 (9.2-10.7)	9.5 ± 0.42 (9-10)	14 ± 1.16 (12.2-15.8)
			M	7	58.44 ± 11.39 (45-72)	15.56 ± 2.32 (12.8-18.4)	11.89 ± 1.88 (9.3-14.1)	10.46 ± 2.11 (7.5-12.9)	15.49 ± 3.37 (11.2-20.1)
Cerro Azul, Veracruz	K	1000	F	20	54.35 ± 4.37 (48-62)	14.23 ± 0.96 (12.8-15.7)	10.53 ± 0.91 (9.2-12.5)	8.49 ± 0.88 (7-9.9)	13.55 ± 0.93 (12.3-16)
			M	35	63.10 ± 8.15 (43-75)	16.16 ± 2.59 (8.4-19.5)	12.82 ± 2.04 (8.5-17.7)	10.02 ± 1.58 (6.4-13.5)	16.10 ± 2.66 (7.5-19.2)
Xalapa, Veracruz	L	1340	F	5	52.16 ± 6.70 (44.4-61.5)	13.24 ± 1.47 (12-15.6)	9.8 ± 0.80 (9-10.8)	8.84 ± 0.77 (8-9.8)	13.6 ± 2.07 (11-16)
			M	11	62.36 ± 5.01 (55-72.3)	15.97 ± 1.05 (14.2-17.9)	11.59 ± 1.09 (10.5-14)	10.36 ± 0.85 (9.6-12)	15.39 ± 1.07 (14-17.2)

Variación geográfica en las características de historia de vida entre poblaciones de Sceloporus variabilis (Squamata: Phrynosomatidae)

Hueytemalco, Puebla	M	1373	F	25	54.48 ± 5.14 (43-65)	13.98 ± 1.05 (11.4-16.2)	10.49 ± 0.89 (8.9-12.9)	8.45 ± 0.87 (6.8-10.7)	13.42 ± 1.53 (10-16.6)
			M	24	61.83 ± 8.76 (41-74)	15.91 ± 2.39 (9-18.8)	12.81 ± 2.10 (8.5-17.6)	10.49 ± 2.18 (7-18.2)	16.17 ± 2.18 (10.7-18.4)
Metztitlán, Hidalgo	N	1480	F	5	56.34 ± 8.23 (46.7-63)	14.34 ± 1.80 (12-15.7)	10.58 ± 1.45 (9-11.8)	8.72 ± 1.58 (7-10.4)	14.14 ± 3.06 (10-17)
			M	80	61.58 ± 6.77 (44-72)	15.48 ± 1.40 (11.3-17.9)	11.63 ± 1.13 (8.5-14.7)	10.56 ± 1.06 (7.4-12.2)	14.81 ± 1.10 (11-17.2)

Table 2. Average of morphological characteristics of females and males from 14 populations of *Sceloporus variabilis* (± 1 SE).

Morphological characteristics	Males	Females
SVL	60.34 \pm 6.76	52.90 \pm 5.16
HL	15.43 \pm 1.59	13.59 \pm 1.16
HW	11.35 \pm 1.48	9.74 \pm 1.20
FL	10.20 \pm 1.30	8.68 \pm 0.99
TL	15.28 \pm 1.78	13.31 \pm 1.36

Table 3. Average of morphological characteristics among populations (± 1 SE).

Population	SVL (mm)	HL (mm)	HW (mm)	FL (mm)	TL (mm)
Sanchez Maga	55.48 \pm 1.21	14.56 \pm 0.35	10.68 \pm 0.37	9.36 \pm 0.07	14.60 \pm 0.36
Ciudad Madero	56.29 \pm 6.27	14.31 \pm 1.00	10.35 \pm 1.22	8.861 \pm 1.09	14.20 \pm 1.13
Alvarado	56.56 \pm 0.10	14.49 \pm 0.02	10.09 \pm 0.02	9.55 \pm 0.02	14.27 \pm 0.03
Los Tuxtlas	55.91 \pm 0.78	14.45 \pm 0.19	10.70 \pm 0.17	9.35 \pm 0.14	14.20 \pm 0.26
Palenque	55.79 \pm 0.27	14.31 \pm 0.27	10.87 \pm 0.18	9.78 \pm 0.21	13.94 \pm 0.18
Tuxtepec	56.49 \pm 1.60	14.60 \pm 0.37	11.00 \pm 0.16	8.62 \pm 0.22	13.64 \pm 0.36
Santiago Jalahui	58.46 \pm 0.13	14.94 \pm 0.01	11.10 \pm 0.03	9.84 \pm 0.01	15.39 \pm 0.05
Huejutla	59.91 \pm 7.20	15.10 \pm 1.45	11.58 \pm 1.81	10.03 \pm 0.75	15.61 \pm 1.73
Valle Nacional	59.75 \pm 0.61	15.12 \pm 0.01	11.36 \pm 0.04	10.35 \pm 0.07	15.41 \pm 0.06
Tuxtla Gutierrez	56.36 \pm 0.92	14.84 \pm 0.30	10.92 \pm 0.36	9.92 \pm 0.18	14.61 \pm 0.46
Cerro Azul	60.40 \pm 0.68	15.56 \pm 0.14	12.13 \pm 0.20	9.53 \pm 0.09	15.30 \pm 0.18
Xalapa	58.71 \pm 0.66	15.01 \pm 0.15	10.92 \pm 0.16	9.80 \pm 0.13	14.78 \pm 0.07
Hueytemalco	57.91 \pm 0.25	14.84 \pm 0.11	11.59 \pm 0.05	9.34 \pm 0.16	14.70 \pm 0.09
Metztlán	59.64 \pm 2.29	15.01 \pm 0.57	11.19 \pm 0.55	9.85 \pm 0.88	14.62 \pm 0.20

Table 4. Correlation coefficient obtained by Generalized Discriminant Function Analysis (GDFA) for the morphological characteristics analyzed in 14 populations.

	Function1	Function2	Function3	Wilk's Lambda	p
SVL	-0.017	-0.018	0.031	0.089	0.003
HL	-0.016	-0.038	0.188	0.117	0.009
HW	0.012	-0.150	0.135	0.031	0.000
FL	-0.101	-0.082	0.011	0.047	0.000
TL	-0.082	-0.079	0.112	0.025	0.000
Sex	0	0	0	0.401	0.495
EIGENVALUE	116.074	22.504	5.491		
Cum Prop	0.7834	0.93523	0.97229		

Table 5. Mahalanobis distances for morphological characteristics from different localities. Significant differences (* $P < 0.001$).

	Alvarado	Ciudad Madero	Cerro Azul	Huejutla	Santiago Jalahui	Los Tuxtlas	Metztlán	Palenque	Sanchez Maga	Hueytemalco	Tuxtepec	Tuxtla Gutierrez	Valle Nacional	Xalapa
Alvarado														
Ciudad Madero	84.01													
Cerro Azul	221.92	78.94												
Huejutla	113.42	175.61	222.70											
Santiago Jalahui	85.96	206.50	288.01	14.98*										
Los Tuxtlas	101.52	33.37	40.91	103.09	146.90									
Metztlán	86.18	15.86*	53.15	155.78	193.90	16.29*								
Palenque	220.63	106.47	67.73	144.47	225.18	31.79	66.35							
Sanchez Maga	66.45	101.35	125.61	29.81*	38.57	43.83	83.88	104.47						
Hueytemalco	269.56	95.86	22.53*	208.41	297.90	41.81	70.95	26.28*	140.91					
Tuxtepec	591.71	260.38	177.04	736.52	848.33	297.66	254.02	305.59	549.63	196.23				
Tuxtla Gutierrez	80.76	147.47	151.89	40.70	43.97	67.06	109.01	122.00	9.12*	174.80	608.61			
Valle Nacional	92.34	211.13	281.33	11.76*	5.30*	138.44	183.26	197.56	40.03	282.93	835.02	37.10		
Xalapa	16.32*	51.15	122.71	85.85	82.64	43.67	39.00	134.57	31.70	163.76	464.15	43.96	83.16	

Table 6. Weighted variance between sexes, within each population for five morphological characteristics (mm).

Populations	Group	SVL	HL	HW	FL	TL	
Tuxtla Gutierrez	J	11.861	0.478	0.317	0.386	0.834	
Sanchez Maga	A	9.233	0.459	0.310	0.161	0.570	
Tuxtepec	F	I	8.486	0.256	0.278	0.446	0.779
Palenque	E		7.233	0.276	0.072	0.183	0.781
Valle Nacional	I		7.161	0.333	0.239	0.587	0.623
Huejutla	H	5.544	0.289	0.133	0.142	0.431	
Xalapa	L	II	4.999	0.233	0.131	0.094	0.388
Ciudad Madero	B		3.701	0.209	0.119	0.076	0.267
Hueytemalco	M	2.195	0.145	0.111	0.117	0.151	
Cerro Azul	K	1.614	0.144	0.094	0.062	0.150	
Santiago Jalahui	G	III	1.522	0.068	0.050	0.062	0.122
Metztlán	N		1.368	0.063	0.041	0.044	0.127
Alvarado	C		0.562	0.044	0.023	0.015	0.051
Los Tuxtlas	D		0.455	0.022	0.014	0.050	0.036

Appendix 1. Locations contained in the database. The geographical coordinates are displayed, environmental variables of each population (BIO1 = Annual Mean Temperature, BIO2 = Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp)), BIO3 = Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100), BIO4 = Temperature Seasonality (standard deviation *100), BIO5 = Max Temperature of Warmest Month, BIO6 = Min Temperature of Coldest Month, BIO7 = Temperature Annual Range (BIO5-BIO6), BIO8 = Mean Temperature of Wettest Quarter, BIO9 = Mean Temperature of Driest Quarter, BIO10 = Mean Temperature of Warmest Quarter, BIO11 = Mean Temperature of Coldest Quarter, BIO12 = Annual Precipitation, BIO13 = Precipitation of Wettest Month, BIO14 = Precipitation of Driest Month, BIO15 = Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation), BIO16 = Precipitation of Wettest Quarter, BIO17 = Precipitation of Driest Quarter, BIO18 = Precipitation of Warmest Quarter, BIO19 = Precipitation of Coldest Quarter).

Population	Elevation (m)	Longitud	Latitud	Climatic variables																		
				BIO1	BIO2	BIO 3	BIO4	BIO 5	BIO6	BIO7	BIO8	BIO9	BIO10	BIO11	BIO12	BIO13	BIO14	BIO15	BIO16	BIO17	BIO18	BIO19
Sanchez Maga, Tabasco	5	-93.86306	18.2925	25.8	95	61	2066	336	182	154	270	266	279	227	2090	406	44	63	992	163	422	386
Ciudad Madero, Tamaulipas	10	-97.83139	22.27639	23.9	83	48	3323	315	143	172	266	218	274	192	1152	293	13	87	616	48	478	87
Alvarado, Veracruz	60	-95.76056	18.77028	26.5	84	58	2004	336	192	144	281	256	284	236	1723	345	24	80	878	85	597	145
Los Tuxtlas, Veracruz	115	-95.09556	18.64278	25.6	88	60	1884	329	184	145	271	262	275	228	3201	559	48	66	1468	193	878	484
Palenque, Chiapas	187	-91.98222	17.50917	26.6	110	60	1969	357	176	181	273	264	287	238	2394	444	72	55	1068	237	635	454
Tuxtepec, Oaxaca	254	-96.12389	18.08611	25.2	98	56	2393	342	168	174	268	246	278	218	2348	516	36	91	1341	115	529	134
Santiago Jalahui, Oaxaca	293	-95.77083	17.45417	24.3	115	62	2068	338	154	184	254	240	267	213	2838	608	51	82	1547	166	626	223
Huejutla, Hidalgo	369	-98.42	21.14028	24.5	125	56	3345	347	127	220	274	209	278	197	1573	322	46	67	739	153	616	167
Valle Nacional, Oaxaca	800	-96.3	17.77639	24.8	105	58	2379	341	160	181	262	244	275	215	3991	794	71	78	2069	238	878	309
Tuxtla Gutierrez, Chiapas	847	-93.11667	16.75278	23.8	137	69	1607	338	142	196	248	218	257	216	891	200	1	105	534	4	287	14
Cerro Azul, Veracruz	1000	-97.73889	21.19028	24.1	94	50	3349	326	140	186	272	203	276	193	1349	269	37	64	631	121	552	146
Xalapa, Veracruz	1340	-96.9275	19.54	17.9	97	59	2038	258	96	162	193	158	201	149	1639	305	51	68	754	159	454	160
Hueytemalco, Puebla	1373	-97.28694	19.93694	20	103	55	2698	290	106	184	222	191	228	162	3367	608	106	60	1566	342	1073	396
Metztitlán, Hidalgo	1480	-98.76306	20.59611	18.3	154	64	2564	296	57	239	201	147	210	147	432	104	4	82	210	19	145	19

Appendix 2. Specimens of *Sceloporus variabilis* used in this study by population.

Sánchez Maga, Tabasco: Females: MZFC5792-8, MZFC5792-3, MZFC5792-6, MZFC5792-9; **Males:** MZFC5792-18, MZFC5792-2, MZFC5792-12, MZFC5792, IBH-2882, MZFC5793, MZFC5792. **Males:** MZFC5792-18, MZFC5792-2, MZFC5792-12, MZFC5792, IBH-2882, MZFC5793, MZFC5792. **Ciudad Madero, Tamaulipas: Females:** IBH-7778-2, IBH-1739-6, IBH-1740-2, 61739, 61745, 61744, IBH-1738, IBH-1739-11, IBH-1738-3, 61742, IBH-1739-9; **Male:** IBH-1743, 61743, IBH-1740, 61746, 61747, 61740, IBH-1742, IBH-1739, IBH-1739-8, IBH-7778, IBH-1739-5, IBH-1743, IBH-1738-2, IBH-1739-3, 61741, IBH-1738, IBH-1739-4.

Alvarado, Veracruz: Females: 63, 35, 105, 57, 65, 26743, 78, 61, 5, MZFC546, 70, 35, 32, 46, 29, 136, 152, 49, 68, 56, 1, 61, 75, 67, 12690, 4, 25, 159, 76, 81, 27, 2, 66, 34, 26766, 42, 83, 75, 44, 7, 160, 59, 36, 30, 27754, 28, 62, 122, 67, 155, 58, 77, 3, 53, 121, 128, 24169, 123, 103, 147, 55, 101, 37, 59, 72, IBH-7781, 28, 134, 51, 27037, 167, 12691, 154, 158, 54, 26710, MZFC5552-2, 60, 57, 102, 165, 74, 78, 168, 117, 142, 10, 144, IBH-7782, 24389, 53304, 24349, IBH-4457-3, IBH-921-6, MZFC131, MZFC5483-11, MZFC5483-8, IBH-921-5, MZFC5490-6, 61737, 24348, MZFC5483, MZFC5483-10, 54489, MZFC5483-9, 14455, 26703, 27039, IBH-7779, 158788, 24341, MZFC138, MZFC5490-5, 105819, IBH-85, 156260, 150261, 16173, 27040, 16171, MZFC129, 12688, 95532, MZFC128, 26751, 26748, 26757, 26739, 23267, MZFC5490-2, MZFC5490, MZFC5490; **Males:** 212, 60, 11, 220, 63, 71, 11, 3, 109, 14, MZFC1723, 1, 8, 7, 69, 58, 15, MZFC556, 18, 9, 177, 59706, 2, 5, 13, 1, 55, MZFC5552-4, 18, 12, 5, 162, 13, 17, 5, 50, 10, 17, 6, 1, MZFC5809, 4, 130, 127, 10, 3, 11, 8, 9, IBH-2756, 4, 214, 7, 11, 3, 8, 19, 4, 161, 150, 8, 15, 205, 108, 7, 215, 210, 207, 6, 74, 169, 21, 4, 20, 5, 151, 14, 106, 24159, 4, 170, 1, 7, 343, 16, 129, 140, 3, 59710, 9, 2, MZFC5558, 7, 6, 68, 48, 348, 349, 3, 8, 157, MZFC5510, 1, 49, 350, 204, IBH-7782-2, 107, 24276, 2, 14, 230, 166, 73, 12, 79, 9, 143, 6, 178, 14, 12, 10, 8, 199, 8, 22, 59708, 110, 9, 6, 137, 72, 16, 45, MZFC5558-3, 69, 17, 12, MZFC549, 10, 138, 233, 232, 351, 132, 64, 5, 2, 46, 13, 7, 3, 1, 10, 56, 23, 51, 1, 206, 227, 11, 5, 19, 133, 231, 15, 191, 70, 6, 51992, 6, 59707, 2, 131, 213, 47, 80, 153, 176, 149, 7, 23266, MZFC132, MZFC5484, IBH-86, MZFC141, IBH-2716-2, IBH-2716, 24351, IBH-921, 24173, MZFC220, MZFC5489, 16169, MZFC5483, 12692, IBH-7779-3, 12687, 24274, MZFC127, 12689, 16172, 24340, MZFC133, IBH-7779-2, MZFC134, 27747, IBH-4457-2, 24268, 61735, 61732, 24252, 23820, 27092, IBH-921-4, MZFC7245,

MZFC5511-2, 23308, 26760, 26741, 24174, MZFC5489, MZFC5490, MZFC5490-3. **Los Tuxtlas, Veracruz: Females:** MZFC4675, MZFC5819-11, MZFC5819-18, IBH-1420-3, 21344, MZFC434, IBH-1427, IBH-1420-2, IBH-1420-4, MZFC7247, MZFC5818-8, 53326, 53308, 53307, 53325, IBH-1429-2, IBH-1420, MZFC5819-4, MZFC209, MZFC5508-10, IBH-1423, 53324, 53311, 24379, MZFC217, MZFC5817-2, IBH-1420-7, 21337, 53316, 53319, MZFC5818-9, IBH-7783, MZFC5508-2, MZFC500, MZFC5508-3, 12686, MZFC5817-3, 21336, 53305, MZFC214, 21339, 21338, 57612, MZFC496, MZFC5508-9, IBH-1427, MZFC7297, IBH-1420-6, MZFC5508-8, MZFC7275, 53327, 53314, MZFC5819-7, 53336, MZFC5508-12, 53317, MZFC5486-8, MZFC5486-11, MZFC5486-13. **Males:** 53337, 53338, 53306, 53330, MZFC216, 53334, MZFC5818-7, 27520, 16170, 53322, MZFC7290, MZFC5819-19, MZFC7298, 53318, MZFC7302, MZFC5819-13, MZFC296, 53320, IBH-1422, MZFC7295, IBH-1756, 53333, IBH-1419-3, MZFC5819-16, 21344, 24251, 24156, 24384, MZFC5819-6, MZFC5816, 53309, MZFC499, 53332, IBH-1429, MZFC7287, 57614, MZFC5819-21, MZFC5818, MZFC7285, MZFC7014, IBH-1420, IBH-1420-9, MZFC211, 21332, MZFC5818-6, MZFC5819-17, MZFC4677, IBH-1419, 24267, IBH-7780-2, 39689, IBH-1427, 57573, IBH-1419-2, IBH-7780, 53329, MZFC5818-4, MZFC5802-2, MZFC5816-2, 53328, 53321, IBH-1019, MZFC4448, IBH-1421, MZFC215, MZFC7288, 53312, 27521, 53339, 53313, 27552, IBH-1424, MZFC5819-20, 27519, MZFC5819-3, MZFC884, MZFC885, MZFC5819-8, MZFC5818-5, IBH-1419-4, IBH-1428, 53310, MZFC499, 53335, 21335, MZFC7301, MZFC221, 27523, 24275, 53315, MZFC5819, IBH-7780-3, IBH-1427, MZFC885, MZFC208, IBH-1427, 21333, MZFC212, MZFC5486-12, MZFC5486-4, MZFC5486, MZFC5486-3. **Palenque, Chiapas: Females:** 67285, 94100, IBH-7566, 67285, 94102, 94101, 94096. **Males:** 94097, MZFC8002, MZFC8001, 94099, 94098. **Tuxtepec, Oaxaca: Females:** IBH-897, IBH-7606, 33796, IBH-897, MZFC4750, MZFC4456, IBH-897-3, MZFC4472, IBH-7605, MZFC5412, MZFC7401. **Males:** 44974, IBH-897-4, IBH-897-2, IBH-897-5. **Santiago Jalahui, Oaxaca: Females:** MZFC5420, MZFC5425, MZFC5423, MZFC5456-3, MZFC5415, MZFC5451, MZFC5456, MZFC5421-2, MZFC5421, MZFC5421-3, MZFC5430-2, MZFC5421-4, MZFC5455-3, MZFC5454, MZFC5419, MZFC5417, MZFC210, MZFC5455-2, MZFC6256-3, MZFC5452, MZFC5456-4, MZFC4470, MZFC4470, MZFC4469. **Males:** MZFC5431, MZFC4471, MZFC5424, 44873-4, MZFC6256, MZFC5430-3, MZFC5430, MZFC5422, MZFC5428-2, MZFC5428-3, MZFC5416, MZFC5428, MZFC5456,

MZFC5456-2, MZFC5456-6, MZFC5424-2, MZFC5424-3, MZFC5423-2, MZFC5453, MZFC4458, MZFC4464-2, MZFC4465. **Huejutla, Hidalgo: Females:** ITAH280, ITAH275, ITAH304, ITAH301, MZFC5555-2, MZFC5555, ITAH281, MZFC3417, ITAH283, ITAH282, MZFC7254. **Males:** ITAH300, ITAH298, ITAH302, IBH-7537-3, ITAH299, ITAH297, IBH-7537-2. **Valle Nacional, Oaxaca: Females:** MZFC4455-2, MZFC4463, MZFC5319, MZFC4467-3, MZFC4457, MZFC4467, MZFC4462, MZFC5267. **Males:** MZFC4461, MZFC4466-2, 87395, MZFC4460, MZFC4466-5, MZFC4466, MZFC4466, MZFC5320, 87482, MZFC2261. **Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Females:** MZFC2079, MZFC2077, MZFC5972, MZFC5791, MZFC945, MZFC492, MZFC5553-4. **Males:** MZFC2078, MZFC5974, MZFC5553, MZFC5553-3, MZFC8003, MZFC6494, 67284. **Cerro Azul, Veracruz: Females:** IBH-822-4, IBH-822-5, IBH-823-4, MZFC2397, IBH-826-6, IBH-828, IBH-826-4, IBH-835, IBH-821, IBH-830, IBH-833-4, IBH-833-3, IBH-826-5, IBH-825-3, IBH-826-2, IBH-823-2, IBH-831, IBH-825-4, IBH-817, MZFC2399. **Males:** IBH-822-7, IBH-826-8, IBH-823, IBH-821-2, IBH-834-2, IBH-818, IBH-822, IBH-825, IBH-822, IBH-832, IBH-824, IBH-816, IBH-1008, IBH-822-8, IBH-822-6, IBH-819, IBH-833-2, IBH-829, IBH-826-3, IBH-816, IBH-823, IBH-826-9, IBH-821-3, IBH-815, IBH-826, IBH-825-5, IBH-833, IBH-823-6, IBH-820, 24277, IBH-823, IBH-825-2, IBH-827, IBH-834, 23822. **Xalapa, Veracruz: Females:** 22071, 26759, 95530, 24350, 54911. **Males:** 27038, 24343, 27035, 95528, 26758, 24333, 26762, 27036, 27034, 26749, 95529. **Hueytemalco, Puebla: Females:** MZFC7822, IBH-4417, MZFC3085-2, MZFC3173, IBH-4419-5, IBH-4418-4, MZFC3085, IBH-4419, IBH-4419-3, IBH-4419-4, IBH-2881-2, IBH-4459-7, IBH-6915-3, IBH-4459-8, IBH-6919, IBH-6914-4, IBH-4418-9, IBH-6914-8, IBH-4459-11, IBH-6914-6, IBH-4418-2, IBH6917, IBH-6914-2, IBH-4418-3, IBH-4459-6. **Males:** IBH-4419-2, IBH-4417-2, IBH-2881, IBH-4418-4, IBH-4419-6, IBH-4418-5, IBH-4459-3, IBH-4459-10, IBH-4418, IBH-4459-9, IBH-6916, IBH-4459-2, IBH-6914-3, IBH-4418-7, IBH-6914-7, IBH-4459, IBH-4459, IBH-6914, IBH-4418-6, IBH-6918, IBH-6915-2, IBH-6915, IBH-6918-2, IBH-4459. **Metztlán, Hidalgo: Females:** IBH-7536, 54056, IBH-5601, MZFC6270, MZFC5556. **Males:** 5, 3, 37, 17, 7, 33, 22, 17, 29, 13, 19, 8, 8, 9, 7, 26, 26, 30, 12, 1, 31, 1, 15, 17, 4, 30, 30, 12, 19, 16, 15, 10, 15, 19, 20, 28, 11, 13, 2, 14, 3, 5, 5, 9, 15, 1, 13, 4, 14, 6, 10, 13, 7, 12, 10, 16, 23, 22, 6, 1, 4, 12, 10, 8, 11, 2, 9, IBH-7540, 15, 20, 21, 6, 10, IBH-7540-2, 15, 21, 26, 9, 11, 16.

Figure 1. Populations of *Sceloporus variabilis* analyzed in this study. The letters represent the populations in Table 1.

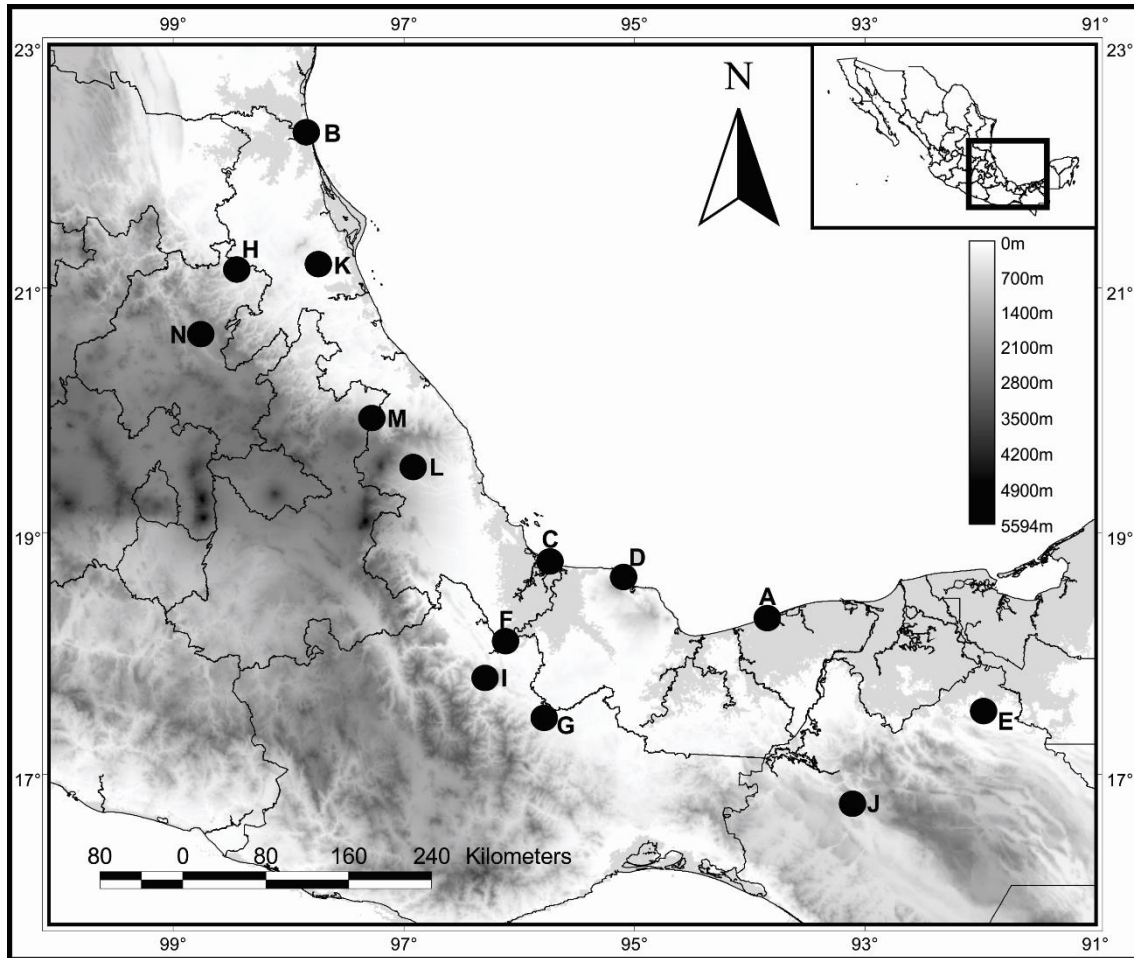


Figure 2. Cluster analysis considering environmental factors from 14 populations.

