



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación morfométrica y fecundidad de
Urosaurus nigricaudus (Squamata: Phrynosomatidae)
en la zona de contacto secundario del Istmo de La Paz,
Baja California Sur.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A:

GLORIA CARLINA PEÑA GARCIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ.

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a imprimir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Peña García Gloria Carlina
FECHA: 07-julio-04
FIRMA: [Firma]

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Variación morfométrica y fecundidad de Urosaurus nigricaudus (Squamata:Phrynosomatidae) en la zona de contacto secundario del Istmo de La Paz, Baja California Sur" realizado por Gloria Carlina Peña García

con número de cuenta 09960629-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de:
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz [Firma]

Propietario Dra. Ana Luisa Carreño [Firma]

Propietario Dr. Adrián Nieto Montes de Oca [Firma]

Suplente M. en C. Georgina Santos Barrera [Firma]

Suplente M. en C. Ángela María Ortega León [Firma]

Consejo Departamental de Biología FACULTAD DE CIENCIAS

[Firma]
M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~



AGRADECIMIENTOS

A Gloria y a Carlos (mis padres) por apoyarme a lo largo de toda mi vida y soportar muchos momentos de crisis, sin ustedes no hubiera sido posible llegar hasta acá.....y lo que falta.

A mi hermano porque de alguna o de otra manera siento su apoyo.

A Fausto Méndez, gracias por tanta amabilidad, comprensión, ayuda y sobre todo gracias por aceptarme como alumna y permitirme empezar contigo mi formación como herpetóloga.

A Johan Lindell, gracias por la INMENSA paciencia que me tuviste para responder cada uno de mis molestos e-mails, thanks a lot!

A mis sinodales Adrián Nieto, Georgina Santos y a Ángela Ortega, gracias por sus valiosas aportaciones.

A toda la herpetobanda del laboratorio: Martha, Rubi, Saúl, Norberto, Norma, Judith, Ángela, Gastón, Víctor Serrano y actualmente a Yamile. Gracias a todos por su ayuda pero en especial por su amistad, sin ustedes esto no hubiera sido tan ameno.

A Lizbeth por su inigualable amistad y ayuda incondicional.

A todos mis amigos de la facultad, perdón por ser tan general pero temo olvidar algún nombre.

A Gracia González Porter por su guía durante mucho tiempo y su amistad.

A Carlos Rodríguez, a Venessa, a Esmirna y a Luis, por ser los mejores amigos que he tenido.

A Erwin, a Carlos y a Monique, merci beaucoup pour une vie très amusante!

A Leonardo Marker, gracias por ser como eres y gracias por ser mi amigo.

A PROBETEL, gracias por el apoyo económico que recibí durante la realización de la presente tesis.

.....Y a todos los que mi mente ha olvidado en este momento pero que siempre están presentes en mi corazón, gracias por formar parte de mi vida.

ÍNDICE

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	2
3. Antecedentes.....	9
4. Objetivo general.....	13
5. Objetivos particulares.....	13
6. Descripción de la especie.....	14
7. Área de estudio.....	17
8. Método	
8.1 Caracteres métricos	
8.1.1 Dimorfismo sexual.....	18
8.1.2 Diferenciación entre subpoblaciones.....	22
8.2 Datos merísticos	
8.2.1 Foliosis.....	22
8.2.2 Otros caracteres merísticos.....	23
8.3. Fecundidad en hembras.....	24
9. Resultados	
9.1 Caracteres métricos	
9.1.1 Dimorfismo sexual.....	28
9.1.2 Diferenciación entre subpoblaciones.....	30

9.2 Datos merísticos	
9.2.1 Foliosis.....	35
9.2.2 Otros Caracteres Merísticos.....	36
9.3 Fecundidad en hembras.....	37
10. Discusión	
10.1 Caracteres métricos.	
10.1.1 Dimorfismo Sexual.....	40
10.1.2 Diferenciación entre subpoblaciones.....	42
10.2 Datos merísticos	
10.2.1 Foliosis.....	46
10.2.2 Otros Caracteres Merísticos.....	46
10.3 Fecundidad.....	47
11. Conclusiones.....	49
12. Literatura citada.....	51
13. Anexo.....	59

I. RESUMEN

La península de Baja California, México, tiene gran importancia geológica y evolutiva debido a los diversos eventos de vicarianza que en ella han tenido lugar (Riddle et al., 2000b). Hacia el final del Plioceno y principios del Pleistoceno, la parte norte de la península se separó del continente y a su vez la Región del Cabo se aisló del resto de la península, a través de la zona del Istmo de La Paz, hace 3 millones de años (Savage, 1960; Riddle et al., 2000a), mediante un corredor de agua. Después de este periodo, la Región del Cabo volvió a unirse a la península, convirtiéndose así en una zona de contacto secundario.

Para conocer si el aislamiento del Istmo de La Paz tuvo efecto alguno en la morfometría y fecundidad de la lagartija *Urosaurus nigricaudus* (Squamata : Phrynosomatidae), se colectaron y analizaron 270