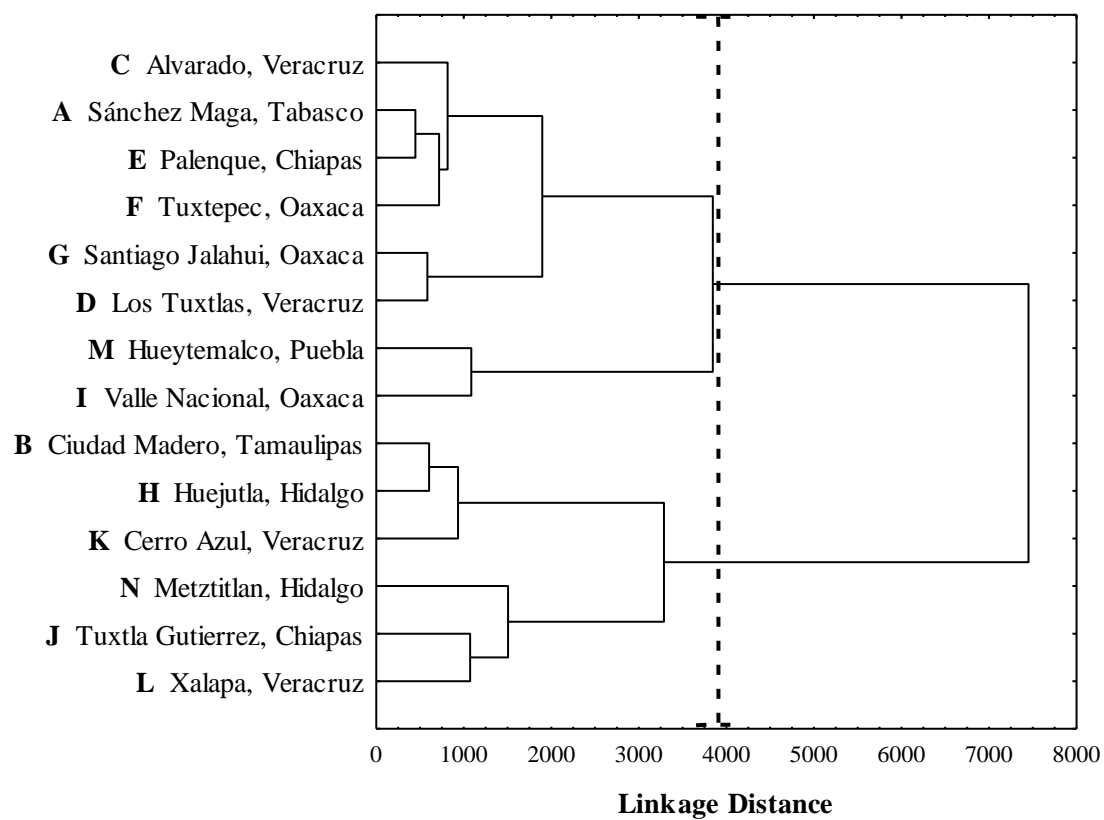


Figure 3. UPGMA analysis according to morphological distances of the individuals from 14 analyzed populations.

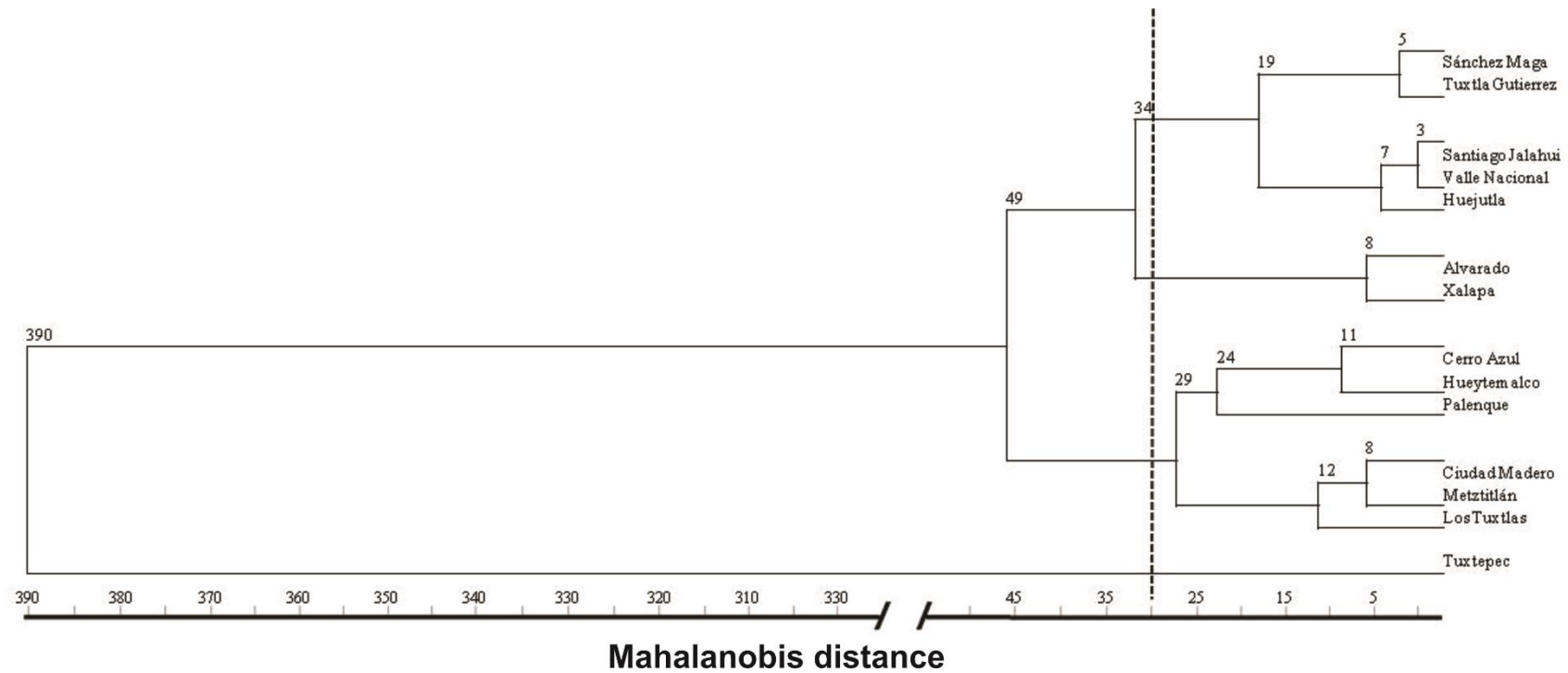
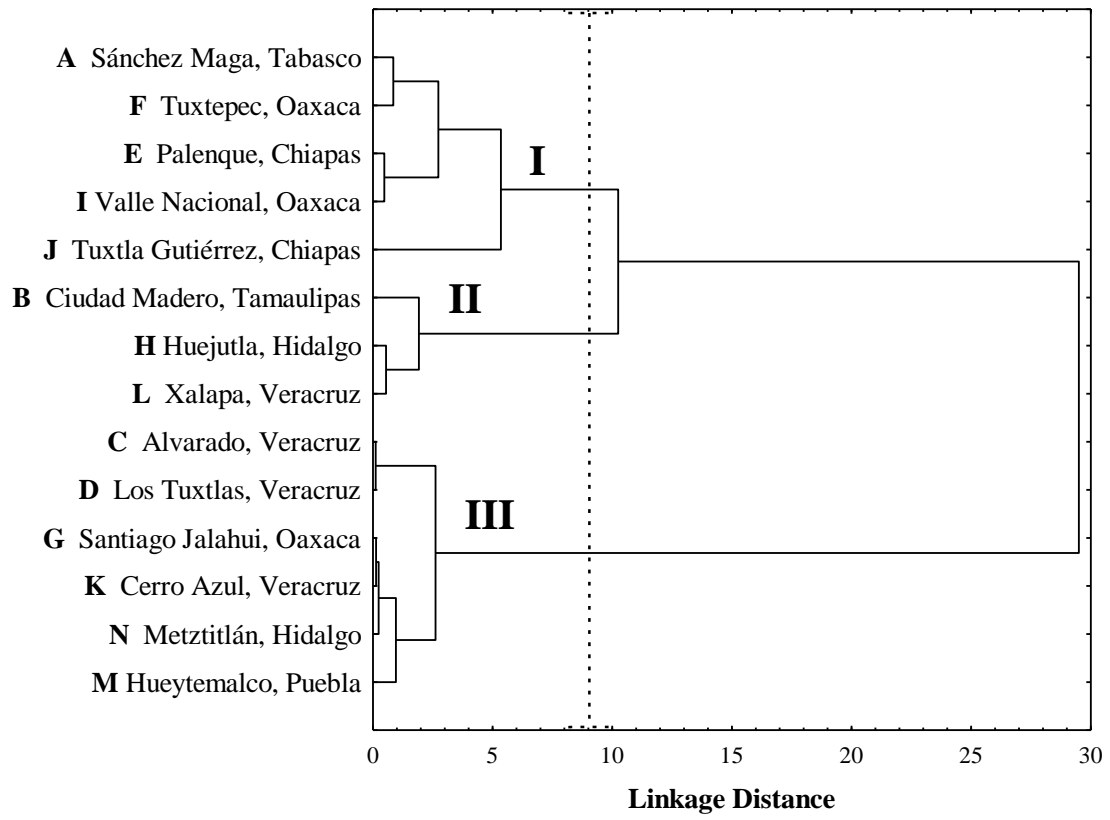


Figure 4. Cluster analysis considering the weighted variance between sexes within each population.



Capítulo II

1) “Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of Rose-bellied Lizard (*Sceloporus variabilis*, Wiegmann 1834) from central Mexico”

Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico

Raciel Cruz-Elizalde & Aurelio Ramírez-Bautista

Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5, Colonia Carboneras, C. P. 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México

Keywords

Geographic variation, life history, lizard, populations, reproduction.

Correspondence

Raciel Cruz-Elizalde, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5, Colonia Carboneras, C. P. 42184, Mineral de La Reforma, Hidalgo, México.
Tel: (+52) 01 771 7172000 Ext. 6654;
Fax: 2112;
E-mail: cruzelizalde@gmail.com

Funding Information

This study is part of the PhD research of the senior author (RCE), in the program Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to RCE (Number 360243) by CONACyT and field work was supported by projects CONABIO JM001 and Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a.

Received: 30 November 2015; Revised: 18 January 2016; Accepted: 19 January 2016

Ecology and Evolution 2016; 6(6): 1753–1768

doi: 10.1002/ece3.1998

Introduction

Variation in reproductive patterns, such as length of reproductive period, SVL (snout-vent length) at sexual maturity, clutch size, and offspring SVL at birth in diverse lizard species has been well-documented in the last decades (Ramírez-Bautista and Vitt 1997; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2014; Lozano et al. 2014; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015; Roitberg et al.

Abstract

Species with wide distribution, generally show variations in life history characteristics, which can be attributed to environmental causes. In this study, we analyzed the reproductive cycle and reproductive characteristics from three populations (Atlapexco, San Pablo Tetlapayac, and Santa Catarina) of the lizard *Sceloporus variabilis* from central Mexico. The specific goal of this study was to evaluate life history characteristics such as reproductive period extent, SVL (snout-vent length) at sexual maturity, clutch size, egg mass and volume, and RCM (relative clutch mass). The San Pablo Tetlapayac population showed a larger clutch size, RCM, egg mass, and a smaller SVL, body mass and reproductive period (January–September), as well as egg volume than the Atlapexco and Santa Catarina populations. Reproductive cycle and reproductive characteristics were more similar between the Atlapexco and Santa Catarina populations. Differences found in the population of San Pablo Tetlapayac with respect to the Atlapexco and Santa Catarina populations could be attributed to environmental variations where lizard populations occur. Differences in the reproductive period and reproductive characteristics in each population could be the result of both historical (phylogenetic; e.g., reproductive mode) and nonhistorical (environmental; e.g., temperature, food availability) causes. This study showed that populations of the same species are under different selection pressures, and these affect the reproductive characteristics of populations. Our results also indicate that long-term and targeted studies on predation, use and selection of food, are needed to determine the causes of these variations in populations of *S. variabilis*.

2015). These variations occur within (Ballinger 1977, 1979; Ferguson et al. 1980; Ramírez-Bautista and Vitt 1997; Znari et al. 2002; Ramírez-Bautista et al. 2015) and among populations widely distributed (Dunham 1982; Du et al. 2005, 2014; Wang et al. 2011; Horváthová et al. 2013; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2014; Hosseinian Yousefkhani et al. 2014; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015; Roitberg et al. 2015) of a single species. Most of these studies were based on the pioneer

work by Tinkle (1969) and Tinkle et al. (1970), who identified two groups of basic predictions about life history study, (1) small-bodied-sized species with short life, rapid growth rate, small clutch size, multiple clutches within a season, oviparity, smaller SVL at birth, and an association with tropical environments, versus (2) large-bodied-sized species with long life, slow growth rate, single clutch during the reproductive season, hatchlings with small/larger size at birth, oviparity or viviparity and an association with temperate or tropical environments.

The predictions of Tinkle (1969) and Tinkle et al. (1970) gave rise to studies comparing populations of species with wide distributions and there have been several studies to understand life history evolution (Horváthová et al. 2013; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015; Roitberg et al. 2015). These studies focused on variations in life history traits such as length of the reproductive season, SVL and age at sexual maturity, growth rate, fecundity, survivorship, clutch size, and offspring SVL at birth (Tinkle 1969; Tinkle et al. 1970; Stearns 1992). Causes and consequences of life history variation among populations has been a central topic in evolutionary ecology for decades (Wang et al. 2011; Horváthová et al. 2013; Roitberg et al. 2015). Variations in life history traits have been attributed to several factors, such as food availability (Ballinger 1977; Naya et al. 2007), seasonality of rainfall (Blois et al. 2008; Marquiz et al. 2008), population density, and predation intensity (Jenkins et al. 1999; Hernández-Salinas et al. 2014). These factors are believed to promote life history variation (Stearns 1992; Hosseinian Yousefkhani et al. 2014) among populations, the plasticity of these traits has been demonstrated for a variety of lizard species from tropical (*Sceloporus variabilis*, Benabib 1994; *Anolis carolinensis*, Michaud and Echternacht 1995; *A. nebulosus*, Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015) and temperate environments (*S. undulatus*, Du et al. 2014; *Phrynocephalus przewalskii*, Wang et al. 2011; *Zootaca vivipara*, Horváthová et al. 2013; *Lacerta agilis*, Roitberg et al. 2015).

Reproductive strategies, such as extension of reproductive cycles between males and females are linked according to their evolved reproductive mode, continuous or seasonal (Lozano 2013). Seasonal reproductive cycle is typical in lizard species from high latitude temperate environments (Gadsden and Estrada-Rodríguez 2008) and high elevations (Guillette 1981, 1982; Rodríguez-Romero et al. 2004) in which both oviparous and viviparous species occur (Guillette 1981). Some viviparous lizard species from high elevations reproduce in the fall, and males and females have asynchronous reproductive cycles (Guillette 1981; see Guillette et al. 1980). Many low elevation tropical and subtropical species have more or less continuous reproductive cycles, also with males and females synchro-

nized in the reproductive activity (Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006). This pattern typically occurs in oviparous species, such as *Phyllodactylus lanei* (Ramírez-Sandoval et al. 2006) and *Sceloporus variabilis* (Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006).

Lately studies on several lizard species, such as *Zootaca vivipara* (Roitberg et al. 2013) and species of the genus *Takydromus* (Du et al. 2005), *Phrynocephalus* (Wu et al. 2015), *Anolis* (Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015), and *Sceloporus* (Ouífero et al. 2007; Du et al. 2014; Lozano et al. 2015) have found variation on several reproductive traits. In this sense, oviparous species which have wide distribution are good models to assess the changes on diverse life history characteristics, and mainly in the extension on reproductive cycles.

In this study, we investigate life history traits among populations of the Rose-bellied Lizard (*Sceloporus variabilis*; Fig. 1). This species is a small-bodied-sized lizard; on average, males have a SVL of 59.8 mm (range 48–71 mm) and females 51 mm (range 44–68 mm, Ramírez-Bautista et al. 2006). This lizard has terrestrial habits, using tree trunks and rocks for perching. It has a broad geographic range distribution from Southern Texas, USA, through Mexico and Central America (Smith et al. 1993). In Mexico its distribution occurs from Yucatán, Oaxaca, Chiapas, Tabasco, Veracruz, Tamaulipas, Querétaro, San Luis Potosí and Hidalgo, at an elevation from sea level to 2000 m a.s.l. (Smith et al. 1993). Due to that inhabit contrasting environments, and because each population lives in a different environment, which represent various pressures on life history characteristics of species and populations of lizards (Horváthová et al. 2013; Du et al. 2014), we expect to find (1) differences in extension of reproductive period among populations, and (2) variation of reproductive characteristics (SVL of male and female at



Figure 1. Male of *Sceloporus variabilis* from Hidalgo State, México.

sexual maturity, clutch size, clutch frequency, egg volume, and relative clutch mass) among populations.

Materials and Methods

Study area

This study was carried out in three geographical areas of Hidalgo State, Mexico: Atlapexco (98° 19' 04''N, 21° 09' 45''W, at an elevation of 140 m a.s.l.), San Pablo Tetlapayac (98° 55' 14''N, 20° 38' 24''W, 1045 m a.s.l.), and Santa Catarina (98° 11' 31''N, 20° 15' 36''W, 1845 m a.s.l.), located in the municipalities of Atlapexco, Metztlán, and Acaxochitlán respectively. These localities differ in temperature, vegetation type, elevation, and precipitation (Table 1). The three populations are separated by a minimum straight-line distance of 84.91 km (from Atlapexco to San Pablo Tetlapayac) and a maximum of 99.11 km (of San Pablo Tetlapayac to Santa Catarina; Fig. 2).

Field work

Sampling activities were conducted during each month (at the same time) for an entire year, from September 2013 to August 2014. Total sample size was 284 specimens, of which 277 were adults (defined in males if they had enlarged testes and convoluted epididymides consistent with sperm production, and presence of vitellogenic follicles in ovary, or eggs in oviducts in females; Goldberg and Lowe 1966; Ramírez-Bautista et al. 2002) as follows: Atlapexco—110 lizards (55 males, 55 females), San Pablo Tetlapayac—79 lizards (42 males, 37 females), and Santa Catarina—88 lizards (40 males and 48 females). The specimens were differentiated by sex, males have postanal scales and ventral patches developed characteristic of various species of the genus *Sceloporus* (Ramírez-Bautista et al. 2006). Specimens were collected under a scientific collecting permit issued by Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT; #SGPA/DGVS/11746/13). Lizards were euthanized in the laboratory by intra-coelomic injection of sodium pentobarbital to prevent

pain to individuals (this study was conducted according to the ethics and regulations for animal research of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo and AVMA Guidelines on Euthanasia, 2013). Specimens were fixed in 10% formalin (Ramírez-Bautista et al. 2008) and kept in the Laboratorio de Ecología de Poblaciones of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Morphological analysis

Morphological descriptions (SVL) and comparisons were limited to sexually mature males and females. We measured the snout-vent length (SVL; to the nearest 1.0 mm) with a digital caliper (to nearest 0.01 mm) and body mass (g) with a pesola (to nearest 0.01 g) of males and females. Previous to analysis, data of SVL and body mass were transformed \log_{10} to normalize the data and to eliminate the effect of SVL on body mass of lizards (Zar 1999; Schulte-Hostedde et al. 2005). We used ANOVAs (Zar 1999) to test for sexual dimorphism in SVL and body mass between males and females from the three populations. Tukey's test was used to determine statistical difference in the mean value of SVL among populations.

Reproductive analyses

For all adult specimens we removed gonads (testes in males, and nonvitellogenic follicles [previtellogenic follicles, NVF], vitellogenic follicles [VF] in ovary, and eggs [in oviduct] in females). The length and width of the gonads were used to calculate testicular and follicular volume (V), using the formula for the volume of an ellipsoid: $V = 4/3\pi a^2 b$, where a is one-half the shortest diameter and b is one-half the longest diameter (Ramírez-Bautista et al. 2006). Testicular and follicular volumes were used as indicators of reproductive activity of males and females, similar to others studies (Ramírez-Bautista et al. 2002, 2015). In addition, we removed and weighed (to nearest 0.0001 g) fat bodies and liver for both sexes to determine whether fat body and liver size fluctuates with changes in gonadal activity. In reproductive females, the largest ovarian follicles (NVF or VF) and eggs in the

Table 1. Environmental characteristics from three localities of Hidalgo State, Mexico.

Characteristics	Populations		
	Atlapexco	San Pablo Tetlapayac	Santa Catarina
Coordinates	98° 19' 04''N, 21° 09' 45''W	98° 55' 14''N, 20° 38' 24''W	98° 11' 31''N, 20° 15' 36''W
Elevation	140	1045	1845
Vegetation type	Tropical evergreen forest	Xeric scrublands	Cloud forest
Average annual precipitation (mm)	1500	700	608.5
Average annual temperature (°C)	22	18.5	14.5

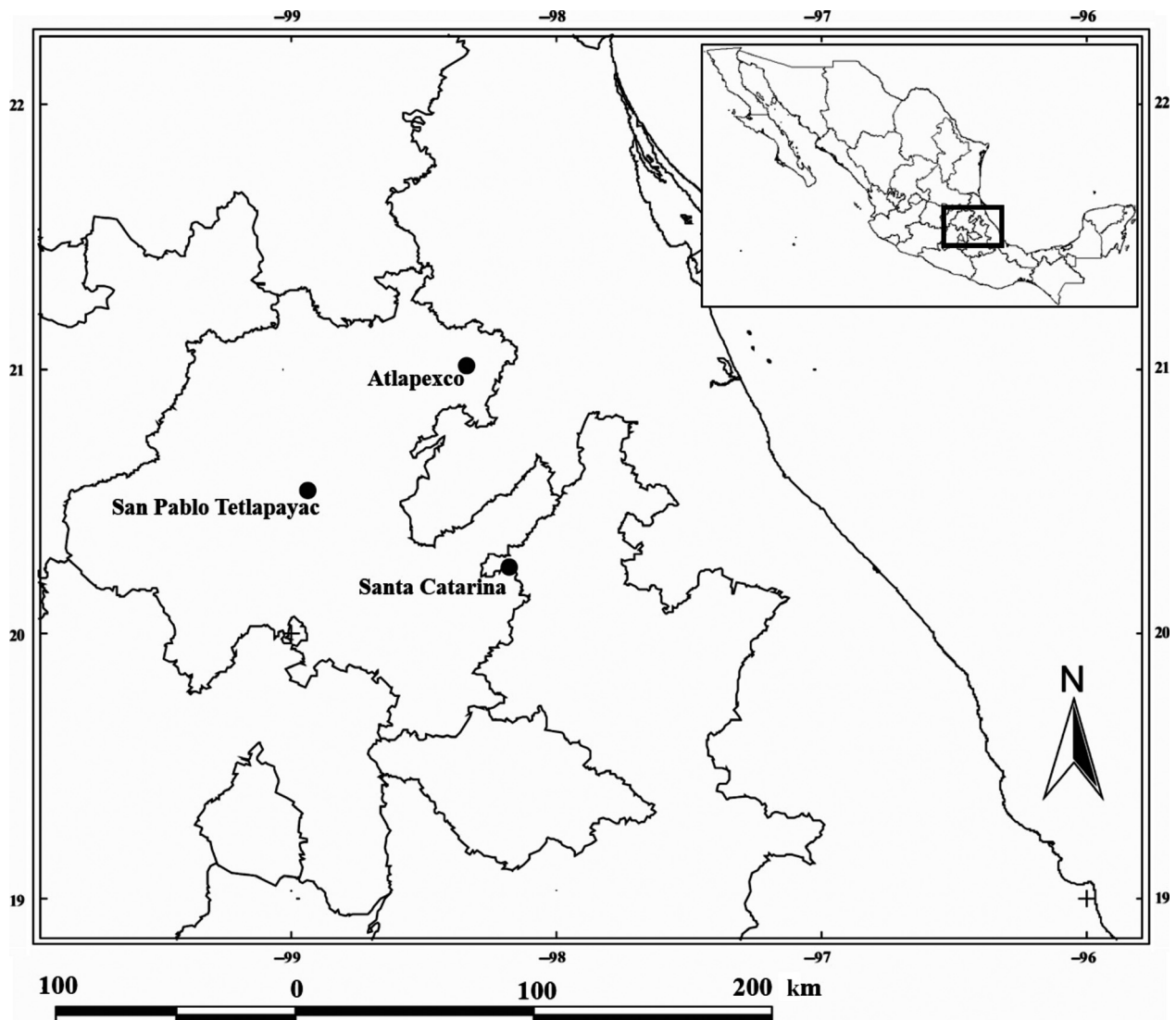


Figure 2. Map showing the localities of populations (Atlapexco, San Pablo Tetlapayac and Santa Catarina) included in this study, in central Mexico (figure on the top right inset).

oviduct on both sides of the body, were weighed and multiplied by the number of follicles or eggs on that side to estimate the total gonad mass/volume or egg mass/volume (Ramírez-Bautista et al. 2015). These values were used to estimate seasonal investment in reproduction. Smallest females containing enlarged vitellogenic follicles or oviductal eggs were used as estimates of minimum SVL at sexual maturity (Ramírez-Bautista et al. 2008; Hernández-Salinas et al. 2010). Males were considered sexually mature if they contained enlarged testes and highly convoluted epididymides, which are typically associated with sperm production (Lozano 2013).

To evaluate body-size effects on reproductive variables, we first calculated regressions of log-transformed organ volume (gonad) and organ mass (liver and fat body) on

log-male and log-female SVL. For regressions that were significant (indicating a body mass size effect), we calculated the residuals from the relationship of organ volume/mass to SVL to produce SVL-adjusted variables (Schulte-Hostedde et al. 2005) and to ensure normality and homogeneity of variance by Shapiro-Wilks test (by ShaphiroZar 1999). We used these residuals to describe organ and/or reproductive cycles. This technique maintains variation that is due to extrinsic factors (e.g., season) while minimizing the compounding effect of individual variation in SVL. For regressions that were not significant (e.g., no body size effect), we used logs of gonad volume to describe reproductive and/or organ mass, such as liver and fat body cycles (Ramírez-Bautista and Vitt 1997; Hernández-Salinas et al. 2010; Lozano 2013). We

performed ANOVAs on values with month as the factor to determine if significant variation existed.

Clutch size was quantified by counting eggs in the oviduct of adult females during the reproductive cycle (Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006, 2015). Females with oviductal eggs and vitellogenic follicles simultaneously were considered to produce at least two clutches during the reproductive season (Ramírez-Bautista et al. 2006, 2015). Additional evidence suggesting production of two or more clutches was indicated by presence of three classes of follicles in the ovary: class I (NVF) measuring 0.5–0.9 mm, class II (NVF) measuring 1.0–2.00 mm, and class III (VF) measuring >3.0 mm, and/or eggs in oviduct (Benabib 1994). In the reproductive tract of females, presence of corpora lutea and elongated and expanded oviducts indicated that eggs had been recently deposited (Benabib 1994). We calculated a Pearson's correlation coefficient to test for a possible relationship between clutch size and the SVL of females (Zar 1999; Du et al. 2005). RCM (Relative clutch mass) was assessed by the formula $RCM = \text{clutch mass} / (\text{body mass} - \text{clutch mass})$ (Vitt and Congdon 1978). We used a significance value of $P < 0.05$ for all analyses. Results are expressed as untransformed means \pm SE. Statistical analyses were performed using StatView IV (Abacus Concepts 1992) and STATISTICA 7.0 (StatSoft, Inc. Tulsa, OK). Tukey's test was used to determine statistical difference in the mean value of reproductive traits among populations.

Results

Snout-vent length at sexual maturity

Males and females of *S. variabilis* in the three populations reached sexual maturity at different body size (Table 2).

Minimum size at sexual maturity in males was lower at San Pablo Tetlapayac (42 mm) and Atlapexco (45 mm) than Santa Catarina (57 mm) populations, a similar pattern was recorded in females (Table 2). Mean body size in males was different among populations ($F_{2,131} = 8.21$, $P < 0.001$; Table 3). Males from Santa Catarina were larger (SVL = 66.0 mm) than males from Atlapexco (SVL = 62.6 mm; Tukey's test, $P = 0.02$) and San Pablo Tetlapayac (SVL = 60.2 mm; $P < 0.001$) populations, and a similar pattern occurred in body mass ($P < 0.001$; Table 2); in contrast, females were similar in SVL in the three populations ($F_{2,137} = 2.45$, $P = 0.089$), but different in body mass ($F_{2,137} = 4.68$, $P = 0.010$; Table 2) where only San Pablo Tetlapayac was different from Santa Catarina (Tukey's test, $P < 0.01$).

Reproductive cycles

Males

A significant relationship existed between \log_{10} SVL and \log_{10} volume of testes ($r^2 = 0.32$, $F_{1,54} = 24.5$, $P < 0.001$), \log_{10} fat body mass ($r^2 = 0.31$, $F_{1,54} = 23.5$, $P < 0.001$), and \log_{10} liver mass ($r^2 = 0.77$, $F_{1,54} = 176.9$, $P < 0.001$) in males from the Atlapexco population. Consequently, we used residuals of the regression to describe the testes, fat body mass, and liver mass cycles (Fig. 3). An ANOVA on residuals of the regressions revealed significant effects of month on volume testes ($F_{11,45} = 5.73$, $P < 0.001$), fat body mass ($F_{11,43} = 5.49$, $P < 0.001$), and liver mass ($F_{11,43} = 2.21$, $P = 0.031$). Testes volume was higher from January to June, decreasing in July and August, but increasing again in September, with another peak in November and December (Fig. 3A). In males from San Pablo Tetlapayac, a significant relationship also

Table 2. SVL (Snout-vent length) and body mass of males and females from three populations of *Sceloporus variabilis*. T-test, (significant, $P < 0.001$, *nonsignificant).

Populations	N	SVL (mm)	P	Body mass (g)	P
Atlapexco					
Males	55	62.6 \pm 0.93 (45–63)	<0.001	9.5 \pm 0.44 (3–17)	<0.001
Females	55	53.57 \pm 0.52 (45–63)		5.88 \pm 0.18 (3–8.5)	
San Pablo Tetlapayac					
Males	42	60.2 \pm 0.96 (42–68)	<0.001	8.26 \pm 0.35 (2.5–11.5)	<0.001
Females	37	52.73 \pm 0.51 (45–57)		5.34 \pm 0.20 (3.2–8)	
Santa Catarina					
Males	40	66.0 \pm 0.69 (57–73)	<0.001	11.29 \pm 0.38 (6–15.5)	<0.001
Females	48	54.50 \pm 0.57 (47–62)		6.22 \pm 0.20 (4.5–11)	
Males SVL and body mass among populations		$F_{2,131} = 8.21$	<0.001	$F_{2,131} = 10.96$	<0.001
Females SVL and body mass among populations		$F_{2,137} = 2.45$	0.089*	$F_{2,137} = 4.68$	0.010

Table 3. Reproductive characteristics of females from three populations of *Sceloporus variabilis* in Hidalgo State, Mexico. ANOVA, * (<0.05), ** (<0.005), ns (nonsignificant).

Characteristics	Populations			P
	Atlapexco	San Pablo Tetlapayac	Santa Catarina	
Peak activity males	January–June, November–December	January–June, September	January–June, November–December	
Peak activity females	January–May, July–December	February–July, September	January–June, August	
Period of vitellogenic follicles	January–December	January–September	January–December	
Period of eggs production	January–November	February–September	January–June	
Mean number of VF	3.4 ± 0.18 (1–5, n = 27)	4.4 ± 0.20 (3–6, n = 18)	4.1 ± 0.21 (3–6, n = 15)	*
Clutch size/Mean number of eggs	3.5 ± 0.19 (2–5, n = 19)	4.3 ± 0.28 (3–6, n = 12)	3.5 ± 0.24 (2–5, n = 13)	*
Egg mass (g)	1.1 ± 0.09 (0.57–1.9, n = 19)	1.4 ± 0.12 (0.88–2.1, n = 12)	1.3 ± 0.13 (0.93–2.4, n = 13)	ns
Egg volume (mm ³)	698 ± 31.9 (387–904, n = 19)	667 ± 41.3 (493–896, n = 12)	751 ± 38.5 (552–988, n = 13)	ns
RCM	0.207 ± 0.013 (0.131–0.328)	0.310 ± 0.019 (0.215–0.423)	0.254 ± 0.017 (0.183–0.390)	**

existed between \log_{10} SVL and \log_{10} volume of testes ($r^2 = 0.39$, $F_{1,40} = 25.58$, $P < 0.001$), \log_{10} fat body mass ($r^2 = 0.13$, $F_{1,40} = 5.76$, $P = 0.021$), and \log_{10} liver mass ($r^2 = 0.79$, $F_{1,40} = 145.9$, $P < 0.001$). An ANOVA on residuals of the regressions revealed significant effects of month on volume testes ($F_{10,31} = 5.54$, $P < 0.001$), fat body mass ($F_{10,31} = 4.52$, $P < 0.001$), but not liver mass ($F_{10,31} = 1.48$, $P = 0.194$). Maximum testicular volume was observed from January to June, decreasing in July and August, and increasing again in September and December (Fig. 4A). Males from Santa Catarina followed a similar pattern. A significant relationship existed between \log_{10} SVL and \log_{10} volume of testes ($r^2 = 0.11$, $F_{1,38} = 4.71$, $P = 0.036$), \log_{10} liver mass ($r^2 = 0.49$, $F_{1,38} = 36.18$, $P < 0.0001$), but not in \log_{10} fat body mass ($r^2 = 0.05$, $F_{1,38} = 1.97$, $P = 0.168$). An ANOVA on residuals of the regressions revealed significant effects of month on volume testes ($F_{10,29} = 11.9$, $P < 0.001$), but not in fat body mass ($F_{10,29} = 2.09$, $P = 0.061$), or liver mass ($F_{10,29} = 0.796$, $P = 0.633$). The reproductive pattern of males from this population was well-marked with two maximum peaks, one from January to May followed by a decrease in June and July, and a second increase during August. Maximum testes volume occurred in November and December (Fig. 5A).

Reproductive investment of males from the three populations is consistent in variations of fat body mass and liver mass throughout the year (Figs. 3–5). For example, when peak volume of testes of males from Atlapexco was reached early in the reproductive season, fat body mass was at its lowest (Fig. 3B), but began to increase as the reproductive season progressed; however, liver mass was maintained almost unchanged (Fig. 3C). Fat body mass of males from San Pablo Tetlapayac consistently decreased during the extended reproductive season (January–June), increasing again from July to December (Fig. 4B), when reproductive activity of males decreased. In contrast with

males from Atlapexco, liver mass varied during the year (Fig. 4C). Finally, fat body mass of the males from Santa Catarina continually declined during the reproductive season reaching minimum size at the end of the reproductive season. This was followed by a concordant increase in both testes volume and fat body mass after the reproductive season (August–December; Fig. 5A and B). Liver mass varied little throughout the year (Fig. 5C).

Females

A significant relationship existed between \log_{10} SVL and \log_{10} liver mass ($r^2 = 0.36$, $F_{1,54} = 29.5$, $P < 0.001$) for females from the Atlapexco population. No significant relationship was detected for \log_{10} of gonad volume ($r^2 = 0.054$, $F_{1,54} = 3.05$, $P = 0.087$) and \log_{10} fat body mass ($r^2 = 0.001$, $F_{1,54} = 0.041$, $P = 0.839$). As with males, we removed the effect of female size by using the residuals from the common regressions to describe the liver cycles, whereas the gonad volume and fat body mass cycles were best represented by log-transformed values (Fig. 3D–F). The ANOVAs revealed significant effect of month on \log_{10} gonad volume ($F_{11,43} = 3.65$, $P = 0.001$), \log_{10} fat body mass ($F_{11,43} = 2.09$, $P = 0.040$), but not \log_{10} liver mass ($F_{11,43} = 1.69$, $P = 0.107$). Maximum reproductive activity of females was from January to September, during which females produced VF and eggs. Reproductive activity dropped abruptly in October, and increased again in November and December (Fig. 3D). In females from San Pablo Tetlapayac there was a significant relationship between \log_{10} SVL and \log_{10} volume of the gonad ($r^2 = 0.35$, $F_{1,40} = 21.3$, $P < 0.001$) and \log_{10} liver mass ($r^2 = 0.55$, $F_{1,40} = 47.5$, $P < 0.001$), but not \log_{10} fat body mass ($r^2 = 0.02$, $F_{1,40} = 0.677$, $P = 0.415$). We removed the effect of female size by using the residuals from the common regressions to describe the gonad and liver mass cycles, whereas the fat body mass was best

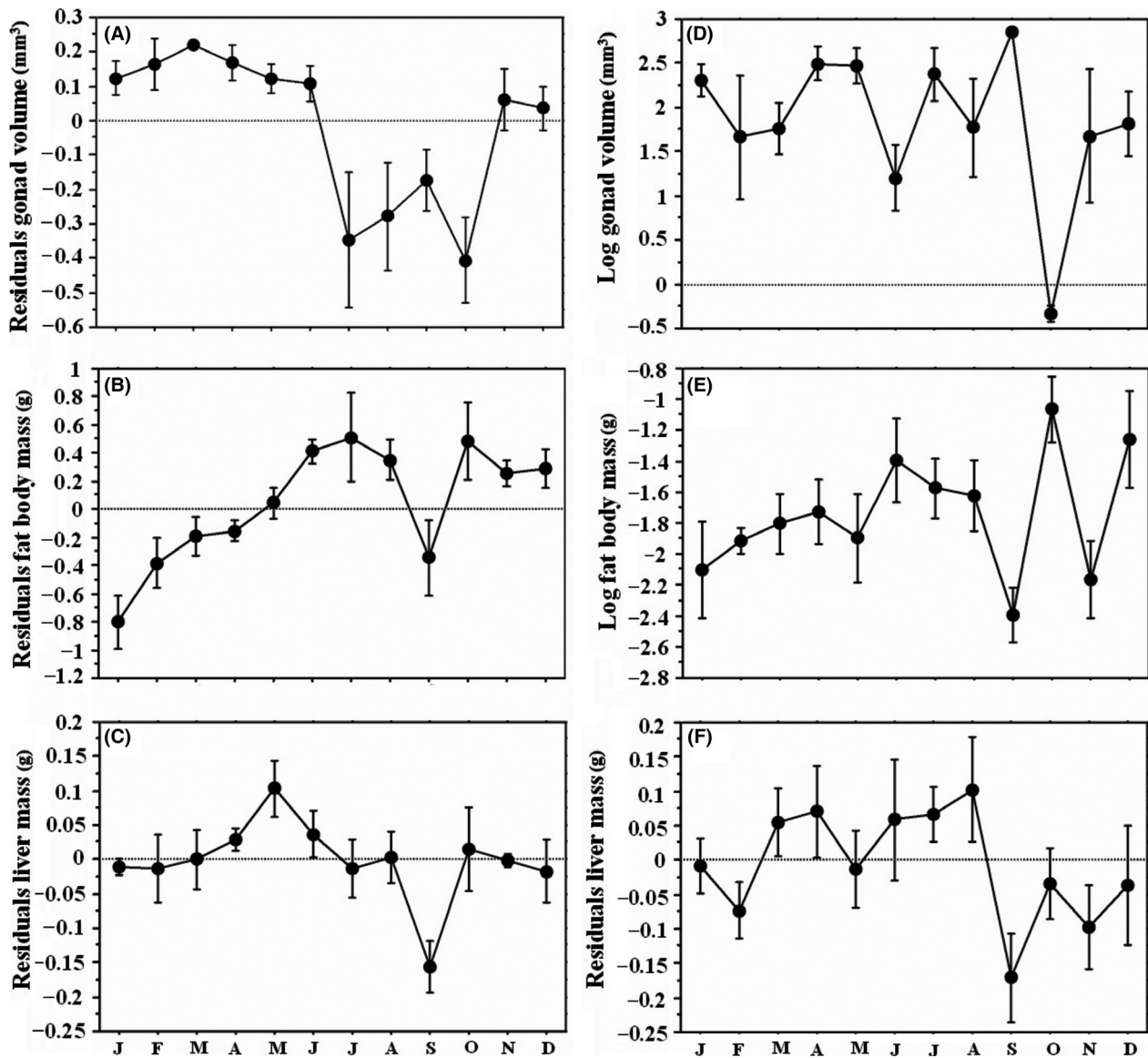


Figure 3. Monthly variation in volume of gonads, liver, and fat bodies in males (A–C) and females (D–F) of *Sceloporus variabilis* from Atlapexco, Hidalgo State, Mexico. Means given \pm SE.

represented by \log_{10} (Fig. 4D–F). The ANOVAs on residuals of the regressions revealed a significant effect of month on gonad volume ($F_{10,30} = 4.82$, $P < 0.001$) and fat body mass ($F_{10,30} = 4.65$, $P < 0.001$), but not liver mass ($F_{10,30} = 0.687$, $P = 0.728$). During reproductive activity, maximum VF and eggs production by females was from January to September, decreasing in October and December (Fig. 4D). For females from Santa Catarina, there was a significant relationship between \log_{10} SVL and \log_{10} fat body mass ($r^2 = 0.15$, $F_{1,49} = 8.7$, $P = 0.005$), \log_{10} liver mass ($r^2 = 0.61$, $F_{1,49} = 76.9$, $P < 0.001$), but not \log_{10} volume of the gonad ($r^2 = 0.06$,

$F_{1,49} = 2.82$, $P = 0.098$). We removed the effect of female size by using the residuals of the regressions to describe the fat body and liver cycles, whereas the gonad was best represented by log-transformed data (Fig. 5D–F). The ANOVAs on residuals of the regressions revealed a significant effect of month on gonad volume ($F_{10,40} = 9.47$, $P < 0.001$), fat body mass ($F_{10,40} = 3.33$, $P = 0.003$), but not liver mass ($F_{10,40} = 1.42$, $P = 0.210$). Female reproductive activity began from January to June, when maximum VF and eggs production occurred; however, production of VF occurred throughout the year (Fig. 5D).

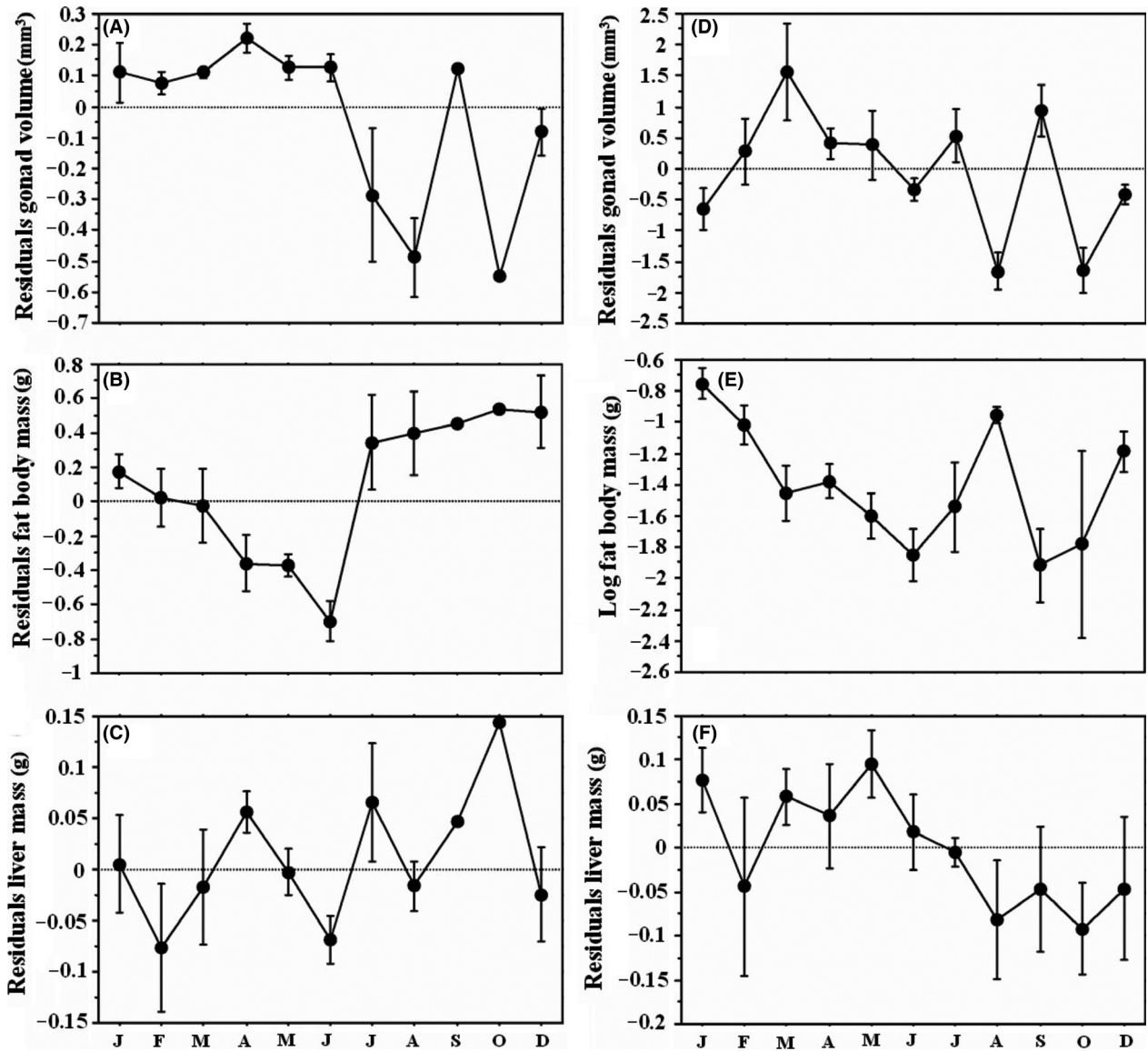


Figure 4. Monthly variation in volume of gonads, liver, and fat bodies in males (A–C) and females (D–F) of *Sceloporus variabilis* from San Pablo Tetlapayac, Hidalgo State, Mexico. Means given \pm SE.

Fat body and liver mass remained relatively high during female reproductive activity in lizards from the Atlapexco population (Fig. 3E and F). Fat body mass was low during reproductive activity for females from San Pablo Tetlapayac (Fig. 4D and E) but liver mass fluctuated very little during maximum reproductive activity (Fig. 4F). Finally, fat body mass for females from Santa Catarina decreased with increasing reproductive activity (Fig. 5D and E), and increased when reproductive activity decreased (Fig. 5D). Liver mass was almost constant during reproductive activity, except in April (increased) and September (decreased; Fig. 5F).

Vitellogenic follicles and eggs production

Vitellogenic follicle and egg production by females varied among populations (Fig. 6; Table 3). Females from the Atlapexco population produced VF during January–December and eggs during January–November (Fig. 6); females from San Pablo Tetlapayac produced VF during January–September and eggs during February–September (Fig. 6; Table 3); finally, females from the Santa Catarina population produced VF during the entire year, but eggs were found only during January–June (Fig. 6, Table 3).

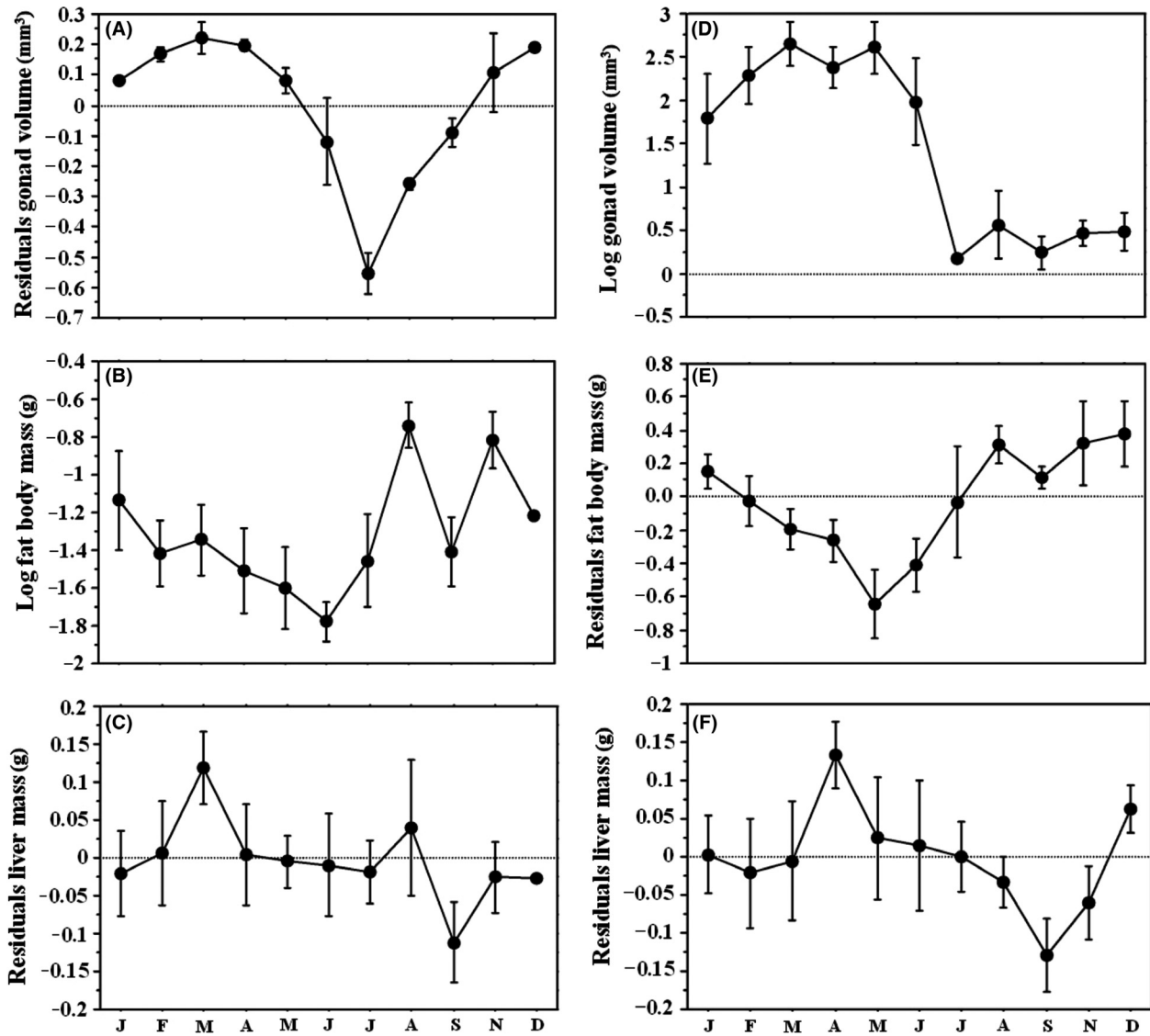


Figure 5. Monthly variation in volume of gonads, liver, and fat bodies in males (A–C) and females (D–F) of *Sceloporus variabilis* from Santa Catarina, Hidalgo State, Mexico. Means given \pm SE.

Clutch size and frequency

Mean clutch size varied among populations ($F_{2,41} = 4.48$, $P = 0.017$; Table 3). Clutch size by females from Atlapexco (3.5 ± 0.21 , $n = 19$) was similar to that of Santa Catarina females (3.4 ± 0.24 , $n = 13$; $P = 0.993$), and both of these were lower than those of San Pablo Tetlapayac females (4.3 ± 0.28 , $n = 12$, Table 3) (Tukey’s post hoc test, $P = 0.030$ and $P = 0.023$, respectively). Females with VF were similar in SVL (53.9 ± 0.43 , $n = 66$) to females with oviductal eggs (53.7 ± 0.53 , $n = 44$; Mann–Whitney U -test, $Z = -0.528$, $P = 0.597$). Clutch size was correlated with female SVL for the Atlapexco population

($r^2 = 0.48$, $F_{1,17} = 15.46$, $P < 0.001$) but not for the San Pablo Tetlapayac ($r^2 = 0.20$, $F_{1,10} = 2.49$, $P = 0.145$) or Santa Catarina ($r^2 = 0.16$, $F_{1,11} = 2.15$, $P = 0.171$) populations.

Clutch frequencies varied among populations. For example, the Atlapexco and San Pablo Tetlapayac populations produced three clutches (NVF type II, VF in ovary and oviductal eggs), whereas the Santa Catarina population produced four clutches (NVF type I and II, vitellogenic follicles and oviductal eggs simultaneously). RCM varied among populations (ANOVA, $F_{2,41} = 10.9$, $P < 0.001$; Table 3). RCM for the San Pablo Tetlapayac population was higher than that of the Atlapexco

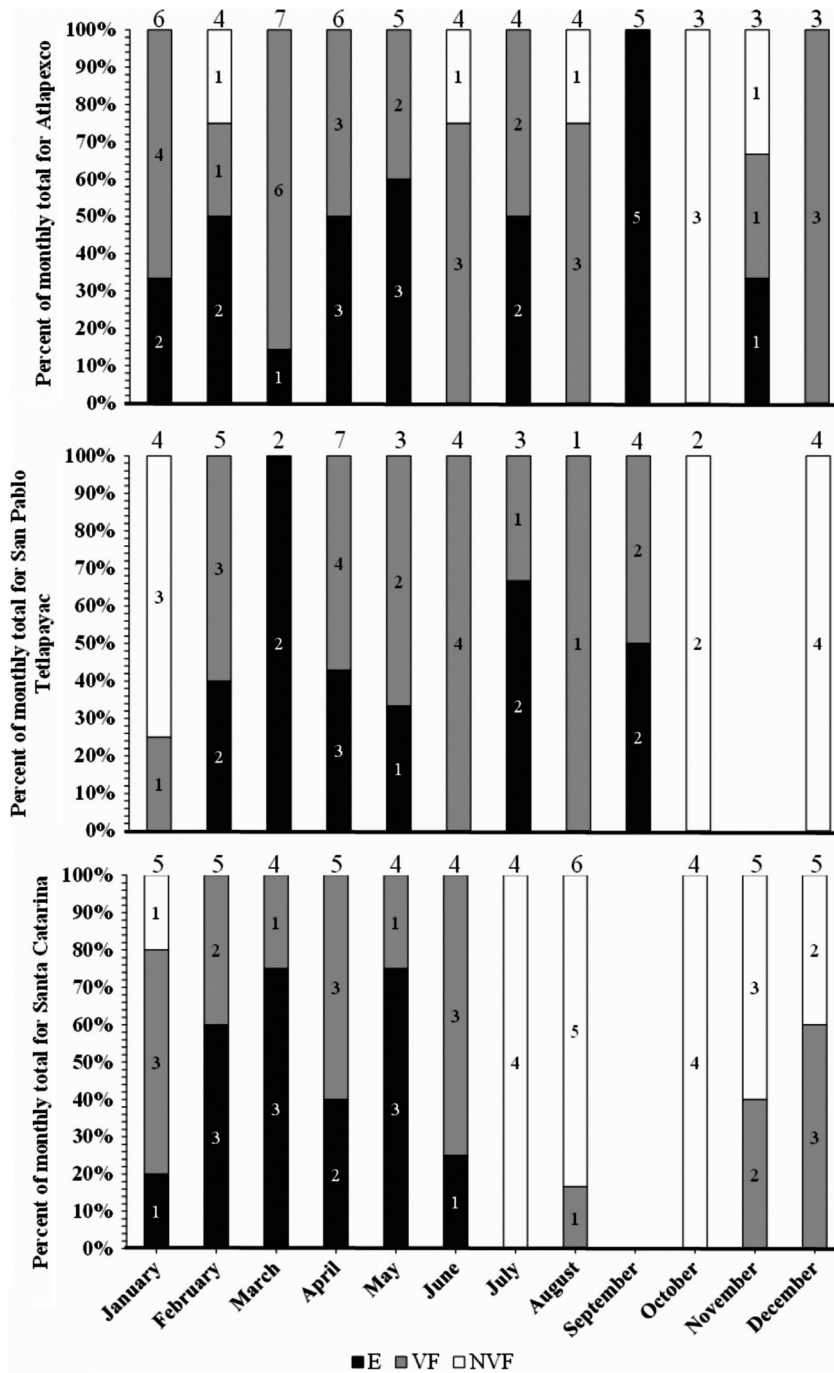


Figure 6. Seasonal changes in frequencies of various reproductive states for female of *Sceloporus variabilis* from Atlapexco, San Pablo Tetlapayac and Santa Catarina populations, Hidalgo State, Mexico. Sample size of each month is above the bars; numbers inside de bars are egg classes (E = eggs, VF = vitellogenic follicles, NVF = nonvitellogenic follicles).

(Tukey's test, $P < 0.001$) and Santa Catarina ($P = 0.04$) populations (Table 3), and Atlapexco and Santa Catarina were similar ($P = 0.10$). RCM also varied among months. During November, Atlapexco had the lowest RCM (0.145), whereas the highest RCM (0.310) was observed in July. Females from San Pablo Tetlapayac had the lowest RCM (0.262) in May and the highest (0.361) in

July. Females from Santa Catarina had the lowest RCM (0.183) in June and the highest (0.300) in February. Egg volume (mm^3) was not different among populations ($F_{2,41} = 1.14$, $P = 0.328$). However, the lowest mean egg volume occurred in the San Pablo Tetlapayac females (Table 3), and the highest was in the Santa Catarina females (Table 3).

Discussion

Theory suggests that species with broad distributions should express phenotypic variation in life history traits among populations determined by ecological and genetic factors (temperature, precipitation, food availability, or reproductive mode of species; Stearns 1992; Horváthová et al. 2013; Hosseinian Yousefkhani et al. 2014; Roitberg et al. 2015). Ecological factors influence local differentiation in morphological and reproductive traits among populations and are usually considered adaptive in nature (Du et al. 2005; Wang et al. 2011; Horváthová et al. 2013; Hosseinian Yousefkhani et al. 2014; Roitberg et al. 2015). Populations of *S. variabilis* from central Mexico (this study; 140, 1045 and 1845 m elev.) appear to be good models for examining variations in morphology and reproductive characteristics, and these differ from studied populations in eastern Mexico near the coast (Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006). Our study showed variation in morphological (SVL at sexual maturity, mean SVL, body mass) and reproductive characteristics (reproductive cycles, clutch size, clutch frequency, and RCM) among populations of *S. variabilis* analyzed, a similar pattern has been observed in other species of lizards (Du et al. 2005; Roitberg et al. 2015). These variations in reproductive traits may be a response to the environments (temperature, elevation or vegetation type; Table 1) where lizard populations inhabit, such as occur in other populations of the same species (Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006).

Body size at sexual maturity

Sceloporus variabilis is a small-body-sized lizard. Males and females from the three populations reached minimum SVL at sexual maturity at different sizes. The smallest sexually mature females were from San Pablo Tetlapayac (45.3 mm) and were similar to those from Atlapexco (45.4 mm). The largest were from the Santa Catarina population (47.1 mm). Because of the correlation between SVL and fecundity (yearly reproductive output) across populations and the lack of differences among populations in egg size, differences in fecundity most likely reflect the impact of female body size on fecundity. Environments in which these populations live are considerably different. Santa Catarina is represented by a high elevation (1845 m) cloud forest with lower temperatures (14.5°C) and precipitation (608 mm) than Atlapexco with tropical evergreen forest at low elevation (140 m) with higher temperatures (22°C) and precipitation (1500 mm; Table 1). San Pablo Tetlapayac contains xeric scrubland, which is intermediate in temperature and precipitation relative to the other populations

(Table 1). Each population responds differently in terms of reproductive characteristics to these different environmental conditions, and these can be affected by other factors such as foraging ability, food availability and habitat utilization, which has been documented in other lizard species and populations (Benabib 1994; Du et al. 2005, 2014; Wang et al. 2011; Horváthová et al. 2013; Hosseinian Yousefkhani et al. 2014; Roitberg et al. 2015). A similar pattern is evident in males from the three populations. Santa Catarina and Atlapexco males were larger in mean SVL and minimum size at sexual maturity than males from San Pablo Tetlapayac.

In our study, size at sexual maturity could also result from the extension of the reproductive activity in each population as is observed in other lizard studies (Ramírez-Bautista and Vitt 1997, 1998). Females from San Pablo Tetlapayac reach minimum SVL at a smaller size resulting in production of VF and eggs during the first month of the year, similar to the Atlapexco populations (see cycles; Figs. 3, 4). This reproductive pattern of sexual maturity at smaller sizes has been observed in other populations of this species in tropical environments (Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006) and in different oviparous species as *Anolis nebulosus* (Ramírez-Bautista and Vitt 1997, 1998; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015). For example, in two populations of *A. nebulosus* near the Pacific Coast, females from two populations showed different size at sexual maturity, explained by different pressure of depredation, or food availability. Rapid growth rate in order to reach minimum SVL to reproduce is common in oviparous lizards with small body size (Ramírez-Bautista 1995). This allows greater clutch frequencies, suggesting a beat-heading life-history strategy (Stearns 1992), where males and females of the three populations can grow rapidly before the beginning of the reproductive season (Benabib 1994; Ramírez-Bautista and Vitt 1997, 1998).

Reproductive cycles

Males and females of *S. variabilis* had nearly continuous reproductive cycle during the year, similar to other populations from the Gulf coast of Mexico (García-Collazo et al. 1993; Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006). However, reproductive cycles of males varied in extension among populations and also differed in the same species studied elsewhere (from February–May and October–December reported by Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006). Males from Atlapexco were reproductively active during most of the year with two peaks, from January to June and November–December (Fig. 3A). The reproductive cycle of males from San Pablo Tetlapayac differed slightly, with maximum testes volume occurring

from January to June, and another slight peak in September (Fig. 4A). Males from Santa Catarina reproduced continually with two distinct peaks, one from January–June and the other from August to December (Fig. 5A). Variations in reproductive activity among populations likely are a response to temperature, precipitation, or food availability in the respective environments (Ballinger 1977; Dunham 1978; Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997), or a combination of these factors (Licht and Gorman 1970; Ramírez-Bautista and Vitt 1997).

Continuous reproduction by males of *S. variabilis* likely results in high energy cost as in other species (Ballinger 1977; Ramírez-Bautista and Vitt 1997). This is supported by fat body mass but not liver mass cycles of males from the three populations (Figs. 3B and C, 4B and C, 5B and C). During reproduction, males invest a high amount of energy in copulation to the most number of females to ensure their fitness as well as the defense of territory and combats with other males (Ramírez-Bautista et al. 2002; Stephenson and Ramírez-Bautista 2012). In these populations of *S. variabilis*, fat body mass decreased (with slight changes) when reproductive activity was maximal, but liver mass remained nearly constant, except in males from San Pablo Tetlapayac, in which liver mass varied during the year (Fig. 4C). The increase of fat body and liver mass at the end of the reproductive cycles in the three populations, suggests that males not only are reproducing but also foraging, similar to other lizard species (Ramírez-Bautista et al. 2006, 2014). A high energetic cost in reproduction has been shown in males and females from tropical oviparous species with continuous and synchronous reproduction between males and females; for example *Hemidactylus turcicus* (Selcer 1987, 1990), *S. pyrocephalus* (Ramírez-Bautista and Olvera-Becerril 2004), *P. lanei* (Ramírez-Sandoval et al. 2006), and also in *S. variabilis* from the coast of Gulf Mexico (Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006). These cost are reflected in the number of events (clutches) that these species show in these environments, which also could be a reflect of the environment pressure (Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015). This pattern occurred in

males and females of *S. variabilis* from the three studied populations according to cycles of liver mass and fat body mass in each population (Figs. 3–5).

Variation in reproductive cycles of females from the three populations was reflected in VF and eggs production (Fig. 6). Females from Atlapexco had two reproductive peaks, January–May and July–December, in which VF and eggs were produced (Fig. 6). Females from San Pablo Tetlapayac produced VF and eggs from February to September, whereas in Santa Catarina, females produced VF and eggs during a shorter time period (January–June). During the remaining months (July–December), these females had low production of VF. Even though we did not observe eggs in these females, we observed corpora lutea, which indicated that those females had ovulated (Fig. 6), also corpora lutea has been an indirect method to detect eggs production and clutch size in oviparous lizard species, and evidence of number of frequencies of clutches (Ramírez-Bautista et al. 2006). Although continuous reproduction is typical in this species (Table 4), production of VF and eggs during the year varied among populations, similar to other populations (García-Collazo et al. 1993; Benabib 1994; Ramírez-Bautista et al. 2006; Table 4).

Clutch size

Clutch size varied among these populations and varied relative to other populations of the same species as reported by Ramírez-Bautista and González-Romero (1991; 3.3 eggs), Benabib (1994; 4.3 and 4.6), Ramírez-Bautista et al. (2006; 3.7), and García-Collazo et al. (1993; 3.4). Mean clutch sizes in Atlapexco and Santa Catarina populations are similar to populations from the Gulf coast of Mexico, except from San Pablo Tetlapayac, which is similar to the population at Bastonal (Benabib 1994; 4.6 eggs; Table 4). Variation in clutch size within populations of coast and mainland suggests an environmental effect in clutch size among populations of *S. variabilis*; since differences in the population from San Pablo Tetlapayac were observed indicating this case. Moreover, this species has multiples clutches (3–4)

Table 4. Reproductive characteristics of female of *Sceloporus variabilis* from different populations including data from this study.

SVL (mm)	Clutch size	Reproductive season	Resource
53.1 ± 0.49 (44–68)	4.6 ± 0.14 (3–7)	November–September	Benabib (1994)
55.4 ± 0.82 (53–61)	3.3 ± 0.9 (2–4)	–	Ramírez-Bautista and González-Romero (1991)
44–59	3.4 ± 0.57 (2–5)	January–December	García-Collazo et al. (1993)
56.6 ± 0.35 (43.8–71)	3.7 ± 0.11 (2–6)	January–December	Ramírez-Bautista et al. (2006)
53.57 ± 0.52 (45–63)	3.4 ± 0.21 (2–5)	January–December	Atlapexco, this study
52.73 ± 0.51 (45–57)	4.3 ± 0.28 (3–6)	January–September	San Pablo Tetlapayac, this study
54.50 ± 0.57 (47–62)	3.4 ± 0.24 (2–5)	January–December	Santa Catarina, this study

during the year, and it is not well known how large each clutch is throughout the year (Benabib 1994). Similarities in clutch size between Atlapexco and Santa Catarina populations of this study and the differences in San Pablo Tetlapayac populations suggest that factors such as food availability, latitude and elevation (thus temperature) that these populations encounter could influence clutch size. Also, the medium elevation population (San Pablo Tetlapayac; 1045 m elev.) had similar mean clutch size compared with other high elevation populations (Bastonal; 1000 m elev.; Benabib 1994). Clutch frequency likely varies among populations in response to variation in environments where lizards live (Benabib 1994). Larger clutch size has been documented in other species of *Sceloporus* from high elevations, such as *S. jarrovi* (Ramírez-Bautista et al. 2002), and *S. undulatus* (Angilletta et al. 2004).

The low average number of eggs in the analyzed populations of *S. variabilis* compared with other species of the genus from low elevations, such as *S. siniferus* (5.0 eggs; Fitch 1978; Ramírez-Bautista et al. 2015) and *S. pyrocephalus* (5.8; Ramírez-Bautista and Olvera-Becerril 2004) may be compensated for by production of several clutches during the year (at least two or three) as in San Pablo Tetlapayac and Santa Catarina. Lizards from each population that we studied appear to distribute reproductive effort in similar ways (assuming each clutch size is similar) in terms of clutch frequency. For example, no differences were found in eggs mass or volume among the three populations. RCM did vary among populations; San Pablo Tetlapayac had the highest values (0.310). This suggests that each population may experience different levels of risk when active or may differ slightly in foraging mode (Vitt and Congdon 1978; Benabib 1994). However, RCM typically varies little across a wide range of body sizes within and among populations of single species (Vitt and Congdon 1978; Shine and Schwarzkopf 1992; Benabib 1994; Du et al. 2005; this study). This pattern may reflect a general tendency for female lizards, especially for small short-lived species, which produce small clutch size, and multiples frequencies as *S. variabilis*. The significant differences in clutch size and RCM, and nondifferences in eggs mass among populations might be representing a trade-off in these parameters, which also could be supporting the hypothesis that maternal body shape as well as size can be viewed as a response to fecundity (Vitt and Congdon 1978; Qualls and Andrews 1999; Du et al. 2005, 2014).

In summary

Males and females from populations of *S. variabilis* are synchronized in production of mature gonads during

the year. However, a relative shift in reproductive cycles of 1–2 months between males and females among these populations. The Atlapexco population differed from the San Pablo Tetlapayac and Santa Catarina populations. Energetic cost in reproduction of males and females is apparent in fat body and liver cycles which were at their minimum when reproduction was at its maximum, except in males and females from the Atlapexco population (Fig. 3). In this population, males and females may invest more time foraging while breeding as compared with other populations. Variation in liver mass is indicative of continuous foraging activity by the lizards, due to the liver synthesizing nutrients from fat bodies (Selcer 1987; Ramírez-Bautista et al. 2004). Several factors might explain variation in clutch size and RCM among populations including temperature, precipitation, latitude, elevation, and food availability in the respective environments (Ballinger 1977). Females from high (Santa Catarina) and low (Atlapexco) elevation had larger SVL than females from medium elevation (San Pablo Tetlapayac), and also differences in life-history characteristics were found (Table 3). These data suggest that females from these environments respond in different ways (extension of reproductive cycle, and variation in reproductive characteristics), as other lizard species do (Ramírez-Bautista et al. 1995; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista 2015). On the other hand, variation in some of these characteristics (SVL, body mass, and reproductive characteristics) might reflect phenotypic plasticity among populations. Therefore, we suggest that lizards from each population respond to variation in predator pressure, food availability, temperature, or precipitation, also, these factors must be analyzed in these populations to determine whether changes are responses to the environment or adaptive responses of each population.

Acknowledgments

We thank Itzel Magno Benitez, Daniel Lara Tufiño, Raquel Hernández Austria, and Aaron García for their help in the field. We thank doctors Fernando Rosas, Pablo O. Aguilar and Felipe Rodríguez for the academic support, and Laurie J. Vitt for reviewing the first version of the manuscript. We thanks two anonymous reviewers for their comments on it. This study is part of the PhD research of the senior author (RCE), in the program Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to RCE (Number 360243) by CONACyT and field work was supported by projects CONABIO JM001 and Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a.

Conflict of Interest

None declared.

References

- Angilletta, M. J. Jr, P. H. Niewiarowski, A. E. Dunham, A. D. Leaché, and W. P. Porter. 2004. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with Sceloporine lizards. *Am. Nat.* 164:168–183.
- AVMA (American Veterinary Medical Association). 2013. AVMA guidelines on euthanasia. AVMA, Schaumburg, IL.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58:628–635.
- Ballinger, R. E. 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard *Sceloporus jarrovi* along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60:901–909.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetol. Monogr.* 8:160–180.
- Blois, J. L., R. S. Feranec, and E. A. Hadly. 2008. Environmental influences on spatial and temporal patterns of body-size variation in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *J. Biogeogr.* 35:602–613.
- Abacus Concepts 1992. Statview IV. Abacus Concepts Inc., Berkeley, CA.
- Du, W. G., X. Ji, Y. P. Zhang, X. F. Xu, and R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 85:443–453.
- Du, W., T. R. Robbins, D. A. Warner, T. Langkilde, and R. Shine. 2014. Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integr. Zool.* 9:360–371.
- Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770–778.
- Dunham, A. E. 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208–221.
- Ferguson, G. W., C. H. Bohlen, and H. P. Woolley. 1980. *Sceloporus undulatus*: comparative life history and regulation of a Kansas population. *Ecology* 61:313–322.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *Univ. Kan. Sci. Bull.* 51:441–461.
- Gadsden, H., and J. L. Estrada-Rodríguez. 2008. Demography of the Yarrow's Spiny Lizard *Sceloporus jarrovi* from the Central Chihuahuan Desert. *West. N. Am. Nat.* 68:46–57.
- García-Collazo, R., T. Altamirano Álvarez, and M. Gómez Soto. 1993. Reproducción continua en *Sceloporus variabilis* (*Sauria: Phrynosomatidae*) en Alvarado, Veracruz, México. *Bol. Soc. Herp. Mex.* 5:51–59.
- Goldberg, S. R., and C. H. Lowe. 1966. The reproductive cycle of the western whiptail lizard (*Cnemidophorus tigris*) in southern Arizona. *J. Morphol.* 118:543–548.
- Guillette, L. J. Jr. 1981. On the occurrence of oviparous and viviparous forms of the Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 37:11–15.
- Guillette, L. J. Jr. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38:94–103.
- Guillette, L. J. Jr, R. E. Jones, K. T. Fitzgerald, and H. M. Smith. 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 36:201–215.
- Hernández-Salinas, U., and A. Ramírez-Bautista. 2015. Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (*Squamata: Dactyloidae*) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico. *Acta Zool.* 96:428–435.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique, and G. R. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (*Sauria: Phrynosomatidae*) from Hidalgo, México. *Herpetologica* 66:12–22.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, N. P. Pavón, and L. F. Rosas Pacheco. 2014. Morphometric variation in island and mainland populations of two lizard species from the Pacific Coast of Mexico. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 87:21.
- Horváthová, T., C. R. Cooney, P. S. Fitze, T. A. Oksanen, D. Jelic, I. Ghira, et al. 2013. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. *Ecol. Evol.* 3:2424–2442.
- Hosseinian Yousefkhani, S. S., M. Yousefi, A. Mohammadpour, R. Masroor, and N. Rastegar-Pouyani. 2014. Phenotypic variation in males of the agamid lizard *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831) across a wide geographic range. *Herpetologica* 70:464–471.
- Jenkins, T. M. Jr, S. Diehl, K. W. Kratz, and S. D. Cooper. 1999. Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology* 80:941–956.
- Licht, P., and G. C. Gorman. 1970. Reproductive and fat cycles in Caribbean *Anolis* lizards. *Univ. Calif. Pub. Zool.* 95:1–52.
- Lozano, A. 2013. Estudio comparado de la reproducción y cambios histológicos de las gónadas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (*Squamata: Phrynosomatidae*) durante un ciclo anual en dos ambientes contrastantes. [Master thesis]. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Lozano, E. A., A. Ramírez-Bautista, and M. C. Uribe. 2014. Oogenesis and Ovarian Histology in two populations of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (*Squamata: Phrynosomatidae*) from the central Mexican plateau. *J. Morphol.* 275:949–960.

- Lozano, A., M. C. Uribe, and A. Ramírez-Bautista. 2015. Seasonal and continuous spermatogenesis in the viviparous lizard *Sceloporus grammicus*, a study of two Populations in contrasting environments from the Central Mexican Plateau. *Zool. Anze.* 254:72–85.
- Marquiz, O., M. Massot, and J. F. Le Galliard. 2008. Intergenerational effects of climate generate cohort variation in lizard reproductive performance. *Ecology* 89:2575–2583.
- Michaud, E. J., and A. C. Echternacht. 1995. Geographic variation in the life history of the lizard *Anolis carolinensis* and support for the pelvic constraint model. *J. Herpetol.* 29:86–97.
- Naya, D. E., M. A. Lardies, and F. Bozinovic. 2007. The effect of diet quality on physiological and life-history traits in the harvestman *Pachylus paessleri*. *J. Insect Physiol.* 53:132–138.
- Ouifero, C. E., A. J. Smith, and A. J. Angilletta. 2007. The importance of energetic versus pelvic constraints on reproductive allocation by the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Biol. J. Linn. Soc.* 91:513–521.
- Qualls, C. P., and R. M. Andrews. 1999. Maternal body volume constrains water uptake by lizards eggs in utero. *Funct. Ecol.* 13:845–851.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la Región de Chamela, Jalisco. [Doctoral thesis]. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez-Bautista, A., and A. González-Romero. 1991. Notes on the reproduction of the Rose Belly lizard, *Sceloporus variabilis* (Sauria: Iguanidae) from Dos Bocas, Tabasco, México. *Bull. Chicago Herp. Soc.* 26:270–272.
- Ramírez-Bautista, A., and V. Olvera-Becerril. 2004. Reproduction in the Boulder Spiny Lizard *Sceloporus pyrocephalus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of México. *J. Herpetol.* 38:225–231.
- Ramírez-Bautista, A., and L. J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of México. *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 México. *Southwest. Nat.* 43:381–390.
- Ramírez-Bautista, A., Z. Uribe-Peña, and L. J. Jr Guillette. 1995. Reproductive Biology of the lizard *Urosaurus bicarinatus bicarinatus* (Reptilia: Phrynosomatidae) from Río Balsas Basin, México. *Herpetologica* 51:24–33.
- Ramírez-Bautista, A., O. Ramos-Flores, and J. W. Jr Sites. 2002. Reproductive cycle of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from north-central México. *J. Herpetol.* 36:225–233.
- Ramírez-Bautista, A., E. Jiménez-Cruz, and J. C. Marshall. 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae). *West. N. Am. Nat.* 64:175–183.
- Ramírez-Bautista, A., R. García-Collazo, and L. J. Jr Guillette. 2006. Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of southern Veracruz, México. *Southwest. Nat.* 51:163–171.
- Ramírez-Bautista, A., O. Ramos-Flores, B. P. Stephenson, and G. R. Smith. 2008. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus minor* of the Guadalcázar region, San Luis Potosí, Mexico. *Herpetol. J.* 18:121–127.
- Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde, and U. Hernández-Salinas. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zool.* 95:397–408.
- Ramírez-Bautista, A., R. Luria-Manzano, R. Cruz-Elizalde, N. P. Pavón, and L. D. Wilson. 2015. Variation in reproduction and sexual dimorphism in the long-tailed Spiny Lizard *Sceloporus simiferus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Southern Pacific Coast of Mexico. *Salamandra* 51:73–82.
- Ramírez-Sandoval, E., A. Ramírez-Bautista, and L. J. Vitt. 2006. Reproduction in the lizard *Phyllodactylus lanei* (Squamata: Gekkonidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Copeia* 2006:1–9.
- Rodríguez-Romero, F., G. R. Smith, O. Cuellar, and F. R. Méndez de la Cruz. 2004. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from Mexico. *J. Herpetol.* 38:438–443.
- Roitberg, E. S., V. N. Kuranova, N. A. Bulakhova, V. F. Orlova, G. V. Eplanova, O. I. Zinenko, et al. 2013. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging reptile species: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate. *Evol. Biol.* 40:420–438.
- Roitberg, E. S., G. V. Eplanova, T. I. Kotenko, F. Amat, M. A. Carretero, V. N. Kuranova, et al. 2015. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis. *J. Evol. Biol.* 28:613–629.
- Schulte-Hostedde, A. I., B. Zinner, J. S. Millar, and G. J. Hickling. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86:155–163.
- Selcer, K. W. 1987. Seasonal variation in fat body and liver mass of the introduced Mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*, in Texas. *J. Herpetol.* 21:74–78.
- Selcer, K. W. 1990. Egg-size relationships in a lizard with fixed clutch size: variation in a population of the Mediterranean gecko. *Herpetologica* 46:15–21.
- Shine, R., and L. Schwarzkopf. 1992. The evolution of reproductive investment in lizards and snakes. *Evolution* 46:62–75.
- Smith, H. M., G. Pérez-Higareda, and D. Chiszar. 1993. A review of the members of the *Sceloporus variabilis* lizard complex. *Bull. Maryland Herp. Soc.* 29:85–125.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, New York, NY.
- Stephenson, B., and A. Ramírez-Bautista. 2012. Did sexually dimorphic dorsal coloration evolve by a pre-existing bias in

- males in the lizard *Sceloporus minor*? – *Evol. Ecol.* 26:1277–1291.
- Tinkle, D. W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Am. Nat.* 103:501–516.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur, and S. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55–74.
- Vitt, L. J., and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112:595–608.
- Wang, Y., W. Ji, W. Zhao, N. Yu, and N. Liu. 2011. Geographic variation in clutch and egg size for the lizard *Phrynocephalus przewalskii* (Squamata: Agamidae). *Asian Herpetol. Res.* 2:97–102.
- Wu, Y., J. Fu, B. Yue, and Y. Qi. 2015. An atypical reproductive cycle in common viviparous Asia Agamid *Phrynocephalus vlangalii*. *Ecol. Evol.* 5:5138–5147.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Znari, M., E. El Mouden, and H. Francillon-Vieillot. 2002. Long-term variation in reproductive traits of Bibron's *Agama impalearis*, in New Western Morocco. *Afr. J. Herpetol.* 51:57–68.

Capítulo III

1) “Geographic variation in female body and clutch size among populations of the lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico”

**Geographic variation in female body and clutch size among populations of the lizard
Sceloporus variabilis (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico**

Raciél Cruz-Elizalde¹, Aurelio Ramírez-Bautista^{1,*}, and Barry P. Stephenson²

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

²Department of Biology, Mercer University, 1501 Mercer University Dr., Macon, GA,
31207, USA

*Corresponding author: ramibautistaa@gmail.com

Abstract. Geographic variation in body size and reproductive characteristics in populations of species with wide distribution are determined not only by environmental factors from areas where species inhabiting, but also for ecological factors and life history of the species. In this study were analyzed the correlations of the environmental factors on morphological (body size and weight) and reproductive characteristics (clutch size) of females from 14 populations of *Sceloporus variabilis*. The results showed variation in snout-vent length (SVL), body mass, and clutch size among female populations. Clutch size was correlated in a low percentage with females SVL. The latitude did not influence on SVL and clutch size; however, clutch size was correlated with female SVL, but not with elevation, latitude or temperature of the sites studied. Several studies that assess the effect of seasonality, food resource use in the reproductive investment, such as egg size and volume among populations of *S. variabilis* are needed to determine whether these characteristics are in function of the ecological factors (availability resources and seasonality) from each population, or are characteristics that tend to be optimized by the species.

Key words: Morphology; Lizards; Fecundity; Populations; Reproductive Characteristics

Introduction

A central goal of research on the evolution of life histories is to understand the role of environmental factors in the expression of these characteristics (Roitberg et al., 2015). Heterogeneity in vegetation type within sites, and variation of environmental factors among sites (e.g., elevation, temperature and precipitation) may influence the expression of morphological traits, behavior, and life history traits in populations of a single species (Mathies and Andrews, 1995; Jin and Liu, 2007). As ectotherms, reptiles are highly dependent upon the external environmental conditions where they live (Wang et al., 2011) which in turn promotes variation in a variety of morphological traits, such as body size, egg size, clutch size, and size at sexual maturity (Ramírez-Bautista et al., 2011).

Several hypotheses have been developed to explain variation in reproductive success within and across populations of a single species by using female body size (snout-vent length: SVL), clutch or litter size (Ramírez-Bautista et al., 2011, 2016), energy investment (Vitt and Congdon, 1978), clutch frequency, and reproductive potential (Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista, 2015). In this regard, the hypothesis of fecundity by Darwin (1874) shows that natural selection favors larger females when clutch/litter size is correlated positively with female SVL (Cox et al., 2003). This hypothesis has been better supported with species that show variable clutch/litter size (Fitch, 1970; Braña, 1996) than in species with fixed clutch size (Tinkle et al., 1970; Ramírez-Bautista and Vitt, 1997).

Studies supporting the fecundity hypothesis in ectotherms have been conducted in amphibians (Shine, 1979), fish (Morita and Takashima, 1998; Foster and Vincent, 2004) and lizards (Cox et al., 2003; Meiri et al., 2012). For example, a high correlation between female SVL and fecundity (defined as clutch/litter size) has been found among species of lizards (Braña, 1996) and within populations of single species (Du et al., 2014; Roitberg et al., 2015) that occur across different environments. In addition, multiple studies have recorded the effect of elevation on female body size (SVL), and therefore, in clutch/litter size (Jin and Liu, 2007; Ramírez-Bautista et al., 2011; Wang et al., 2011).

A relatively high number of oviparous lizard species that occur at high elevations and latitudes exhibit larger body sizes (Du et al., 2014) than other species and populations of the same species (Ouifero et al., 2007; Ramírez-Bautista et al., 2011) from low elevations and latitudes (Forsman and Shine, 1995; Ji and Wang, 2005). This suggests that at high elevations and latitudes, females exhibit larger clutch sizes, larger individual eggs or both; therefore, the offspring of these females should have larger body sizes at birth than populations that inhabit lower elevations and latitudes (Du et al., 2005). This pattern is explained by the advantages obtained by offspring when born at larger size in exhibiting higher survival and growth rates in temperate environments (Sibly and Calow, 1983; Fischer et al., 2003) than smaller offspring from warmer or more tropical environments (Du et al., 2014).

The effect of environmental factors on female body size and/or clutch size in oviparous species may be better understood by analyzing multiple populations of the same species that occur in different environments of elevation, latitude, temperature, and precipitation (Díaz et al., 2012; Du et al., 2005, 2014). In this regard, a good model organism to analyze the effect of female body size and environmental factors on clutch size across populations is the rose-bellied lizard, *Sceloporus variabilis*. This species is a relatively small lizard (males: 59.8 mm SVL, range 48–71 mm; females: 51 mm SVL, range 44–68 mm; Ramírez-Bautista et al., 2006). It also has a relatively wide distribution, ranging from southern Texas, USA, through much of Mexico, and down through Central America (Smith et al., 1993). As a consequence, populations of this species occur in a variety of kind of habitat types with different vegetation communities, and across a relatively wide elevational gradient, ranging from about sea level to 2,000 m a.s.l. (Smith et al., 1993).

The goal of this study was to analyze variation in body size, mass, and clutch size of females and identify any environmental factors, such as elevation, temperature, and precipitation that may be correlated with these morphological and reproductive traits across populations. According to the fecundity hypothesis for lizard species, given the broad geographic distribution of *S. variabilis*, as well as the effect of body size on clutch size documented in many oviparous species (Díaz et al., 2012; Du et al., 2014), we expected

that there would be: (i) variation in body size, mass, and clutch size among the 14 populations of *S. variabilis*, (ii) a positive relationship between female body size (SVL) and clutch size, and (iii) a positive correlation between one or more environmental factors (elevation, latitude, temperature, and precipitation) and clutch size across populations.

Material and methods

Morphometrics and environmental data

A total of 329 adult females of *Sceloporus variabilis* were obtained from two vertebrate specimen collections (Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, and the Museo de Zoología, Facultad de Ciencias) that are part of the Universidad Nacional Autónoma de México, in Mexico City. Specimens represented samples from a total of 14 populations located along its distribution area within Mexico (fig. 1; table 1). Females were confirmed to be sexually mature on the basis of the presence of vitellogenic follicles in the ovary and/or eggs in the oviduct (Ramírez-Bautista et al., 2006; Cruz-Elizalde and Ramírez-Bautista, 2016). Data on body size, mass and clutch size were collected following standard approaches (Ramírez-Bautista and Vitt, 1997). Body size (SVL) was recorded by use of a digital caliper (± 0.01 mm). Body mass was measured using an analytical balance (± 0.01 g). Data on clutch size were obtained by counting the total number of eggs number found in both oviducts (Ramírez-Bautista et al., 2006).

For each population of *S. variabilis* represented among examined specimens, we obtained localization data (latitude and longitude) using the program ArcView (ESRI, 1993). Associated environmental data (e.g., elevation, latitude, and annual mean temperature and precipitation) for each site were taken from WorldClim version 1.4 (Hijmans et al., 2005).

Data analysis

We used Kruskal-Wallis H-tests to compare populations, and to determine the relationship of body size to body mass and clutch size we performed correlation analysis. Post-hoc Tukey's pairwise comparison tests were utilized to identify differences when Kruskal-Wallis H test produced significant results. We also performed correlations of female body

size and mass to elevation, latitude, temperature, and precipitation (Angilletta et al., 2006; Ramírez-Bautista et al., 2011). Results were considered significant if $P \leq 0.05$. In general, data met conditions for parametric test, but when they did not, we used non-parametric alternatives instead (Zar, 1999). All statistical analyses were performed using STATISTICA 7.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Means are presented ± 1 SE.

Results

Females across populations varied in SVL (Kruskal-Wallis, $H = 54.71$, $P < 0.0001$), mass (Kruskal-Wallis, $H = 58.93$, $P < 0.0001$), and clutch size (Kruskal-Wallis, $H = 43.53$, $P < 0.001$). Specifically, females from Alvarado were smaller than females from Los Tuxtlas, Tuxtepec, Jalahui, Valle Nacional, and Hueytemalco (Tukey post-hoc tests: $P < 0.05$, in all cases; table 2). Females from the same population (Alvarado) were lighter than those from Los Tuxtlas and Tuxtepec populations ($P < 0.05$; table 2). In addition, females from Palenque and Valle Nacional were heavier than females from Sánchez Maga, Ciudad Madero, and Alvarado ($P < 0.05$, in all cases; table 2). Finally, lizards from Sánchez Maga exhibited a larger clutch size than females from Alvarado and Cerro Azul ($P < 0.05$, in all cases; table 2).

As expected, across all populations, female body mass was correlated with SVL ($r = 0.807$, $P < 0.0001$; fig. 2A) and clutch size ($r = 0.218$, $P < 0.001$; fig. 2B). Similar relationships were found between elevation and SVL ($r = 0.215$, $P < 0.001$; fig. 3A) and elevation and female body mass ($r = 0.188$, $P = 0.003$; fig. 3B), but not between elevation and clutch size ($r = 0.088$, $P = 0.17$; fig. 3C). Population latitude was not correlated with any morphometric (SVL, $r = -0.047$, $P = 0.463$; body mass, $r = -0.090$, $P = 0.163$) and reproductive trait (clutch size, $r = -0.034$, $P = 0.593$) measured (fig. 3D-F). According to environmental factors, female SVL, mass and clutch size were each negatively correlated with mean annual temperature ($r = -0.207$, $P = 0.001$; $r = -0.137$, $P = 0.032$, and $r = -0.190$, $P = 0.003$, respectively; fig. 4A-C). Finally, precipitation was significantly correlated with female SVL ($r = 0.261$, $P < 0.0001$) and mass ($r = 0.283$, $P < 0.0001$), but not with clutch size ($r = 0.065$, $P = 0.313$; fig. 4D-F).

Discussion

Body size is a morphological variable in lizards that exerts strong influences on a variety of reproductive characteristics, such as clutch size, egg volume and mass (Du et al., 2014; Roitberg et al., 2015), as well as offspring body size at birth (Ramírez-Bautista et al., 2011). In this study, we found that female SVL, body mass, and clutch size varied among populations of the lizard *S. variabilis*. This pattern is similar to other studies of the same species from different regions (Benabib, 1994), as well as other species of lizards, such as *S. undulatus* (Du et al., 2014), *S. ochoterenae* (Smith et al., 2003), *Emoia samoensis* (Hamilton et al., 2008), and *Phrynocephalus przewalskii* (Wang et al., 2011).

A negative correlation was found between female SVL and environmental temperature, such that females from populations with lower mean temperatures had larger SVL. In other lizards, females from populations at cooler environments reach the minimum size at sexual maturity later (Congdon and Gibbons, 1987; Du et al., 2014) than do females from warmer environments. This acts as an advantage to fecundity for females from these cooler environments (Niewiarowski et al., 2004; Ouifero et al., 2007; Pincheira-Donoso and Hunt, 2015); by allocating more energy to growth early in life, lizards in cold environments may have an increased abdominal volume to support a larger clutch mass later on (Olsson et al., 2002; Scharf and Meiri, 2013). This pattern is supported by a similar relationship of elevation against female body size and mass, though there was no significant correlation of elevation with clutch size. It is likely that a range of ecological factors, including foraging mode, availability and use of food in the environment (Ballinger, 1977), habitat use, and predation pressure (Huey and Pianka, 1981) are affecting the extent of female body growth, and therefore energy allocation to clutch size (Wang et al., 2011; Horváthová et al., 2013).

In the populations of *S. variabilis* analyzed elevation and latitude were unrelated to clutch size. This indicates that clutch size exhibits little variation among populations, which has been found in other populations (García-Collazo et al., 1993; Benabib, 1994; Ramírez-Bautista et al., 2006). Therefore, the conditions of seasonality and precipitation among populations have little positive effect on clutch size, and temperature a negative effect such as occur in other lizard species (Du and Shou, 2008; Cruz-Elizalde and Ramírez-Bautista,

2016). However, in addition to clutch size, body size, and body mass, it is important to assess egg mass and volume among populations (not evaluated in this study by scarce of these data), since these characteristics may better reflect at the population level the energy investment of the females in reproduction (Vitt and Congdon, 1978; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista, 2015).

A number of studies have found that oviparous lizard species from high elevations or latitudes tend to produce both larger clutches with larger eggs (Ouifero et al., 2007; Du et al., 2014), and so have larger offspring at birth (Greer, 1968; Vitt and Congdon, 1978; Forsman and Shine, 1995; Du et al., 2005) as compared to lizard species inhabiting lower elevations or latitudes, which have smaller clutches and smaller eggs accordingly (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista et al., 2006). In contrast, we found no evidence of larger clutches at high elevation across the 14 populations of *S. variabilis* examined in this study. A lack of such a correlation between clutch size and elevation and latitude has also been noted from other lizard species, such as *P. przewalskii* (Wang et al., 2011), as well as some other biological groups including birds (Lu, 2008; Bears et al., 2009) or anurans (Morrison and Hero, 2002). Likewise, the observation that mean clutch size is highly conserved across elevational and latitudinal gradients suggests that, despite occupying a broad geographic range, female *S. variabilis* show comparatively little phenotypic plasticity (Pincheira-Donoso and Hunt, 2015), which tends to lead to local trait optimization (Smith and Fretwell, 1974; Kratochvil and Kubicka, 2007).

Population variation in life history traits, especially reproductive characteristics, are promoted by both environmental (Sears, 2005; Horváthová et al., 2013) and historical factors (Michaud and Echternacht, 1995). However, our results from *S. variabilis* should be taken with caution in the absence of a broader analysis of both environmental and genetic factors. Such an approach would allow us to assess the extent of variation in other morphological and reproductive characteristics, as well as the identify possible adaptations to different environments where this species occurs. In the same way, interpopulational studies which assess the growth rate, demography, and resource use can provide information for understanding geographic variation in such morphological traits (body size,

clutch size) as well as other life history characteristics (growth rate, egg mass and volume, Roitberg et al., 2015; Ramírez-Bautista et al., 2016).

In conclusion, we found variation in female body size, mass and clutch size among populations of *S. variabilis*, as well as a correlation between clutch size and female body size. Several important environmental factors shown to be important predictors of clutch size in other species (Horváthová et al., 2013; Roitberg et al., 2015) were unrelated to clutch size in *S. variabilis*. Thus, it will be necessary to assess other life history characteristics (clutch mass, egg volume, or clutch frequencies) in future studies for each population considered here. Such an approach should allow us to more clearly identify the factors that promote geographic variation in these life history characteristics in this and other species.

Acknowledgments. We thank Víctor Hugo Reynoso for allowing AR-B to review specimens from the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). This study is part of the PhD research of the senior author (RCE) in the program Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to RCE (Number 360243) by CONACyT, and study was supported by projects CONABIO JM001 and Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a.

References

- Angilletta, M.J., Oufiero, C.E., Leaché, A.D. (2006): Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: an information-theoretic approach. *Am. Nat.* **168**: E123-135.
- Ballinger, R.E. (1977): Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* **58**: 628-635.
- Bears, H., Martin, K., White, G.C. (2009): Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. *J. Anim. Ecol.* **78**: 365-375.

- Benabib, M. (1994): Reproduction and lipid utilization of tropical population of *Sceloporus variabilis*. Herpetol. Monogr. **8**: 160-180.
- Braña, F. (1996): Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs. female abdomen increase. Oikos **75**: 511-523.
- Congdon, J.D., Gibbons, J.W. (1987): Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? P. Natl. Acad. Sci. USA. **84**: 4145-4147.
- Cox, R.M., Skelly, S.L., John-Alder, H.B. (2003): A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. Evolution **57**: 1653-1669.
- Cruz-Elizalde, R., Ramírez-Bautista, A. (2016): Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. Ecol. Evol. **6**: 1753-1768.
- Darwin, C. (1874): The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. D. Appleton & Company, New York, USA.
- Díaz, J.A., Iraeta, P., Verdú-Ricoy, J., Siliceo, I., Salvador, A. (2012): Intraspecific variation of reproductive traits in a Mediterranean Lizard: clutch, population, and lineage effects. Evol. Biol. **39**: 106-115.
- Du, W.G., Shou, L. (2008): Seasonal shifts in reproductive investment of female northern grass lizards (*Takydromus septentrionalis*) from a field population on Beiji Island, China. J. Herpetol. **42**: 461-466.
- Du, W.J., Ji, X., Zhang, J.P., Xu, X.F., Shine, R. (2005): Identifying sources of variation in reproductive and life history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). Biol. J. Linn. Soc. **85**: 443-453.
- Du, W., Robbins, T.R., Warner, D.A., Langkilde, T., Shine, R. (2014): Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). Integr. Zool. **9**: 360-371.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). (1993): Understanding GIS: The ARC/INFO Method. ESRI. Redlands, California.
- Fischer, K., Brakefield, P.M., Zwaan, B.J. (2003): Plasticity in butterfly egg size: why larger offspring at lower temperatures? Ecology **84**: 3138-3147.

- Fitch, H.S. (1970): Reproductive cycles in lizards and snakes. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist., Misc. publ. **52**: 1-247.
- Forsman, A., Shine, R. (1995): Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. Funct. Ecol. **9**: 818-828.
- Foster, S.J., Vincent, A.C.J. (2004): Life history and ecology of seahorses: implications for conservation and management. J. Fish Biol. **65**: 1-61.
- García-Collazo, R., Altamirano Álvarez, T., Gómez Soto, M. (1993): Reproducción continua en *Sceloporus variabilis variabilis* (Sauria: Phrynosomatidae) en Alvarado, Veracruz, México. Bol. Soc. Herpetol. Mex. **5**: 51-59.
- Greer, A.E. (1968): Clutch size in the scincid lizard genus *Emoia*. Copeia **1968**: 417-418.
- Hamilton, A.M., Eckstut, M.E., Klein, E.R., Austin, C.C. (2008): Clutch size in the Tropical Scincid Lizard *Emoia sanfordi*, a species endemic to the Vanuatu Archipelago. Zool. Sci. **25**: 843-848.
- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A. (2015): Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico. Acta Zool. **96**: 428-435.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Jarvis, A., O'Brien, A., Mathur, R., Bussink, P., Cruz, C.M., Barrantes, I., Rojas, E. (2005): DIVAGIS version 5.2 manual. Available at: www.diva-gis.org. (17 July 2016).
- Horváthová, T., Cooney, C.R., Fitze, P.S., Oksanen, T.A., Jelic, D., Ghira, I., Uller, T., Jandzik, D. (2013): Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. Ecol. Evol. **3**: 2424-2442.
- Huey, R.B., Pianka, E.R. (1981): Ecological consequences of foraging mode. Ecology **62**: 991-999.
- Ji, X., Wang, Z.W. (2005): Geographic variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs of the Chinese cobra (*Naja atra*). Biol. J. Linn. Soc. **85**: 27-40.

- Jin, Y.T., Liu, N.F. (2007): Altitudinal variation in reproductive strategy of the toad-headed lizard *Phrynocephalus vlangalii* in North Tibet Plateau (Qinghai). *Amphibia-Reptilia* **28**: 509-515.
- Kratochvil, L., Kubicka, L. (2007): Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Funct. Ecol.* **21**: 171-177.
- Lu, X. (2008): Breeding ecology of an old world high altitude warbler, *Phylloscopus affinis*. *J. Ornithol.* **149**: 41-47.
- Mathies, T., Andrews, R.M. (1995): Thermal and reproductive biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: Implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* **104**: 101-111.
- Meiri, S., Brown, J.H., Sibly, R.M. (2012): The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecol. Biogeogr.* **21**: 592-602.
- Michaud, E.J., Echternacht, A.C. (1995): Geographic variation in the life history of the lizard *Anolis carolinensis* and support for the pelvic constraint model. *J. Herpetol.* **29**: 86-97.
- Morita, K., Takashima, Y. (1998): Effect of female size on fecundity and egg size in white-spotted charr: comparison between sea-run and resident forms. *J. Fish Biol.* **53**: 1140-1142.
- Morrison, C., Hero, J.M. (2002): Geographic variation in life history characteristics of amphibians in mid-eastern Australia: reproductive traits. In: *Proceedings of the Frogs in the Community Symposium*, p. 52-61. Nattrass, A. Ed., Environment Australia, Canberra, Australia.
- Niewiarowski, P.H., Angilletta, M.J., Leaché, A.D. (2004): Phylogenetic comparative analysis of life-history variation among populations of the lizard *Sceloporus undulatus*: An example and prognosis. *Evolution* **58**: 619-633.
- Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Ujvari, B., Madsen, T. (2002): Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* **56**: 1538-1542.

- Ouifero, C.E., Smith, A.J., Angilletta, A.J. (2007): The importance of energetic versus pelvic constrains on reproductive allocation by the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Biol. J. Linn. Soc.* **91**: 513-521.
- Pincheira-Donoso, D., Hunt, J. (2015): Fecundity selection theory: concepts and evidence. *Biol. Rev.* doi: 10.1111/brv.12232
- Ramírez-Bautista, A., Vitt, L.J. (1997): Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of México. *Herpetologica* **53**: 423-431.
- Ramírez-Bautista, A., García-Collazo, R., Guillette Jr., L.J. (2006): Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of southern Veracruz, México. *Southwest. Nat.* **51**: 163-171.
- Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A., Marshall, J.C., Smith, G.R. (2011): Effects of litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *West. N. Am. Naturalist* **71**: 215-221.
- Ramírez-Bautista, A., Lozano, A., Hernández-Salinas, U., Cruz-Elizalde, R. (2016): Female reproductive characteristics among populations of the oviparous lizard *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Herpetologica* **72**: 196-201.
- Roitberg, E.S., Eplanova, G.V., Kotenko, T.I., Amat, F., Carretero, M.A., Kuranova, V.N., Bulakhova, N.A., Zinenko, O.I., Yakovlev, V.A. 2015. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis. *J. Evol. Biol.* **28**: 613-629.
- Scharf, I., Meiri, S. (2013): Sexual dimorphism of heads and abdomens: different approaches to "being large" in female and male lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* **110**: 665-674.
- Sears, M.W. (2005): Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* **143**: 25-36.
- Shine, R. (1979): Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* **1979**: 297-306.
- Sibly, R., Calow, P. (1983): An integrated approach to life-cycle evolution using selective landscapes. *J. Theor. Biol.* **102**: 527-547.

- Smith, C.C., Fretwell, S.D. (1974): The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* **108**: 499-506.
- Smith, H.M., Pérez-Higareda, G., Chiszar, D. (1993): A review of the members of the *Sceloporus variabilis* lizard complex. *Bull. Md. Herpetol. Soc.* **29**: 85-125.
- Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E. (2003): Body size, sexual dimorphism, and clutch size in two populations of the lizard *Sceloporus ochoterenae*. *Southwest. Nat.* **48**: 123-126.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M., Tilley, S.G. (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* **24**: 55-74.
- Vitt, L.J., Congdon, J.D. (1978): Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *Am. Nat.* **112**: 595-608.
- Wang, Y., Ji, W., Zhao, W., Yu, N., Liu, N. (2011): Geographic variation in clutch and egg size for the lizard *Phrynocephalus przewalskii* (Squamata: Agamidae). *Asian Herpetol. Res.* **2**: 97-102.
- Zar, J. H. (1999): *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.

Table 1. Environmental characteristics from the sites of 14 analyzed populations of the species *Sceloporus variabilis* in the distribution area in Mexico. The population code makes reference to the populations shown in the figure 1.

Population	Population code	Longitude	Latitude	Elevation (m)	Mean anual temperature (°C)	Mean anual precipitation (mm)
Sánchez Maga, Tabasco	A	-93.86306	18.2925	5	25.8	2090
Ciudad Madero, Tamaulipas	B	-97.83139	22.27639	10	23.9	1152
Alvarado, Veracruz	C	-95.76056	18.77028	60	26.5	1723
Los Tuxtlas, Veracruz	D	-95.09556	18.64278	115	25.6	3201
Palenque, Chiapas	E	-91.98222	17.50917	187	26.6	2394
Tuxtepec, Oaxaca	F	-96.12389	18.08611	254	25.2	2348
Santiago Jalahui, Oaxaca	G	-95.77083	17.45417	293	24.3	2838
Huejutla, Hidalgo	H	-98.42	21.14028	369	24.5	1573

Valle Nacional, Oaxaca	I	-96.3	17.77639	800	24.8	3991
Tuxtla Gutierrez, Chiapas	J	-93.11667	16.75278	847	23.8	891
Cerro Azul, Veracruz	K	-97.73889	21.19028	1000	24.1	1349
Xalapa, Veracruz	L	-96.9275	19.54	1340	17.9	1639
Hueytemalco, Puebla	M	-97.28694	19.93694	1373	20	3367
Metztlán, Hidalgo	N	-98.76306	20.59611	1480	18.3	432

Table 2. Descriptive statistic of the variable snout-vent length (SVL, mm), body mass (g) and clutch size of the females from 14 populations of *Sceloporus variabilis* in its distribution area in Mexico.

Population	Population code	<i>n</i>	SVL (mm)	Body mass (g)	Clutch size
Sánchez Maga, Tabasco	A	4	52.75 ± 2.06 (50–55)	3.88 ± 0.40 (3–4.6)	5.50 ± 0.29 (5–6)
Ciudad Madero, Tamaulipas	B	11	51.85 ± 5.69 (43–63)	4.74 ± 0.48 (3–7.32)	4.33 ± 0.33 (4–7)
Alvarado, Veracruz	C	132	50.96 ± 4.14 (41.7–68.4)	4.53 ± 0.13 (1.4–9.52)	3.69 ± 0.09 (1–6)
Los Tuxtlas, Veracruz	D	59	53.16 ± 5.41 (42–65)	5.73 ± 0.24 (3.5–9.8)	4.13 ± 0.19 (2–6)
Palenque, Chiapas	E	7	54.97 ± 6.33 (46–63.4)	7.59 ± 1.06 (4.2–10.6)	4.17 ± 0.31 (3–5)
Tuxtepec, Oaxaca	F	11	55.36 ± 5.84 (46–65)	6.6 ± 0.60 (4.3–8.7)	4.38 ± 0.46 (2–6)
Santiago Jalahui, Oaxaca	G	24	54.63 ± 4.92 (42–61)	5.74 ± 0.27 (3.9–7.5)	4.11 ± 0.14 (3–6)
Huejutla, Hidalgo	H	11	54.82 ± 6.00 (45–66)	5.6 ± 0.77 (2.9–7.5)	4.33 ± 0.42 (3–6)

Valle Nacional, Oaxaca	I	8	58.88 ± 5.30 (54–70)	7.4 ± 0.97 (5.5–12.7)	4.00 ± 0.49 (2–6)
Tuxtla Gutierrez, Chiapas	J	7	55.71 ± 3.55 (51–60)	5.42 ± 0.49 (4.2–7.2)	4.50 ± 0.34 (4–6)
Cerro Azul, Veracruz	K	20	54.35 ± 4.37 (48–62)	5.66 ± 0.40 (4.2–8.5)	3.36 ± 0.20 (2–5)
Xalapa, Veracruz	L	5	52.16 ± 6.70 (44.4–61.5)	5.23 ± 1.07 (3.12–9.33)	5.00 ± 0.32 (4–6)
Hueytemalco, Puebla	M	25	54.48 ± 5.14 (43–65)	5.52 ± 0.32 (3.9–8.9)	4.05 ± 0.25 (2–6)
Metztitlán, Hidalgo	N	5	56.34 ± 8.23 (46.7–63)	5.33 ± 1.16 (3.1–7)	5.00 ± 0.00 (5–5)

Figure 1. Populations of *Sceloporus variabilis* analyzed in this study. Capital letters correspond to population codes given in table 1.

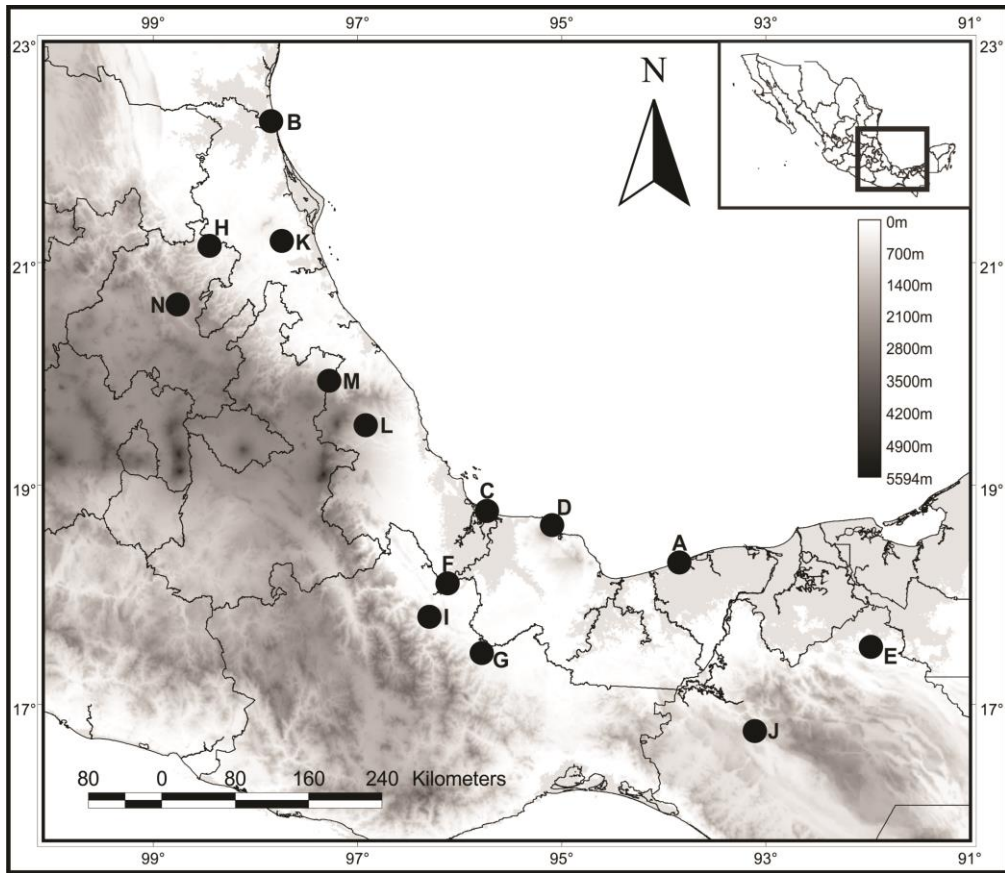


Figure 2. Scatterplots of female snout-vent length (SVL) against body mass (A) and clutch size (B) in *Sceloporus variabilis* from Mexico.

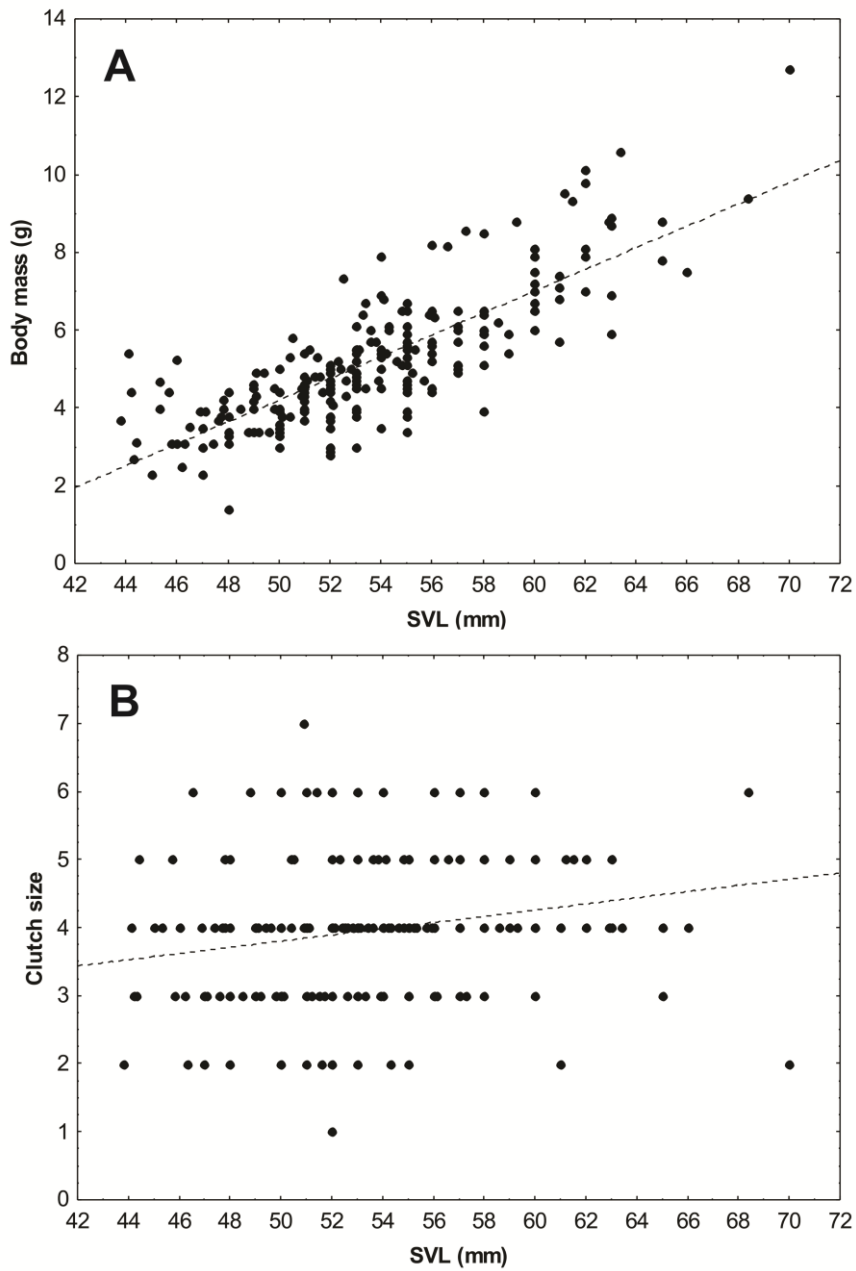


Figure 3. Scatterplots of environmental factors against female morphometric traits. A-C: Elevation against snout-vent length (SVL; A), body mass (B) and clutch size (C). D-E: Latitude against SVL (D), body mass (E), and clutch size (F).

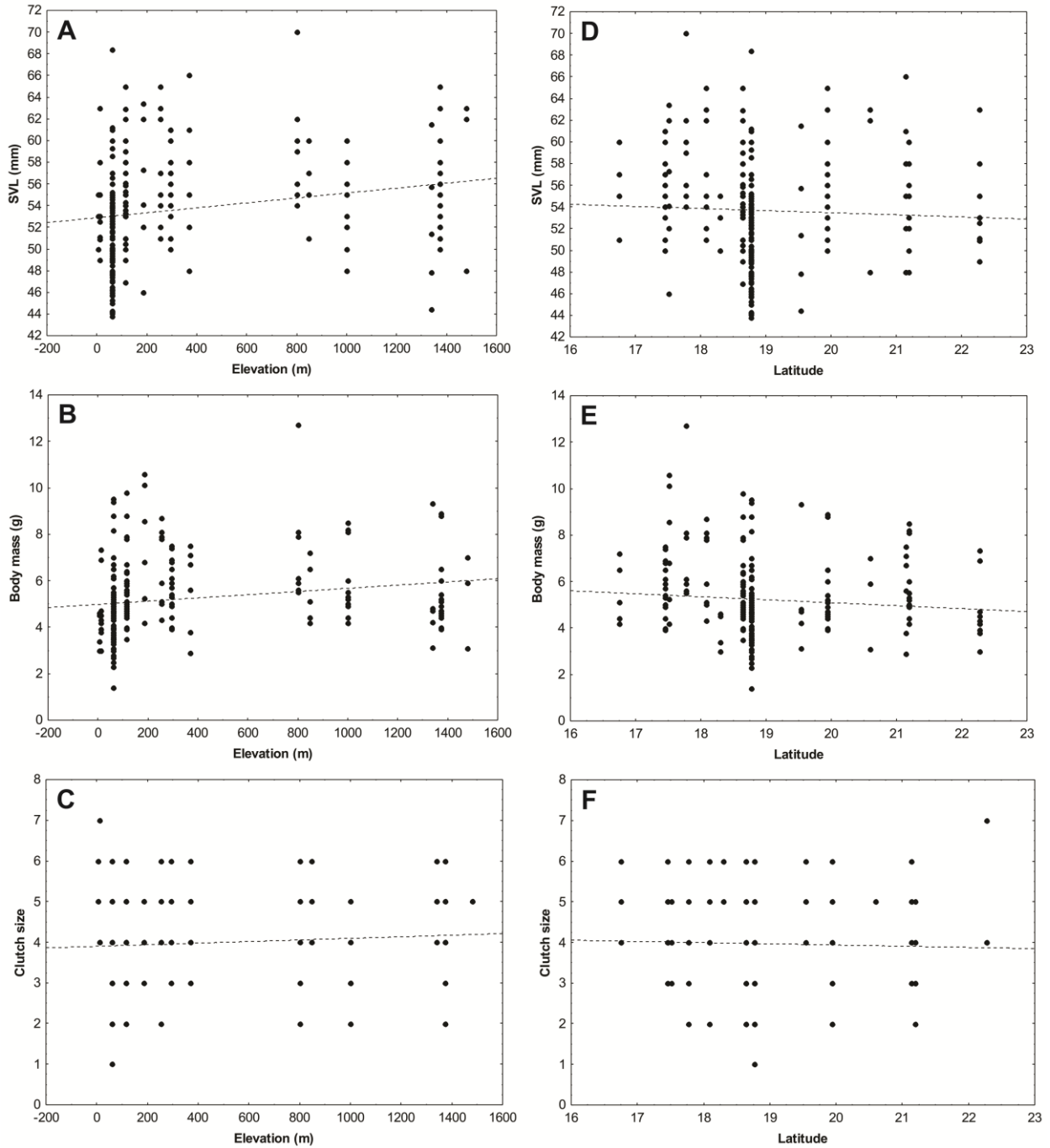
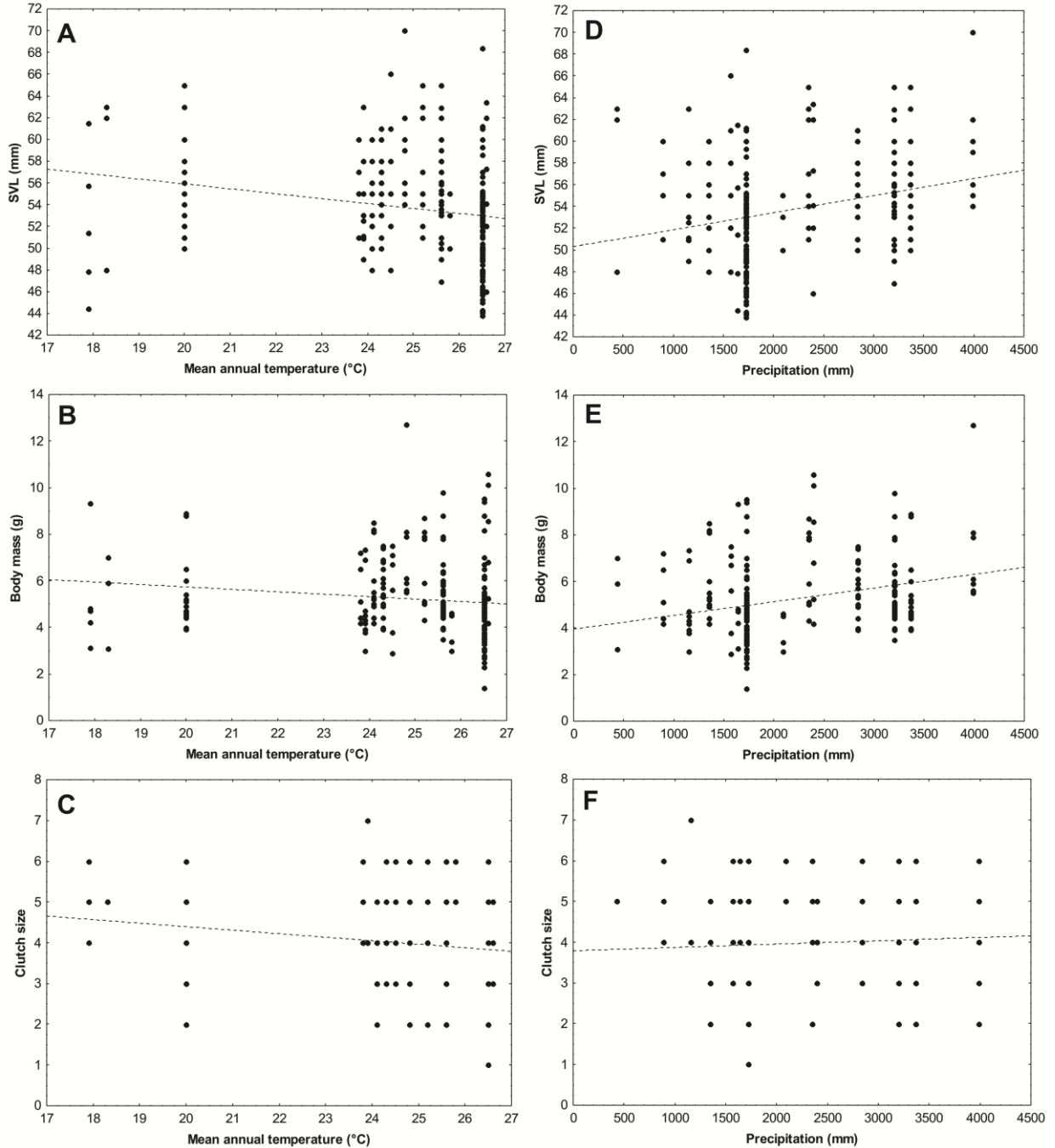


Figure 4. Scatterplots of environmental factors against female morphometric traits. A-C: Mean annual temperate against snout-vent length (SVL; A), body mass (B) and clutch size (C). D-F: Precipitation against SVL (D), body mass (E), and clutch size (F).



Capítulo IV

- 1) “Ecología trófica entre poblaciones de la lagartija de amplia distribución *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae)”**

Ecología trófica entre poblaciones de la lagartija de amplia distribución *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae)

Raciel Cruz-Elizalde y Aurelio Ramírez-Bautista*

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

*Autor correspondiente: ramibautistaa@gmail.com

Resumen. La composición de la dieta entre poblaciones de una misma especie puede variar sustancialmente. En este estudio se analiza y describe la ecología alimentaria de *Sceloporus variabilis* en tres poblaciones (Atlapexco, San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina) de ambientes diferentes en su área de distribución. La especie presenta un tipo de dieta carnívoro, compuesta por 26 categorías de presa, siendo los órdenes Coleoptera, Orthoptera, Hemíptera y la familia Formicidae los que presentaron el mayor valor de importancia alimentaria; asimismo, se registró material vegetal y restos de lagartijas en la dieta de la especie. Se reporta un bajo valor de amplitud del nicho alimentario, y un alto valor de solapamiento entre poblaciones y sexos. El presente estudio describe la dieta previamente desconocida para la especie, además de analizar la variación interpoblacional. En términos generales, la dieta es similar a la registrada para otras especies del género *Sceloporus*; este patrón puede deberse al modo de forrajeo, uso de microhábitats, y a la historia filogenética del grupo. Un mayor número de estudios donde se evalúe el uso del recurso alimento en el ambiente y entre temporadas son necesarios para determinar el

efecto del alimento en características de historias de vida, como son la reproducción o tasas de crecimiento.

Palabras clave: Hábitos alimentarios, poblaciones, amplitud, solapamiento, variación geográfica.

Introducción

Diferentes poblaciones de una misma especie pueden presentar variaciones en los atributos morfológicos y ecológicos en los sitios donde ocurren (Siqueira *et al.*, 2013). Estas variaciones interpoblacionales se ven reflejadas en las diversas características de historia de vida, las que pueden ser los ciclos reproductivos (Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016), uso de los recursos (Siqueira *et al.*, 2013), termorregulación, entre otros, los cuales son promovidos en mayor medida por la variación en los factores ambientales, como los periodos de estiaje y sequía, la temperatura ambiental, y disponibilidad del recurso alimento y/o microhábitat (Ballinger, 1977; Ngo *et al.*, 2015).

En este sentido, el recurso alimento, como se ha mencionado en distintos trabajos (Ngo *et al.*, 2015), influye en la historia de vida de las lagartijas al asignarle energía a la actividad reproductora, y favorecer la frecuencia y tamaño de las puestas, así como la talla de las crías al nacer (Ballinger, 1977; Ramírez-Bautista y Vitt, 1998; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010). La mayoría de los estudios que han documentado la diversidad en la composición de la dieta en lagartijas, han sido realizados en una sola población, siendo escasos los trabajos enfocados en evaluar los cambios en la composición de la dieta entre poblaciones de una misma especie, y en particular las que habitan en diferentes ambientes (Toft, 1981; Parmelee, 1999; Cogalniceanu *et al.*, 2000). Este tipo de estudios se pueden realizar en poblaciones de especies que presentan una amplia distribución, lo cual ayudará a determinar la composición de la dieta, el uso del recurso alimento entre poblaciones, y el papel que juega el uso del recurso alimento en la evolución de historias de vida (Niewiarowski, 1994).

La especie *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) presenta una amplia distribución, que va desde el sur de Texas en Estados Unidos de América, la vertiente del Golfo en México y hasta Costa Rica, en Centro América (Smith *et al.*, 1993). En México se distribuye desde Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Tabasco y Yucatán, y ocurre desde el nivel del mar a más de los 2,000 msnm. Esta especie resulta un buen modelo de estudio para probar variaciones en diversas características de historia de vida entre poblaciones, como los desarrollados con otras especies de lagartijas (*Anolis carolinensis*, Michaud y Echternacht, 1995; *A. nebulosus*, Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2015; *Sceloporus grammicus*, Ramírez-Bautista *et al.* 2004; *Polychrus acutirostris*, Garda *et al.* 2012; *Phrynocephalus przewalskii*, Wang *et al.* 2011). Respecto a la variación geográfica en características de historias de vida, se ha registrado variación en diversas características reproductoras, y ciclos reproductores (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006; Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016), sin embargo, aspectos ecológicos como el uso y partición del recurso alimento dentro y entre poblaciones de la especie, hasta el momento no ha sido estudiado.

En el presente estudio se analizan los hábitos alimentarios de *S. variabilis* de diferentes poblaciones en su área de distribución. Los objetivos del trabajo son, (i) determinar el tipo de dieta de la especie, (ii) analizar la composición de categorías de presas consumidas por sexo y población, y (iii) evaluar la amplitud y solapamiento del nicho alimentario contemplando los sexos y poblaciones de estudio. Con base en los distintos ambientes donde ocurre la especie, además de diferencias en características reproductoras encontradas entre sus poblaciones (Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016), se espera registrar variación interpoblacional en la composición de la dieta (Garda *et al.*, 2012; Akani *et al.*, 2013; Ngo *et al.*, 2015), además de un uso diferencial del recurso alimento entre sexos en cada población.

Material y métodos

Área de estudio

El estudio fue realizado en tres localidades del Estado de Hidalgo, México (Cuadro 1, Figura

1): Atlapexco (98° 19' 04'' N, 21° 09' 45'' O, a una elevación de 140 msnm), San Pablo Tetlapayac (98° 55' 14'' N, 20° 38' 24'' O, 1,045 msnm), y Santa Catarina (98° 11' 31'' N, 20° 15' 36'' O, 1,845 msnm), localizadas en el municipio de Atlapexco, Metztlán y Acaxochitlán, respectivamente. Las tres localidades presentan diferencias en diversos atributos ambientales como la temperatura, tipo de vegetación, altitud, y precipitación (Cuadro 1), además, que se encuentran separadas por una distancia mínima de 84.91 km (de Atlapexco a San Pablo Tetlapayac), y una distancia máxima de 99.11 km (de San Pablo Tetlapayac a Santa Catarina; Figura 1).

Trabajo de campo

Los muestreos consistieron en visitas mensuales, donde se capturaron ejemplares adultos directamente con la mano o en su caso con ligas de hule. Un total de 283 individuos adultos de ambos sexos fueron colectados del mes de septiembre de 2013 a agosto de 2014, bajo el permiso de colecta científica SGPA/DGVS/11746/13, emitido por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). El número de individuos por población fue, para Atlapexco 109 (55 hembras y 54 machos), 83 para San Pablo Tetlapayac (40 hembras y 43 machos), y 91 para Santa Catarina (51 hembras y 40 machos). Los ejemplares fueron humanamente sacrificados con inyecciones de pentobarbital sódico (este estudio fue conducido de acuerdo a la ética y regulación para estudios en animales de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, y la guía para la eutanasia de la AVMA, 2013). Los especímenes fueron fijados en formol al 10%, y fijados en alcohol al 70%; éstos se encuentran depositados en el Laboratorio de Ecología de Poblaciones del Centro de Investigaciones Biológicas, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Análisis morfológicos

Previo a la incorporación y tratamiento para la fijación de los ejemplares, a éstos se les tomaron medidas como la longitud hocico-cloaca (LHC \pm 0.01 mm), longitud de la mandíbula (LM; \pm 0.1 mm), y ancho de la mandíbula (AM; \pm 0.1 mm; Ramírez-Bautista *et*

al., 2014) utilizando un calibrador digital Mitutoyo. Asimismo, se tomó el peso de los ejemplares utilizando pesolas con un acercamiento 0.1 g.

Análisis de los hábitos alimentarios

Para el análisis del contenido estomacal de los ejemplares de cada población, se extrajeron y pesaron los estómagos llenos, estómagos vacíos y el contenido estomacal. Los contenidos estomacales y los tipos de presas que los componen fueron identificados a nivel taxonómico de Orden (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010). En el caso del Orden Hymenoptera, éste fue dividido en Formicidae (hormigas) e Hymenoptera (el resto de los taxos que componen el orden; Triplehorn y Johnson 2005), debido a que las hormigas se han reportado como una categoría de presa distintiva en otros estudios de hábitos alimentarios en lagartijas (Gadsden *et al.*, 2011). Determinamos las medidas (largo, ancho y alto) de cada categoría de presa utilizando una caja petri, con un fondo de papel milimétrico (1.0 mm), así como el peso utilizando una balanza analítica a un acercamiento de 0.0001 g. Mediante la longitud y ancho de cada presa, se obtuvo el volumen utilizando la fórmula de la elipsoide: $V = 4/3\pi[(w/2)^2(l/2)]$, donde w es el ancho de la presa, y l es la longitud de la presa. Asimismo, se determinó la abundancia de cada categoría de presa consumida por población y entre sexos en cada población.

Para determinar el valor de importancia alimentaria (VIA) de las presas consumidas por población, y por sexos de cada población, se consideraron tres variables: 1) el peso de las presas de cada taxón, 2) la abundancia relativa, y 3) la frecuencia de aparición de las presas, representando así la importancia de cada tipo de presa consumida por las lagartijas (Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 1995; Leyte-Manrique, 2006). Para esto se aplicó la fórmula $VIA = P'i + A'i + C'i$ en donde: VIA = Valor de importancia alimentaria del taxón; $P'i$ = Peso total del taxón / $\sum P_i$ = peso total de todos los taxones; $A'i$ = Número de presas pertenecientes al taxón / $\sum A_i$ = número total de presas; y $C'i$ = Número de estómagos que tuvieron al taxón / $\sum C_i$ = número total de estómagos (Acosta, 1982).

Para determinar la amplitud del nicho alimentario de los machos y las hembras de *S. variabilis* de las poblaciones analizadas, se aplicó el índice de Levins (B) con la fórmula: $B = 1/\sqrt{\sum p_j^2}$, donde: B = medición de la amplitud del nicho, p_j = proporción de individuos encontrados en el estómago de las lagartijas. El índice de Levin toma valores de 0 a 1, donde

cercano a 0 presenta una baja amplitud (i.e., se utiliza un bajo número de categorías), y cercano a 1 una elevada amplitud (i.e., se utilizan varias categorías de presas en proporciones iguales).

Para determinar si existe solapamiento alimentario entre poblaciones y sexos de cada población, se utilizó el índice de Pianka (O_{jk}): $O_{jk} = \frac{\sum pijPik}{\sum pi^2j \sum pi^2k}$, donde: O_{jk} : representa la medición del solapamiento de nicho alimentario; y p_{ij} y P_{ik} representan las proporciones de presas pertenecientes a la primera categoría (grupos alimenticios) que fueron utilizadas por los organismos j y k (machos y hembras, o poblaciones; Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 1997). Ambos índices de Levins y Pianka se realizaron en el programa Ecological Methodology versión 6.1.1 (Krebs, 1999). Las correlaciones se realizaron en el programa STATISTICA ver 7.0, con un valor de significancia de $P < 0.05$ (STATSOFT, INC., TULSA, OK, USA).

Resultados

El volumen del contenido estomacal no varío entre poblaciones (ANOVA, $F_{2, 280} = 2.059$, $P = 0.130$), o entre machos ($F_{2, 134} = 2.312$, $P = 0.103$), y hembras entre poblaciones ($F_{2, 143} = 0.928$, $P = 0.398$). La talla de los organismos de las tres poblaciones estuvo correlacionado con los pesos (Atlapexco, $r = 0.37$, $P < 0.001$; San Pablo Tetlapayac, $r = 0.28$, $P = 0.013$; Santa Catarina, $r = 0.36$, $P = 0.001$), y con el volumen del contenido estomacal en Atlapexco ($r = 0.30$, $P = 0.001$) y Santa Catarina ($r = 0.34$, $P = 0.001$), pero no en San Pablo Tetlapayac ($r = 0.125$, $P = 0.258$).

Composición de la dieta

La especie presenta una dieta de tipo carnívora, donde el espectro alimentario está compuesto por 26 categorías de presa (Cuadro 2), y los ordenes Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera y la familia Formicidae presentan los mayores valores de importancia alimentaria (Cuadro 2). Por poblaciones, Atlapexco presentó 16 categorías de presa, Santa Catarina 20 y San Pablo Tetlapayac 21 (Cuadro 3). De la misma forma, los ordenes Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera y la familia Formicidae presentaron los mayores valores de importancia alimentaria. Por sexos en cada población, en Atlapexco, los machos presentaron 12 categorías de presas por 15 en las hembras (Cuadro 4), en San Pablo

Tetlapayac 19 en machos y 15 en hembras (Cuadro 5), y en Santa Catarina 16 para machos y 15 para hembras (Cuadro 6).

Amplitud y solapamiento

La población de Atlapexco mostró el mayor valor de amplitud del nicho alimentario con 0.243, seguido de Santa Catarina con 0.189 y en menor medida San Pablo Tetlapayac, con 0.113. Entre sexos de cada población, los machos de Atlapexco presentaron una amplitud de 0.360, y hembras de 0.260. En San Pablo Tetlapayac en machos fue de 0.187, y hembras de 0.115, y finalmente en Santa Catarina, la amplitud en machos fue de 0.235, y hembras de 0.262.

Respecto a los valores de solapamiento del nicho alimentario mediante el índice de Pianka (*Ojk*), entre poblaciones, se registran altos valores, donde el mayor valor se dio entre Atlapexco-Santa Catarina con 0.982 (porcentajes de 88.667-100%), seguido de la combinación entre San Pablo Tetlapayac-Santa Catarina (porcentajes de 81.051-100%), y finalmente, la combinación de Atlapexco-San Pablo Tetlapayac con 0.904 (porcentajes de 75.251-100%). Entre sexos de cada población, machos y hembras de Atlapexco presentaron un valor de solapamiento de 0.996 con porcentajes del 93.91 al 100%; en San Pablo Tetlapayac fue de 0.969 (porcentaje del 81.47 al 100%), y en Santa Catarina de 0.998 (porcentaje del 92.16 al 100%).

Discusión

Las especies de amplia distribución presentan variación en diversas características ecológicas, morfológicas y conductuales (Ramírez-Bautista *et al.*, 2005). La composición de la dieta de *Sceloporus variabilis* es de tipo carnívora, y se encuentra conformada por 26 categorías de presas, donde la población de Atlapexco presentó el menor número (16 categorías) con respecto a la población de Santa Catarina (20) y San Pablo Tetlapayac (21).

La dieta de las lagartijas de las tres poblaciones analizadas estuvo compuesta por los ordenes Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera y la familia Formicidae, así como del orden Aranae (Cuadro 2). Este tipo de dieta ha sido registrado previamente para otras especies del género *Sceloporus*, como *S. torquatus* (Feria-Ortíz *et al.*, 2001), *S. gadoviae*, *S. horridus*, *S. jalapae* (Serrano-Cardozo *et al.*, 2008), *S. grammicus* (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista,

2010), o *S. jarrovii* (Gadsden *et al.*, 2011). Sin embargo, a diferencia de las especies previamente listadas, las que consumen un alto número y volumen de insectos, en *S. variabilis* se registró también el consumo de materia vegetal, presas de la clase Chilopoda, Diplopoda, Pulmonata (caracoles), así como la práctica de canibalismo en la población de Atlapexco, y el consumo de otras especies de lagartijas, como *Scincella gemmingeri* en la población de Santa Catarina (Cuadro 6).

La composición de la dieta entre poblaciones puede variar debido a diversos factores ambientales, como la temperatura, precipitación, geografía o disponibilidad del recurso alimento en el ambiente (Garda *et al.*, 2012), tal como ocurre en poblaciones de *Uta stansburiana* (Parker y Pianka, 1975); sin embargo, en estudios realizados entre poblaciones de algunas especies de lagartijas, como *Tropidurus torquatus* (Siqueira *et al.*, 2013), *Agama agama* (Akani *et al.*, 2013), o *Eutropis multifasciata* (Ngo *et al.*, 2015), no se registraron notables variaciones en la composición de la dieta entre poblaciones, pero si en los valores de importancia alimentaria de cada categoría de presa.

En *S. variabilis*, la población de Atlapexco que ocurre en un ambiente tropical, presentó un menor número de categorías de presa, sugiriendo que los coleópteros, hormigas y arañas (con los mayores valores de importancia alimentaria) les confieren un mayor valor nutricional para el crecimiento o la reproducción (Feria-Ortiz *et al.*, 2001). Esto se puede corroborar ya que en estudios previos sobre ciclos reproductivos en esta población (Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016), se muestra que la población se reproduce durante todo el año, por lo que, requiere de optimizar el alimento consumido para mantener la energía necesaria para estas actividades. Este resultado es diferente a los de las poblaciones de San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina, las que consumieron un mayor número de categorías de presas (Cuadro 3), explicado por la variación en los ciclos y periodos reproductivos, ya que estas poblaciones presentan cada un periodo reproductivo menor (en extensión) que la población de Atlapexco (Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016), lo que se refleja en un mayor tiempo de inversión al forrajeo que a la reproducción (Mesquita *et al.*, 2003), y por lo tanto, un mayor número de categorías de presa a consumir (Cooper, 2007).

A pesar de que se presentaron diferencias en el número de categorías de presas consumidas entre poblaciones, el volumen del alimento consumido no varió entre éstas. Este resultado sugiere que los organismos que componen cada población, consumen un

volumen similar de alimento, independiente del número de presas de cada categoría, pero existe una preferencia a ciertas categorías de presa (Ngo *et al.*, 2014, 2015). Lo anterior se observa en los bajos valores de amplitud del nicho alimentario registrados por población y por sexos de cada población, lo cual sugiere que *S. variabilis* tiende a presentar un tipo de dieta generalista, con preferencia a ciertos tipos de presas como los ordenes Coleoptera, Formicidae, Orthoptera, y Hemiptera, como ocurre en *S. grammicus* (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010) o *S. jarrovii* (Gadsden *et al.*, 2011).

En adición al bajo valor de amplitud del nicho alimento registrado en cada población, y en cada sexo de cada población, se presentaron altos valores de solapamiento, lo que indica que ambos sexos consumen las mismas categorías de presa, en abundancias similares, como lo registrado en especies como *S. grammicus* (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010), *S. jarrovii* (Gadsden *et al.*, 2011), o *Xenosaurus mendozai* (Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016). Esto indica que machos y hembras de las tres poblaciones usan el mismo espacio y tiempo de forrajeo, ya que esta especie ha sido clasificada con un modo de forraje de tipo “emboscador al acecho” (Cooper, 2007), por lo que, ambos sexos consumen presas que son sedentarias, de poco movimiento o que están de forma agrupada (p. ej., hormigas; Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016), lo cual se refleja en los altos valores de solapamiento.

En general, los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que (i) *S. variabilis* presenta un tipo de dieta carnívora, y con preferencia a presas como coleópteros, hormigas, hemípteros y ortópteros, además de presentar canibalismo y consumo de otras especies de lagartijas (*S. gemmingeri*), (ii), las poblaciones y los sexos en cada población presentan una baja amplitud del nicho alimentario, y un alto solapamiento de este recurso, y (iii) existen diferencias en el tipo de categorías de presa consumidas por población, pero se mantiene preferencia por ciertas categorías de presa previamente reportadas para otras especies del género *Sceloporus*. En este sentido, el uso del recurso alimento y su relación con aspectos reproductivos, la disponibilidad en el ambiente, y el análisis entre temporadas (secas vs lluvias) tienen que ser analizadas para determinar la importancia de éste y el efecto en otras características de historias de vida de la especie, como tasa de crecimiento, tamaño de la puesta y tamaño de la cría al nacer (Ramírez-Bautista *et al.*, 2016).

Agradecimientos. Agradecemos a Jorge Becerra López y Aaron García Rosales por su ayuda en el trabajo de campo. Este estudio forma parte del proyecto doctoral de RCE, en el programa de Diversidad y conservación, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. Se agradece el apoyo otorgado a RCE mediante la beca con el número 360243, otorgada por CONACyT. El trabajo de campo fue financiado por los proyectos CONABIO JM001 y Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a. El permiso de colecta científica No. SGPA/DGVS/11746/13 fue otorgado por SEMARNAT.

Literatura Citada

- Acosta, M. 1982. Índice para el estudio del nicho trófico. Ciencias Biológicas. Academia de Ciencias de Cuba 7: 125-127.
- Akani, G. C., F. Petrozzi, L. Lorenzo Rugiero, G. H. Segniagbeto, y L. Luiselli. 2013. Effects of rainfall and geography on the comparative diets of eight rainbow lizard populations across Togo, Benin and Nigeria (West Africa). *Amphibia-Reptilia* 34: 185-192.
- AVMA (American Veterinary Medical Association). 2013. AVMA guidelines on euthanasia. AVMA, Schaumburg, IL.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in lizards. *Ecology* 59: 628-635.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8: 160-180.
- Cooper, Jr. W. E. 2007. Lizard chemical senses, chemosensory behavior, and foraging mode. Pp. 237-270, In: *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of foraging mode*, ed. S. M. Reilly, L. D. McBrayer, and d. B. Miles. Published by Cambridge University Press.
- Cogalniceanu D., M. W. Palmer, y C. Ciubuc. 2000. Feeding in anuran communities on islands in the Danube floodplain. *Amphibia-Reptilia* 22: 1-19.
- Cruz-Elizalde, R. y A. Ramírez-Bautista. 2016. Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis*

- (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution* 6: 1753-1768.
- Feria-Ortíz, M., A. Nieto-Montes de Oca, y 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. y 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.
- Gadsden, H., J. L. Estrada-Rodríguez, D. A. Quezada-Rivera, y S. V. Leyva-Pacheco. 2011. Diet of the Yarrow's Spiny Lizard *Sceloporus jarrovi* in the Central Chihuahuan Desert. *The Southwestern Naturalist* 56: 89-94.
- Garda, A. A., G. C. Costa, F. G. R. França, L. G. Giugliano, G. S. Leite, D. O. Mesquita, C. Nogueira, L. Tavares-Bastos, M. M. Vasconcellos, G. H. C. Vieira, L. J. Vitt, F. P. Werneck, H. C. Wiederhecker, y G. R. Colli. 2012. Reproduction, body size, and diet of *Polychrus acutirostris* (Squamata: Polychrotidae) in two Contrasting environments in Brazil. *Journal of Herpetology* 46: 2-8.
- Hernández-Salinas, U. y A. Ramírez-Bautista. 2015. Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico. *Acta Zoologica* 96: 428-435.
- 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. y A. Ramírez-Bautista. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 55: 98-103.
- Mesquita, D. O. y G. R. Colli. 2003b. The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical savanna. *Journal of Herpetology* 37: 498-509.
- 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.

- Ngo, C. D., B. V. Ngo, P. B. Truong, y L. D. Duong. 2014. Sexual size dimorphism and feeding ecology of *Eutropis multifasciata* (Reptilia: Squamata: Scincidae) in the Central Highlands of Vietnam. *Herpetological Conservation & Biology* 9: 322-333.
- Ngo, C. D., B. V. Ngo, T. T. Hoang, T. T. T. Nguyen, and H. P. Dang. 2015. Feeding ecology of the common sun skink, *Eutropis multifasciata* (Reptilia: Squamata: Scincidae), in the plains of central Vietnam. *Journal of Natural History* 49: 2417-2436.
- Niewiarowski, P. H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. In *Lizard Ecology, Historical and Experimental Perspectives* (L.J. Vitt & E.R. Pianka, eds.). Princeton University Press, Princeton, p. 31-49.
- Parker, W. S. y E. R. Pianka. 1975. Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia* 1975: 615-632.
- Parmelee J. R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers Natural History Museum. The University of Kansas* 11: 1-59.
- Ramírez-Bautista, A. y L. J. Vitt. 1998. Reproductive biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of Mexico. *Southwestern Naturalist* 43: 381-390.
- Ramírez-Bautista, A., E. Jiménez-Cruz, y J. C. Marshall. 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist*, 64: 175-183.
- Ramírez-Bautista, A., R. García-Collazo, y L. J. Guillette, Jr. 2006. Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 51: 163-171.
- Ramírez-Bautista, A., A. Lozano, U. Hernández-Salinas, y R. Cruz-Elizalde. 2016. Female reproductive characteristics among populations of the oviparous lizard *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Herpetologica* 72: 196-201.
- Serrano-Cardozo, V. H., J. A. Lemos-Espinal, y G. R. Smith. 2008. Comparative diet of three sympatric *Sceloporus* in the semiarid Zapotitlán Valley, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 427-434.

- Siqueira, C. C., M. C. Kiefer, M. Van Sluys, y C. F. Duarte Rocha. 2013. Variation in the diet of the lizard *Tropidurus torquatus* along its coastal range in Brazil. *Biota Neotropical* 13: 93-101.
- Smith, H. M., G. Pérez-Higareda, y D. Chiszar. 1993. A review of the members of the *Sceloporus variabilis* lizard complex. *Bulletin Maryland Herpetological Society* 29: 85-125.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15: 139-144.
- Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. Borror and Delong's introduction to the study of insects. Séptima edición. Brooks/Cole Cengage Learning. E.U.A.
- Vitt, L. J. y C. M. De Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the lavrado area of northern Brazil. *Copeia* 1995: 305-329.
- Wang, Y., W. Ji, W. Zhao, N. Yu, y N. Liu. 2011. Geographic variation in clutch and egg size for the lizard *Phrynocephalus przewalskii* (Squamata: Agamidae). *Asian Herpetological Research* 2: 97-102.
- Zamora-Abrego, J. G. y A. M. Ortega-León. 2016. Ecología trófica de la lagartija *Xenosaurus mendozai* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 140-149.

Cuadro 1.- Características ambientales de las poblaciones de estudio; Atlapexco, San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina en el Estado de Hidalgo, México.

Características	Poblaciones		
	Atlapexco	San Pablo Tetlapayac	Santa Catarina
Coordenadas	98° 19' 04" N, 21° 09' 45" O	98° 55' 14" N, 20° 38' 24" O	98° 11' 31" N, 20° 15' 36" O
Altitud	140	1045	1845
Tipo de vegetación	Bosque tropical perennifolio	Matorral xerófilo	Bosque mesófilo de montaña
Precipitación media anual (mm)	1500	700	608.5
Temperatura media anual (°C)	22	18.5	14.5

Cuadro 2. Valor de Importancia Alimentario (VIA), número de presas (N), porcentaje de presas (N%), frecuencia de ocurrencia (F), y porcentaje de frecuencia de ocurrencias (F%), de las categorías de presas consumidas por *Sceloporus variabilis* en conjunto de las tres poblaciones analizadas del Estado de Hidalgo, México.

Categorías de presa			N	N%	F	F%	VIA
Arachnida	Aranae	Aranae	156	4.40	121	9.72	0.196
	Acari	Acaridae	1	0.03	1	0.08	0.002
	Opiliona	Opiliones	6	0.17	4	0.32	0.005
	Scorpionida	Scorpionida	2	0.06	2	0.16	0.007
Diplopoda	Polydesmida	Diplopoda	4	0.11	3	0.24	0.004
Chilopoda	Scolopendromorpha	Chilopoda	2	0.06	2	0.16	0.003
Hexapoda	Insecta	Coleoptera	770	21.72	241	19.36	0.634
		Larva coleoptera	100	2.82	54	4.34	0.151
		Dermaptera	5	0.14	5	0.40	0.008
		Diptera	20	0.56	14	1.12	0.022
		Hemiptera	432	12.19	185	14.86	0.442
		Homoptera	2	0.06	2	0.16	0.004
		Hymenoptera	295	8.32	134	10.76	0.254
		Formicidae	1426	40.23	214	17.19	0.609
		Isoptera	4	0.11	1	0.08	0.002
		Lepidoptera	12	0.34	9	0.72	0.028
		Larva Lepidoptera	82	2.31	62	4.98	0.152

	Neuroptera	5	0.14	4	0.32	0.007
	Larva Neuroptera	1	0.03	1	0.08	0.001
	Odonata	2	0.06	2	0.16	0.007
	Larva Odonata	4	0.11	3	0.24	0.004
	Orthoptera	146	4.12	121	9.72	0.372
	Psocoptera	1	0.03	1	0.08	0.001
Gastropoda Pulmonata	Basommatophora	3	0.08	3	0.24	0.004
Reptilia Squamata	Squamata	2	0.06	2	0.16	0.012
Material Vegetal	M.V.	62	1.75	54	4.34	0.069
Totales		3545	100.00	1245	100.00	

Cuadro 3. Valor de Importancia Alimentario (VIA), número de presas (N), porcentaje de presas (N%), frecuencia de ocurrencia (F), y porcentaje de frecuencia de ocurrencias (F%), de las categorías de presas consumidas por *Sceloporus variabilis* en las tres poblaciones del Estado de Hidalgo, México.

Categorías de presa			Atlapexco					San Pablo Tetlapayac					Santa Catarina				
			VIA	N	N%	F	F%	VIA	N	N%	F	F%	VIA	N	N%	F	F%
Arachnida	Aranae	Aranae	0.234	68	5.98	54	11.64	0.173	48	4.08	35	9.94	0.173	40	3.25	32	7.44
	Acari	Acaridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.006	1	0.08	1	0.23
	Opiliones	Opiliones	-	-	-	-	-	0.013	4	0.34	3	0.85	0.004	2	0.16	1	0.23
	Scorpionida	Scorpionida	-	-	-	-	-	0.008	1	0.08	1	0.28	0.013	1	0.08	1	0.23
Diplopoda	Polydesmida	Diplopoda	-	-	-	-	-	0.004	1	0.08	1	0.28	0.008	3	0.24	2	0.47
Chilopoda	Scolopendromorpha	Chilopoda	-	-	-	-	-	0.004	1	0.08	1	0.28	0.004	1	0.08	1	0.23
Hexapoda	Insecta	Coleoptera	0.727	326	28.65	93	20.04	0.544	165	14.02	63	17.90	0.625	279	22.68	85	19.77
		Larva coleoptera	0.217	44	3.87	24	5.17	0.078	17	1.44	11	3.13	0.133	39	3.17	19	4.42
		Dermaptera	0.003	1	0.09	1	0.22	0.026	4	0.34	4	1.14	-	-	-	-	-
		Diptera	0.006	2	0.18	2	0.43	0.052	12	1.02	8	2.27	0.016	6	0.49	4	0.93
		Hemiptera	0.346	121	10.63	60	12.93	0.472	132	11.21	56	15.91	0.529	180	14.63	69	16.05
		Homoptera	-	-	-	-	-	0.010	1	0.08	1	0.28	0.003	1	0.08	1	0.23
		Hymenoptera	0.190	75	6.59	43	9.27	0.343	114	9.69	47	13.35	0.251	106	8.62	44	10.23
		Formicidae	0.533	376	33.04	82	17.67	0.733	603	51.23	59	16.76	0.566	447	36.34	73	16.98
		Isoptera	-	-	-	-	-	0.007	4	0.34	1	0.28	-	-	-	-	-
		Lepidoptera	0.029	5	0.44	5	1.08	0.036	3	0.25	2	0.57	0.023	4	0.33	2	0.47
		Larva															
Lepidoptera	0.178	32	2.81	25	5.39	0.152	21	1.78	17	4.83	0.127	29	2.36	21	4.88		
Neuroptera	-	-	-	-	-	0.025	5	0.42	4	1.14	-	-	-	-	-		

			Larva														
		Neuroptera	0.003	1	0.09	1	0.22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Odonata	0.017	2	0.18	2	0.43	-	-	-	-	0.004	1	0.08	1	0.23	
		Larva Odonata	-	-	-	-	-	0.009	3	0.25	2	0.57	-	-	-	-	
		Orthoptera	0.399	51	4.48	46	9.91	0.272	28	2.38	26	7.39	0.421	66	5.37	49	11.40
		Psocoptera	-	-	-	-	-	0.004	1	0.08	1	0.28	-	-	-	-	
Gastropoda	Pulmonata	Basommatophora	0.004	1	0.09	1	0.22	-	-	-	-	0.007	2	0.16	2	0.47	
Reptilia	Squamata	Squamata	0.017	1	0.09	1	0.22	-	-	-	-	0.015	1	0.08	1	0.23	
Material	Vegetal	M.V.	0.096	32	2.81	24	5.17	0.035	9	0.76	9	2.56	0.071	21	1.71	21	4.88
Totales				1138	100	464	100		1177	100	352	100		1230	100	430	100

Cuadro 4. Valor de Importancia Alimentario (VIA), número de presas (N), porcentaje de presas (N%), frecuencia de ocurrencia (F), y porcentaje de frecuencia de ocurrencias (F%), de las categorías de presas consumidas por sexos de *Sceloporus variabilis* en la población de Atlapexco.

Clase	Orden		Machos					Hembras					
			VIA	N	N%	F	F%	VIA	N	N%	F	F%	
Arachnida	Aranae	Aranae	0.229	30	5.75	25	10.55	0.237	38	6.17	29	12.83	
Hexapoda	Insecta	Coleoptera	0.724	147	28.16	49	20.68	0.731	179	29.06	44	19.47	
		Larva coleoptera	0.239	27	5.17	15	6.33	0.197	17	2.76	9	3.98	
		Dermaptera						0.007	1	0.16	1	0.44	
		Diptera						0.012	2	0.38	2	0.84	
		Hemiptera						0.363	55	10.54	32	13.50	
		Hymenoptera						0.200	35	6.70	23	9.70	
		Formicidae						0.508	162	31.03	42	17.72	
		Lepidoptera						0.048	4	0.77	4	1.69	
		Larva											
		Lepidoptera						0.133	14	2.68	11	4.64	
		Larva											
		Neuroptera						0.006	1	0.16	1	0.44	
		Odonata						0.037	2	0.32	2	0.88	
		Orthoptera	0.408	26	4.98	22	9.28	0.391	26	4.22	24	10.62	
Gastropoda	Pulmonata	Basommatophora						0.008	1	0.16	1	0.44	

Reptilia	Squamata	Squamata	0.031	1	0.19	1	0.42					
Material Vegetal		M.V.	0.104	19	3.64	11	4.64	0.088	13	2.11	13	5.75
Totales				522	100	237	100		616	100	226	100

Cuadro 5. Valor de Importancia Alimentario (VIA), número de presas (N), porcentaje de presas (N%), frecuencia de ocurrencia (F), y porcentaje de frecuencia de ocurrencias (F%), de las categorías de presas consumidas por sexos de *Sceloporus variabilis* en la población de San Pablo Tetlapayac.

Clase	Orden		VIA	Machos				Hembras				
				N	N%	F	F%	VIA	N	N%	F	F%
Arachnida	Aranae	Aranae	0.166	23	4.48	17	8.99	0.184	25	3.77	18	11.04
	Opilionida	Opiliones	0.010	2	0.39	1	0.53	0.016	2	0.30	2	1.23
	Scorpionida	Scorpionida	0.015	1	0.19	1	0.53					
Diplopoda	Polydesmida	Diplopoda	0.008	1	0.19	1	0.53					
Chilopoda	Scolopendromorpha	Chilopoda						0.008	1	0.15	1	0.61
Hexapoda	Insecta	Coleoptera	0.457	73	14.23	30	15.87	0.682	92	13.86	33	20.25
		Larva										
		coleoptera	0.085	10	1.95	5	2.65	0.069	7	1.05	6	3.68
		Dermaptera	0.022	2	0.39	2	1.06	0.034	2	0.30	2	1.23
		Diptera	0.061	8	1.56	6	3.17	0.047	4	0.60	2	1.23
		Hemiptera	0.522	68	13.26	32	16.93	0.412	64	9.64	24	14.72
		Homoptera	0.017	1	0.19	1	0.53					
		Hymenoptera	0.379	68	13.26	27	14.29	0.319	46	6.93	20	12.27
		Formicidae	0.607	211	41.13	30	15.87	0.850	392	59.04	29	17.79
		Isoptera	0.014	4	0.78	1	0.53					
	Lepidoptera	0.060	3	0.58	2	1.06						

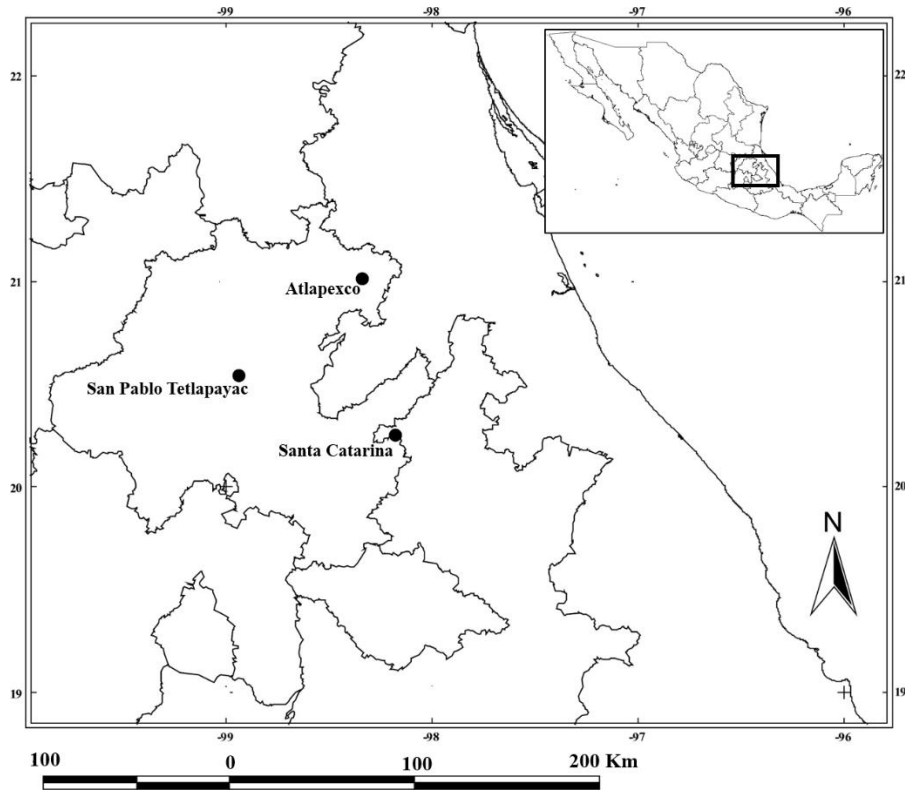
	Larva										
	Lepidoptera	0.194	14	2.73	13	6.88	0.101	7	1.05	4	2.45
	Neuroptera	0.046	5	0.97	4	2.12					
	Larva Odonata	0.010	2	0.39	1	0.53	0.008	1	0.15	1	0.61
	Orthoptera	0.305	14	2.73	12	6.35	0.215	14	2.11	14	8.59
	Psocoptera						0.008	1	0.15	1	0.61
Material Vegetal	M.V.	0.022	3	0.58	3	1.59	0.049	6	0.90	6	3.68
Totales			513	100	189	100		664	100	163	100

Cuadro 6. Valor de Importancia Alimentario (VIA), número de presas (N), porcentaje de presas (N%), frecuencia de ocurrencia (F), y porcentaje de frecuencia de ocurrencias (F%), de las categorías de presas consumidas por sexos de *Sceloporus variabilis* en la población de Santa Catarina.

Clase	Orden		Machos					Hembras				
			VIA	N	N%	F	F%	VIA	N	N%	F	F%
Arachnida	Aranae	Aranae	0.151	13	2.64	11	5.88	0.190	27	3.66	21	8.64
	Acari	Acaridae						0.014	1	0.14	1	0.41
	Opilionida	Opiliones						0.008	2	0.27	1	0.41
	Scorpionida	Scorpionida	0.024	1	0.20	1	0.53					
Diplopoda	Polydesmida	Diplopoda	0.010	2	0.41	1	0.53	0.006	1	0.14	1	0.41
Chilopoda	Scolopendromorpha	Chilopoda						0.008	1	0.14	1	0.41
Hexapoda	Insecta	Coleoptera	0.638	110	22.31	36	19.25	0.591	164	22.25	49	20.16
		Larva coleoptera	0.113	12	2.43	7	3.74	0.152	27	3.66	12	4.94
		Diptera						0.028	6	0.81	4	1.65
		Hemiptera	0.489	69	14.00	28	14.97	0.576	111	15.06	41	16.87
		Homoptera	0.007	1	0.20	1	0.53					
		Hymenoptera	0.258	42	8.52	22	11.76	0.251	64	8.68	22	9.05
		Formicidae	0.574	183	37.12	33	17.65	0.565	264	35.82	40	16.46
		Lepidoptera	0.045	4	0.81	2	1.07					
		Larva										
	Lepidoptera	0.133	13	2.64	10	5.35	0.124	16	2.17	11	4.53	
	Larva Odonata	0.009	1	0.20	1	0.53						

		Orthoptera	0.441	31	6.29	23	12.30	0.412	40	5.43	26	10.70
Gastropoda	Pulmonata	Basommatophora	0.008	1	0.20	1	0.53	0.006	1	0.14	1	0.41
Reptilia	Squamata	Squamata	0.028	1	0.20	1	0.53					
Material Vegetal		M.V.	0.072	9	1.83	9	4.81	0.069	12	1.63	12	4.94
Totales				493	100	187	100		737	100	243	100

Figura 1.- Poblaciones analizadas de *Sceloporus variabilis*.



Discusión general

Las especies que se distribuyen a través de amplios rangos geográficos, pueden mostrar una extensa variación en las características de historias de vida (Horváthová *et al.*, 2013), por lo que, el entender las causas y consecuencias de esta variación ha sido un tema importante en la ecología evolutiva por diversas décadas (Roff, 1992; Liao *et al.*, 2014).

La variación en las características de historias de vida pueden ser abordadas desde dos perspectivas, (i) por un lado se encuentran las restricciones genéticas y/o históricas, donde las poblaciones y/o especies no presentan diferencias en algunas características de historias de vida, como es el caso del género de lagartijas *Anolis* (Mesquita y Colli, 2003), el cual presenta un tamaño de puesta fijo, con un solo huevo por evento reproductivo. Por otra parte (ii) se encuentran los factores ambientales, los que han sido señalados en diversos estudios como el principal promotor en la diferenciación de las características morfológicas como las tallas y en características de historia de vida (Liao *et al.*, 2014), donde en el grupo de lagartijas se ha observado que diversas especies ovíparas presentan variación en características como el tamaño del huevo, tamaño de la puesta, o frecuencia de las puestas entre sus poblaciones (Michaud y Echternacht, 1995; Du *et al.*, 2014; Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2015) como un efecto de la variación ambiental donde éstas ocurren.

En el presente estudio, se analizaron diversos aspectos que resaltan la importancia de la variación geográfica en la expresión de distintas características de los organismos y poblaciones de la lagartija de amplia distribución *Sceloporus variabilis*, como lo son (i) la variación en la talla y dimorfismo sexual, (ii) variación en los ciclos y estrategias reproductivas, (iii) variación en características reproductivas, y (iv) el uso del recurso alimento. Estos aspectos resultan importantes para explicar la adaptación y adecuación de los organismos a su ambiente, así como evaluar las hipótesis y factores que promueven las diferencias o similitudes en las características de historia de vida de la especie.

Estudios previos de la especie en un solo tipo de ambiente, como el tropical (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006) han mostrado que presentan características reproductivas similares a otras especies ovíparas y de ambientes tropicales, con un periodo reproductivo continuo, un tamaño de puesta de entre 3 y 4 huevos (García-Collazo *et al.*,

1993; Benabib, 1994), y un dimorfismo sexual donde los machos presentan un mayor tamaño que las hembras, registrado previamente para otras especies del género (Cox *et al.*, 2003). Sin embargo, al analizar otras poblaciones de la especie a lo largo de su rango de distribución, contemplando factores ambientales como variación en las temperaturas, distancia geográfica entre poblaciones, altitud, y tipo de vegetación, permitió obtener resultados que no habían sido descritos previamente para la especie.

Las especies que presentan amplia distribución pueden exhibir una notable variación en las características reproductivas debido principalmente a factores ambientales (temperatura, precipitación, entre otras) o ecológicos (disponibilidad del alimento, tipo de microhábitats, entre otras; Stearns, 1992; Roitberg *et al.*, 2015). Las poblaciones de *S. variabilis* analizadas durante un año de trabajo de campo (Atlapexco, San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina, en Hidalgo), mostraron notables diferencias en los ciclos reproductivos entre éstas, así como también con poblaciones previamente analizadas de la especie (García-Collazo *et al.*, 1993; Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). Los ciclos reproductivos de los machos y hembras en las tres poblaciones analizadas, difirieron de lo registrado previamente en otros estudios realizados para la misma especie (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). Esta variación se muestra en la extensión de los periodos reproductivos en los machos de cada población, donde los machos de San Pablo Tetlapayac tuvieron una menor extensión reproductiva (7 meses), que los machos de Atlapexco y Santa Catarina (8 meses cada uno; ver Capítulo II). Por su parte, el ciclo reproductivo de las hembras presenta también un desfase visible, ya que a pesar de que a lo largo del año produjeron folículos vitelogénicos y huevos, las hembras de Atlapexco presentaron la mayor extensión del periodo reproductivo (11 meses), que las hembras de San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina, con 7 meses en cada población.

El resultado anterior se ha observado en especies de ambientes tropicales (*Hemidactylus turcicus*, Selcer, 1987, 1990; *S. pyrocephalus*, Ramírez-Bautista y Olvera-Becerril, 2004; *Phyllodactylus lanei*, Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006), lo cual refleja que las especies de ambientes tropicales presentan una mayor extensión reproductiva (Ramírez-Bautista *et al.*, 2015), que las que ocurren en ambientes áridos o templados (Rodríguez-Romero *et al.*, 2002, 2004; Ramírez-Bautista *et al.*, 2015).

Los resultados encontrados en las tres poblaciones son similares a otras poblaciones de *S. variabilis* analizadas previamente, donde el periodo reproductivo ocurre a lo largo del año, pero presentan diferencias en los picos reproductivos y en los periodos de producción de folículos vitelogénicos y/o huevos (García-Collazo *et al.*, 1993; Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). La variación en la extensión reproductiva entre poblaciones puede ser atribuida a los factores que promueven el mantenimiento y/o variación en el comportamiento reproductivo. Por ejemplo, en ambientes tropicales con alta disponibilidad del recurso alimento a lo largo del año (Ballinger, 1977), alta depredación (Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2015), y temperaturas constantes (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006), se ha registrado que las especies ovíparas presentan un mayor número de eventos reproductivos que las especies de ambientes templados (Benabib, 1994).

Esta variación puede ser explicada también en términos de costos reproductivos, donde diversos estudios en especies de lagartijas ovíparas, muestran que las especies de ambientes tropicales producen puestas de menor tamaño (Forsman y Shine, 1995; Ji y Wang, 2005) que las especies que ocurren hacia ambientes de altas elevaciones (Du *et al.*, 2014). Este patrón se encuentra influenciado por el tamaño corporal de las hembras (Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2015), y los factores ambientales de los sitios donde ocurren las poblaciones, como lo es una baja temperatura, una marcada estacionalidad, además de factores ecológicos como alta depredación, o distintas respuestas fisiológicas de las hembras de acuerdo a las condiciones ambientales (Angilletta *et al.*, 2001; Du y Shou, 2008), lo que afecta directamente a los ciclos y periodos de reproducción de las poblaciones.

Respecto a lo anterior, Benabib (1994) analizó los ciclos reproductivos de dos poblaciones de *S. variabilis* ubicadas a diferente altitud (Monte Pío, 45 msnm; Bastonal, 1000 msnm), donde registra variación en la extensión de los periodos reproductivos, atribuyéndolo a los factores ambientales como una baja temperatura y mayor cantidad de lluvia en Bastonal que en Monte Pío, por lo que, en Bastonal se presenta una estación reproductiva más corta (Benabib, 1994). Este resultado es similar a lo encontrado en otros estudios y especies como en *Anolis carolinensis* (Michaud y Echternacht, 1995), *A. nebulosus* (Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2015), *S. undulatus* (Du *et al.*, 2014), o

Zootaca vivipara (Horváthová *et al.*, 2013), donde los factores ambientales están correlacionados con la variación en la extensión del periodo reproductivo entre poblaciones, al influir en las tasas de crecimiento de los individuos (temperatura, estacionalidad, o disponibilidad y uso del alimento, entre otros), y por lo tanto en la talla mínima a la madurez sexual (Horváthová *et al.*, 2013).

La variación en los ciclos reproductivos, también se ve reflejada en los diferentes periodos de producción de huevos en cada población, donde en Atlapexco duró 11 meses (de enero a noviembre), ocho en San Pablo Tetlapayac (de febrero a septiembre), y solo seis en Santa Catarina (de enero a junio). Esta variación también se observó en otras características como el tamaño de la puesta, o la masa relativa de la puesta (MRP). El tamaño de la puesta promedio registrado en San Pablo Tetlapayac fue mayor (4.3 huevos) que lo registrado en Atlapexco y Santa Catarina (3.5 huevos cada uno), así como una mayor MRP en San Pablo Tetlapayac (0.310) que Santa Catarina (0.254) y Atlapexco (0.207). Estos resultados muestran variaciones entre poblaciones y en estudios previos de la especie (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006), lo que indica una repartición del esfuerzo reproductivo a través del año, además de una estrategia (o *trade-off*) para maximizar el éxito reproductivo, y por lo tanto, la supervivencia de las crías, que pueden estar dadas por las diferentes presiones de depredación o modo de forrajeo (Vitt y Congdon, 1978; Benabib, 1994). En este sentido, además de las diferencias registradas en el tamaño de la puesta, y en la MRP por población, se mostraron diferencias en el volumen del huevo, particularmente en la población de San Pablo Tetlapayac, donde se registró un mayor tamaño de la puesta, una alta MRP y un menor volumen del huevo (ver Capítulo II). Lo anterior se ha observado en otras especies del género de ambientes tropicales, tales como *S. siniferus* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2015), o *S. pyrocephalus* (Ramírez-Bautista y Olvera-Becerril, 2004).

Aunado a los factores ambientales y filogenéticos, la talla de las hembras afecta diversas características reproductivas, como el tamaño de la puesta, o la masa y volumen del huevo. En este sentido, la hipótesis de la fecundidad, propuesta por Darwin (1874) refiere que un mayor tamaño corporal en hembras respecto al macho, propicia ventajas como un mayor tamaño de la puesta/camada, así como un mayor volumen y masa del

huevo o crías al nacer (Cox *et al.*, 2003). La teoría de la fecundidad en lagartijas ha sido ampliamente probada en diversos trabajos (Braña, 1996; Cox *et al.*, 2003; Meiri *et al.*, 2012), donde Braña (1996) y Roitberg *et al.* (2015) registraron una alta correlación entre la talla de las hembras y el tamaño de la puesta de diversas especies de lagartijas.

En las 14 poblaciones analizadas de *S. variabilis* en su área de distribución en México (ver Capítulo III), se registró variación en la talla, peso y tamaño de la puesta entre poblaciones. Este resultado soporta en parte la hipótesis de la fecundidad, ya que se presentó una correlación entre el tamaño de la hembra con el tamaño de la puesta. Esta correlación es similar a la registrada en otras especies ovíparas como *S. undulatus* (Du *et al.*, 2014), *S. ochoterenae* (Smith *et al.*, 2003), *Emoia samoensis* (Hamilton *et al.*, 2008), o *Phrynocephalus przewalskii* (Wang *et al.*, 2011).

La variación en el tamaño de las hembras, así como en el tamaño de la puesta entre poblaciones de *S. variabilis* en su área de distribución, es explicada por el hecho de que como en otras especies ovíparas que ocurren en altas elevaciones o latitudes (p. ej. *S. undulatus*; Ouífero *et al.*, 2007; Du *et al.*, 2014), las hembras presentan un mayor tamaño de puesta, y con huevos de mayor tamaño (Greer, 1968; Vitt y Congdon, 1978) que las que ocurren en ambientes tropicales (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). Sin embargo, estos patrones se cumplen sólo en parte, ya que la correlación de la talla de las hembras con el tamaño de la puesta no resultó ser fuertemente significativa en las 14 poblaciones analizadas (ver Capítulo III), además del tamaño de la puesta, y masa y volumen del huevo en las tres poblaciones donde se realizó trabajo de campo (ver Capítulo II). Del mismo modo, el tamaño de la puesta entre poblaciones muestra que a pesar de que éstas ocurren en diversas altitudes y latitudes, esta especie presenta poca variación, sugiriendo que esta característica tiende a estar optimizada (Smith y Fretwell, 1974; Kratochvil y Kubicka, 2007).

La variación en el tamaño corporal de las hembras en las poblaciones de *S. variabilis* analizadas puede ser también una respuesta a los factores ambientales, tales como una menor temperatura o una menor extensión en la estacionalidad. Esto trae consigo que en ambientes templados o de altas latitudes y elevaciones, las poblaciones presenten un mayor tamaño, referido esto como la regla de Bergmann (Angilletta *et al.*, 2004). Esta clina

en el tamaño corporal de los organismos, y particularmente en las hembras, es una respuesta a los prolongados periodos de crecimiento de los individuos a bajas temperaturas, y por lo tanto, una maduración sexual a tallas mayores (Atkinson, 1994), que en especies de ambientes cálidos o de bajas elevaciones (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997). Los periodos prolongados de crecimiento y maduración tardía, se ven reflejados también en un mayor tamaño de las crías al nacer, así como una mayor supervivencia de las mismas (Angilletta *et al.*, 2004; Sears y Angilletta, 2004). A pesar de que se registraron notables diferencias en la talla, peso y tamaño de la puesta en las 14 poblaciones analizadas del Capítulo III, es necesario analizar puntualmente el volumen y masa del huevo, así como la MRP en cada una de estas poblaciones, con el fin de determinar si la variación en las características morfológicas (talla) y reproductivas (tamaño de puesta) son el resultado de una adaptación debida a los factores ambientales (Michaud y Echternacht, 1995; Sears, 2005; Horváthová *et al.*, 2013).

Como se mencionó previamente, la talla de los organismos es un aspecto importante que influye en diversas características de historias de vida (Monroe *et al.*, 2015), además de ser un indicador de aspectos sobre la fisiología, rangos de crecimiento, ecología o historia natural de las especies (Jin *et al.*, 2013; Roitberg *et al.*, 2015). Por ejemplo, en la mayoría de los organismos ectotermos como peces, anfibios o reptiles, las hembras presentan una mayor talla que los machos (Shine, 1989; Fairbairn, 1997), por lo que, la variación geográfica en los atributos morfológicos entre sexos y poblaciones de *S. variabilis*, resultan una oportunidad para analizar el grado de variación y su efecto en diversos atributos reproductivos y ecológicos.

La diferencia en los atributos morfológicos entre sexos, referido como dimorfismo sexual ha sido explicado en el grupo de las lagartijas por dos grandes hipótesis. Por una parte se menciona que (i) el dimorfismo sexual es dado por selección sexual, donde los machos presentan mayores dimensiones morfológicas que las hembras, con lo que les confiere ventajas en la competencia macho-macho para defensa del territorio y un mayor acceso a las hembras (Endler y Houde, 1995), y (ii) dirigido hacia las hembras por selección por fecundidad, donde las hembras presentan un mayor tamaño que los machos, representando con esto una ventaja en la fecundidad, ya que hembras de mayor tamaño

tienden a presentar tamaños de puesta/camada mayores, además de crías o huevos de mayor tamaño (Braña, 1996; Cox *et al.*, 2003).

Los resultados encontrados en el proyecto doctoral, y particularmente en los manuscritos que se derivan del Capítulo I, muestran que *S. variabilis* muestra un notable dimorfismo sexual, explicado por la hipótesis de selección sexual, donde los machos presentan mayores dimensiones que las hembras tanto en las tres poblaciones analizadas de trabajo de campo, como en las 14 poblaciones de la especie en su rango de distribución en México. Este patrón es consistente con un estudio realizado previamente en la especie por Ramírez-Bautista *et al.* (2006), y con otras especies del género (*S. ochoterenae*, Smith *et al.*, 2003; *S. grammicus*, Hernández-Salinas *et al.*, 2010; *S. minor*, Ramírez-Bautista *et al.*, 2014; *S. siniferus*, Hierlihy *et al.*, 2013).

Los machos fueron significativamente más grandes que las hembras en todas las características morfológicas, lo cual puede deberse por una parte a la defensa del territorio y/o al uso de los recursos en las poblaciones de *S. variabilis* estudiadas, ya que se ha registrado que una mayor longitud de la cabeza en machos les confiere ventajas en los combates con otros machos (Stamps, 1983; Carothers, 1984; Hierlihy *et al.*, 2013); asimismo, una mayor dimensión en estructuras como la tibia, fémur o antebrazo, les confiere ventajas para el escape de sus depredadores (Sih, 1987; Lima, 1998), y por lo tanto, una mayor supervivencia (Martín y López, 1995). Por otra parte, las hembras fueron notablemente más pequeñas que los machos; sin embargo, al comparar las variables morfométricas de hembras y machos entre las tres poblaciones de trabajo de campo, se observa que las hembras no difirieron en ninguna variable morfométrica analizada.

La similitud en las medidas morfométricas de hembras entre las tres poblaciones del trabajo de campo, puede indicar que las presiones del ambiente en las que ocurren las tres poblaciones, como lo son la depredación, el tipo de microhábitats que usan, o el tipo y dimensiones del alimento que consumen resultan ser homogéneas, como se ha observado en otros estudios (Mata-Silva *et al.*, 2010). Esto refuerza los resultados encontrados en las características reproductivas (tamaño de la puesta, volumen y masa del huevo, etc.), indicando que éstas tienden a ser optimizadas en las poblaciones de la especie (Michaud y Echternacht, 1995; Stearns, 2000).

Si bien, se registró un notable dimorfismo sexual donde los machos presentaron un mayor tamaño, al analizar la variación en la talla en las 14 poblaciones de la especie, se registran tres patrones respecto a la talla de hembras y machos. Estos patrones de variación en la talla entre sexos permiten diferenciar a tres grupos de poblaciones, (i) un grupo donde los machos son más grandes que las hembras, (ii) poblaciones donde las hembras son más grandes que los machos, y (iii) poblaciones donde no se registran diferencias significativas en este atributo morfológico. Las diferencias encontradas a nivel regional pueden ser atribuidas o explicadas principalmente por factores ambientales y fisiológicos. Por ejemplo, la variación en la talla entre poblaciones ha sido explicada por diferentes extensiones en la temporalidad de los sitios donde ocurren las poblaciones, además de las variaciones en la temperatura, las cuales afectan los rangos de crecimiento de los individuos (Olalla-Tárraga y Rodríguez, 2007; Horváthová *et al.*, 2013), repercutiendo directamente en la talla de los individuos de cada sexo (Castilla *et al.*, 1999; Uller y Olsson, 2003), y entre poblaciones (Van Damme *et al.*, 1991). En este sentido, estos resultados coinciden en parte con lo registrado en otros estudios realizados entre poblaciones de lagartijas, como *S. undulatus* (Ashton y Feldman, 2003; Angilletta *et al.*, 2004), especies del género *Liolaemus* en Sudamérica (Cruz *et al.*, 2005), o en especies como *Ophisops elegans*, *Phoenicolacerta laevis* o *Acanthodactylus boskianus* (Volynchik, 2014), donde existe variación en los tamaños corporales entre poblaciones, y siguen una clina donde los ambientes de altas elevaciones, latitudes, y que presentan bajas temperaturas (ambientes fríos), presentan organismos de mayor talla que los ambientes que ocurren a bajas elevaciones, latitudes o de ambientes tropicales (i. e., regla de Bergmann; Volynchik, 2014).

El dimorfismo sexual en las poblaciones analizadas de *S. variabilis* es explicado principalmente por la hipótesis de selección sexual (Cox *et al.*, 2003), donde los machos presentan mayores dimensiones en las características morfológicas que las hembras. En este sentido, una hipótesis alterna que se ha desarrollado para explicar el dimorfismo sexual es la hipótesis ecológica, donde se menciona que el dimorfismo sexual es dado por divergencia del nicho, donde cada sexo puede ocupar en diferente grado los recursos, como el alimento, microhábitats, territorio, entre otros, con lo que se promueven diferencias en las estructuras morfológicas (Schoener, 1967; Hierlihy *et al.*, 2013).

Respecto al uso diferencial de los recursos, en el Capítulo IV se hace una descripción del tipo de dieta de la especie, y del uso del recurso alimento entre sexos y poblaciones, donde se describe que la composición de la dieta de *S. variabilis* es de tipo carnívora, y se encuentra conformada por 26 categorías de presas, además de registrarse diferencias entre poblaciones. Por ejemplo, la población de Atlapexco presentó un menor número de categorías de presa (16 categorías), respecto a la población de Santa Catarina (20) y San Pablo Tetlapayac (21).

A pesar de registrar variaciones en el número de categorías de presas consumidas, el volumen del contenido estomacal no varió entre sexos o entre poblaciones; asimismo, la dieta de las tres poblaciones estuvo compuesta de forma similar, principalmente por insectos de los ordenes Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera y la familia Formicidae, así como del orden Aranae. Este tipo de dieta ha sido registrado previamente para otras especies del género, como *S. torquatus* (Feria-Ortiz *et al.*, 2001), *S. gadoviae*, *S. horridus*, *S. jalapae* (Serrano-Cardozo *et al.*, 2008), *S. grammicus* (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010), o *S. jarrovii* (Gadsden *et al.*, 2011).

La composición de la dieta registrada en cada sexo y cada población, así como la preferencia por un bajo número de categorías de presa puede estar influenciado por el modo de forrajeo de la especie, además de la morfología de los organismos. Esta correlación entre la morfología (i.e., forma del cuerpo, talla, dimensiones de las extremidades, longitud de la cola) y el modo de forrajeo ha sido observada en diversas especies de lagartijas (Miles *et al.*, 2007). Por ejemplo, se ha observado que las especies que presentan el modo de forrajeo denominado “sit-and-wait” o “sentarse y esperar” (p. ej. especies del género *Sceloporus*, Cooper, 2007), muestran características morfológicas similares, como lo son una menor dimensión de la cola y extremidades largas, diferentes a las especies que presentan el modo de forrajeo denominado “widely foraging” o forrajeros activos (p. ej. especies del género *Aspidoscelis*, Cooper, 2007), los que muestran una mayor longitud de la cola, pero extremidades de menor longitud (Miles *et al.*, 2007).

En este sentido, las especies que presentan el modo de forrajeo “sit-and-wait” cuentan con extremidades cortas, lo que favorece una rápida aceleración al momento de capturar a sus presas, teniendo así que la composición de la dieta de este tipo de especies se encuentre en función de las presas que ocurren en las áreas que ocupan estos organismos

(Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010). Esto ocurre entre sexos y poblaciones de *S. variabilis*, ya que presenta el modo de forrajeo “sit-and-wait” (Cooper, 2007), lo que le permite a los individuos de ambos sexos consumir categorías de presas similares (p. ej., hormigas, escarabajos, etc.; Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016), como se ha observado en especies como *S. grammicus* (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010), *S. jarrovii* (Gadsden *et al.*, 2011), o *Xenosaurus mendozai* (Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016).

La composición de la dieta en cada población, así como los diferentes valores de importancia alimentaria por categorías de presa registrados, influyen en diversos aspectos de las poblaciones, tales como los atributos reproductivos. Por ejemplo, la población de Atlapexco que ocurre en un ambiente tropical, presentó un menor número de categorías de presa, sugiriendo que solo los coleópteros, hormigas y arañas, con los mayores valores de importancia alimentaria, les confiere un mayor valor nutricional para el crecimiento o la reproducción (Feria-Ortiz *et al.*, 2001). Esto se corrobora con el ciclo reproductivo de esta población, el cual fue constata a lo largo del año, por lo que los machos y las hembras optimizan el alimento consumido para mantener la energía necesaria para estas actividades, además de que en los ambientes tropicales, se reporta una alta temperatura y alta disponibilidad del recurso alimento en el ambiente a lo largo del año (Ballinger, 1977). Sin embargo, este resultado difiere de lo registrado en las poblaciones de San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina, las cuales consumieron un mayor número de categorías de presas, explicado por la marcada estacionalidad de los ambientes donde ocurren las poblaciones (matorral xerófilo y bosque mesófilo de montaña, respectivamente). Esta variación se ve reflejada también en los ciclos y periodos reproductivos, ya que estas poblaciones presentan cada cual, una menor extensión en el periodo reproductivo que la población de Atlapexco (ver Capítulo II), lo cual se refleja en un mayor tiempo de inversión al forrajeo que a la reproducción (Mesquita *et al.*, 2003), y por lo tanto, un mayor número de categorías de presa a consumir (Cooper, 2007).

En resumen

Sceloporus variabilis, como en otras especies del género presentó dimorfismo sexual donde los machos muestran un mayor tamaño que las hembras, lo cual se ajusta a la hipótesis de selección sexual (Cox *et al.*, 2003). Este resultado se encuentra también a nivel regional, ya

que al comparar las 14 poblaciones en el área de distribución de la especie, se pudo también determinar que en cada población, los machos presentan mayores dimensiones en las estructuras morfológicas analizadas (dimorfismo sexual por selección sexual). Sin embargo, al analizar las 14 poblaciones, a un nivel regional, se registran tres grandes patrones de variación morfológica relacionados con la talla, uno donde existe dimorfismo sexual con los machos de mayor tamaño, otro con las hembras de mayor tamaño, y un tercero con ausencia de dimorfismo sexual en la talla o tamaño corporal. La variación morfológica puede ser explicada a nivel local (en las tres poblaciones de trabajo de campo) por la competencia entre machos por acceso a las hembras, por el espacio, sitios de percha o el alimento.

A nivel regional (en las 14 poblaciones), los distintos regímenes ambientales, como la temperatura, variación en la disponibilidad del alimento, precipitación o estacionalidad influyen en los rangos de crecimiento de los individuos, ya que como se ha registrado en múltiples estudios (Angilletta *et al.*, 2004; Roitberg *et al.*, 2015), las poblaciones u organismos que ocurren en ambientes templados o de altas elevaciones o latitudes, presentan una mayor talla que los que ocurren a bajas elevaciones o en ambientes tropicales (Angilletta *et al.*, 2004).

De la misma forma, las poblaciones de trabajo de campo presentaron diferencias en aspectos reproductivos como la extensión en el periodo y ciclo reproductivo; además de características como el tamaño de la puesta, masa y volumen del huevo y la masa relativa de la puesta. Este resultado es debido a las diferentes condiciones ambientales donde ocurren las poblaciones, ya que Atlapexco que ocurre en un ambiente tropical, presenta un periodo reproductivo continuo a lo largo del año; sin embargo, al analizar la población de San Pablo Tetlapayac de matorral xerófilo, o Santa Catarina en bosque mesófilo de montaña, se registraron notables diferencias. Estas diferencias se muestran en la extensión de los periodos reproductivos de machos y hembras, o la extensión de la producción de huevos, donde esta última disminuyó de la población de Atlapexco (con 11 meses), hacia San Pablo Tetlapayac (8 meses), y hasta Santa Catarina (6 meses). La disminución en el periodo reproductivo, y producción de huevos puede ser explicado por la estacionalidad de los ambientes donde ocurren las poblaciones, ya que a pesar de que la especie es de origen tropical, y mantiene un tamaño de puesta pequeño (3-4 huevos en promedio), la

estacionalidad de los ambientes influyen en la extensión reproductiva, la que también puede estar asociada con la disponibilidad del alimento o presiones de depredación.

Al analizar las 14 poblaciones, se registran variaciones en la talla y peso de hembras, y en el tamaño de la puesta. Asimismo, al relacionar el tamaño de la puesta con la talla de las hembras, o con los factores ambientales, como la elevación o la latitud, se observa que el tamaño de la puesta está más correlacionado con la talla de las hembras, que con la elevación y latitud. Esto sugiere que el tamaño de la puesta de *S. variabilis* en sus múltiples poblaciones, tiende a estar optimizado, y por lo tanto, la historia filogenética de la especie y poblaciones mantienen estables algunas características reproductivas sin cambios notables. Finalmente, un factor importante para los aspectos reproductivos, morfológicos y fisiológicos de los individuos es el recurso alimento, donde en este proyecto se registra por primera vez la dieta de la especie, además de comparar entre sexos y poblaciones. La dieta estuvo compuesta por un alto número de categorías de presa (26 categorías), sin embargo, solo algunas categorías como los ordenes Coleoptera, Orthoptera, Hemiptera, Hymenoptera, o la familia Formicidae, representan los mayores valores de importancia en la composición de la dieta, lo cual promueve un alto solapamiento entre sexos y poblaciones.

Los resultados obtenidos a lo largo del proyecto fortalecen diversas hipótesis planteadas con el modelo de lagartijas sobre historias de vida, además que contrastan otras referentes al mantenimiento de las características entre las poblaciones. Estos resultados muestran que diversos factores, tanto ecológicos, fisiológicos y ambientales pueden estar actuando a diferentes escalas (local y regional), por lo que es necesario realizar estudios experimentales para reforzar los resultados encontrados en el proyecto.

Conclusiones generales

1.- La variación geográfica en las características morfológicas, reproductivas y del uso de los recursos en las poblaciones analizadas, son promovidas principalmente por el ambiente donde ocurren éstas, apoyando diversas teorías sobre variación geográfica en características de historias de vida. Sin embargo, un mayor número de estudios que analicen aspectos relacionados con la depredación, tasas de crecimiento, supervivencia, o demografía, son

necesarios para evaluar las restricciones filogenéticas o el potencial adaptativo del ambiente en las poblaciones de la especie en su rango de distribución.

2.- Existe dimorfismo sexual en las poblaciones analizadas de *S. variabilis*, donde los machos presentan mayores dimensiones en las características morfológicas que las hembras, explicado por la hipótesis de selección sexual. Asimismo, a nivel regional se registran tres patrones de variación en la talla de las poblaciones analizadas de la especie en su rango de distribución, las que corresponden a (i) machos de mayor talla que las hembras, (ii) hembras de mayor tamaño que los machos, y (iii) similitud en las tallas entre sexos.

3.- Los ciclos reproductivos analizados en tres poblaciones de la especie en el estado de Hidalgo variaron en extensión, así como en el periodo de producción de huevos, con un mayor periodo de producción en Atlapexco (11 meses), que en San Pablo Tetlapayac (8 meses) o Santa Catarina (6 meses). De la misma forma, se registró variación en características reproductivas entre poblaciones, donde San Pablo Tetlapayac presentó un mayor tamaño de la puesta (4.3 huevos), y masa relativa de la puesta (MRP = 0.310) que las poblaciones de Atlapexco y Santa Catarina (3.5 huevos, MRP = 0.207; y 3.5 huevos, MRP = 0.254, respectivamente).

4.- Existe variación en la talla y peso, así como en el tamaño de la puesta entre hembras de las 14 poblaciones de la especie; donde el tamaño de la puesta está influenciado en mayor medida por la talla de la hembra, que por la elevación o latitud donde ocurren las poblaciones.

5.- La dieta de *S. variabilis* es de tipo carnívoro, compuesta por 26 categorías de presas, donde los ordenes Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera, Hymenoptera y la familia Formicidae componen los principales tipos de dieta; asimismo, se registra una baja amplitud del nicho alimentario, así como un alto solapamiento entre sexos y poblaciones.

Literatura citada

- Angilletta, M. J., M. W. Sears, y R. S. Winter. 2001. Seasonal variation in reproductive effort and its effect on offspring size in the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 57: 365-375.
- Angilletta, Jr. M. J., P. H. Niewiarowski, A. E. Dunham, A. D. Leaché, y W. P. Porter. 2004. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with Sceloporine lizards. *The American Naturalist*, 164: 168-183.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms. *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- Ashton, K. G. y C. R. Feldman. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151-1163.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs*, 8: 160-180.
- Braña, F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs. female abdomen increase. *Oikos*, 75: 511-523.
- Carothers, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist*, 124: 244-254.
- Castilla, A. M., R. Van Damme, y D. Bauwens. 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8: 253-274.
- Cooper, Jr. W. E. 2007. Lizard chemical senses, chemosensory behavior, and foraging mode. Pp. 237-270, In: *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of foraging mode*, (eds). Reilly, S. M., L. D. McBrayer, y D. B. Miles. Published by Cambridge University Press.

- Cox, R. M., S. L. Skelly, y H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57: 1653-1669.
- Cruz, F. B., L. A. Fitzgerald, R. E. Espinoza, y J. A. Schulte. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 1559-1574.
- Darwin, C. 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Second Edition. D. Appleton & Company, New York.
- Du, W. G. y L. Shou. 2008. Seasonal shifts in reproductive investment of female northern grass lizards (*Takydromus septentrionalis*) from a field population on Beiji Island, China. *Journal of Herpetology*, 42: 461-466.
- Du, W., T. R. Robbins, D. A. Warner, T. Langkilde, y R. Shine. 2014. Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative Zoology*, 9: 360-371.
- Endler, J. A. y A. E. Houde. 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 49: 456-468.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for Sexual Size Dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 659-687.
- Feria-Ortíz, M., A. Nieto-Montes de Oca, y I. H. Salgado-Ugarte. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology*, 35: 104-112.
- Forsman, A. y R. Shine. 1995. Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Functional Ecology*, 9: 818-828.
- García-Collazo, R., T. Altamirano Álvarez, y M. Gómez Soto. 1993. Reproducción continua en *Sceloporus variabilis variabilis* (Sauria: Phrynosomatidae) en Alvarado, Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 5: 51-59.

- Greer, A. E. 1968. Clutch size in the scincid lizard genus *Emoia*. *Copeia*, 1968: 417-418.
- Hamilton, A. M., M. E. Eckstut, E. R. Klein, y C. C. Austin. 2008. Clutch size in the Tropical Scincid Lizard *Emoia sanfordi*, a species endemic to the Vanuatu Archipelago. *Zoological Science*, 25: 843-848.
- Hernández-Salinas, U. y A. Ramírez-Bautista. 2015. Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico. *Acta Zoologica*, 96: 428-435.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique, y G. R. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica*, 66: 12-22.
- Hierlihy, C. A., R. Carcía-Collazo, C. B. Chavez Tapia, y F. F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus* support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra*, 49: 1-6.
- Horváthová, T., C. R. Cooney, P. S. Fitze, T. A. Oksanen, D. Jelic, I. Ghira, T. Uller, y D. Jandzik. 2013. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. *Ecology and Evolution*, 3: 2424-2442.
- Ji, X. y Z. W. Wang. 2005. Geographic variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs of the Chinese cobra (*Naja atra*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 27-40.
- Jin, Y. T., J. Q. Li, y N. F. Liu. 2013. Elevation-related variation in life History traits among *Phrynocephalus* lineages on the Tibetan Plateau: do they follow typical squamate ecogeographic patterns? *Journal of Zoology*, 290: 293-301.
- Kratochvil, L. y L. Kubicka. 2007. Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Functional Ecology*, 21: 171-177.

- 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.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*, 48: 25-34.
- Liao, W. B., X. Lu, y R. Jehle. Altitudinal variation in maternal investment and trade-offs between egg size and clutch size in the Andrew's toad. *Journal of Zoology*, 293: 84-91.
- Martín, J. y P. López. 1995. Escape behaviour of juvenile *Psammodromus algirus* lizards: constraint of or compensation for limitations in body size? *Behaviour*, 132: 181-192.
- Mata-Silva, V., A. Ramírez-Bautista, y J. D. Jhonson. 2010. Reproductive characteristics of two syntopic whiptail lizards, *Aspidoscelis marmorata* and *Aspidoscelis tessellata*, from the Northern Chihuahuan Desert. *The Southwestern Naturalist*, 55: 125-129.
- Meiri, S., J. H. Brown, y R. M. Sibly. 2012. The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography* 21: 592-602.
- Mesquita, D. O. y G. R. Colli. 2003. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia*, 2003: 285-298.
- 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.
- Miles, D. B., J. B. Losos, y D. J. Irschick. 2007. Morphology, performance, and foraging mode. Pp. 49-93, In: *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of foraging mode*, (eds). Reilly, S. M., L. D. McBrayer, y D. B. Miles. Published by Cambridge University Press.

- Monroe, M. J., S. H. South, y S. H. Alonzo. 2015. The evolution of fecundity in associated with female-biased sexual size dimorphism among frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 1793-1803.
- Ouifero, C. E., A. J. Smith, y A. J. Angilletta. 2007. The importance of energetic versus pelvic constrains on reproductive allocation by the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 513-521.
- Olalla-Tarraga, M. A. y M. A. Rodríguez. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 606-617.
- Ramírez-Bautista, A. y L. J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of México. *Herpetologica*, 53: 423-431.
- Ramírez-Bautista, A. y V. Olvera-Becerril. 2004. Reproduction in the Boulder Spiny Lizard *Sceloporus pyrocephalus* (Sauria: Phrynosomatidae), from a tropical dry forest of México. *Journal of Herpetology*, 38: 225-231.
- Ramírez-Bautista, A., R. García-Collazo, y L. J. Guillette Jr. 2006. Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist*, 51: 163-171.
- Ramírez-Bautista A., B. P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde, y U. Hernández-Salinas. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zoologica*, 95: 397-408.
- Ramírez-Bautista, A., R. Luria-Manzano, R. Cruz-Elizalde, N. P. Pavón, y L. D. Wilson. 2015. Variation in reproduction and sexual dimorphism in the long-tailed Spiny Lizard *Sceloporus siniferus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Southern Pacific Coast of Mexico. *Salamandra*, 51: 73-82.

- Ramírez-Sandoval, E., A. Ramírez-Bautista, y L. J. Vitt. 2006. Reproduction in the lizard *Phyllodactylus lanei* (Squamata: Gekkonidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Copeia*, 2006: 1-9.
- Rodríguez-Romero, F. de J., F. R. Méndez-de La Cruz, R. García-Collazo, y M. Villagrán-Santa Cruz. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoologica Mexicana*, 85: 181-188.
- Rodríguez-Romero, F., G. R. Smith, O. Cuellar, y F. R. Méndez de la Cruz. 2004. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal of Herpetology*, 38: 438-443.
- Roff, D.A. 1992. *Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman and Hall, USA.
- Roitberg, E. S., G. V. Eplanova, T. I. Kotenko, F. Amat, M. A. Carretero, V. N. Kuranova, N. A. Bulakhova, O. I. Zinenko, y V. A. Yakovlev. 2015. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 613-629.
- Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual size dimorphism in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155: 474-477.
- Sears, M.W. 2005. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia*, 143: 25-36.
- Sears, M. W. y M. J. Angilletta. 2004. Body size clines in *Sceloporus* lizards: proximate mechanisms and demographic constraints. *Integrative & Comparative Biology*, 44: 433-442.
- Serrano-Cardozo, V. H., J. A. Lemos-Espinal, y G. R. Smith. 2008. Comparative diet of three sympatric *Sceloporus* in the semiarid Zapotitlán Valley, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 427-434.

- Selcer, K. W. 1987. Seasonal variation in fat body and liver mass of the introduced Mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*, in Texas. *Journal of Herpetology*, 21: 74-78.
- Selcer, K. W. 1990. Egg-size relationships in a lizard with fixed clutch size: variation in a population of the Mediterranean gecko. *Herpetologica*, 46: 15-21.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64: 419-461.
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. Pp: 203-224. In: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*, (eds.) Kerfoot, W. C. y A. Sih (eds.). University Press of New England, Hanover.
- Smith, C. C. y s. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108: 499-506.
- Smith, G. R., J. A. Lemos-Espinal, y R. E. Ballinger. 2003. Body size, sexual dimorphism, and clutch size in two populations of the lizard, *Sceloporus ochoteranae*. *The Southwestern Naturalist*, 48: 123-126.
- Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. Pp. 149-160. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, (eds.) Huey, R. B. y E. R. Pianka. Harvard University, Cambridge, MA.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. New York.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476-486.
- Uller, T. y M. Olsson. 2003. Prenatal exposure to testosterone increases ectoparasite susceptibility in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 1867-1870.
- Vitt, L. J. y J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *The American Naturalist*, 112: 595-608.

- Volynchik, S. 2014. Climate-related variation in body dimensions within four lacertid species. *International Journal of Zoology*, doi:10.1155/2014/795387
- Wang, Y., W. Ji, W. Zhao, N. Yu, y N. Liu. 2011. Geographic variation in clutch and egg size for the lizard *Phrynocephalus przewalskii* (Squamata: Agamidae). *Asian Herpetological Research*, 2: 97-102.
- Zamora-Abrego, J. G. y A. M. Ortega-León. 2016. Ecología trófica de la lagartija *Xenosaurus mendozai* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 140-149.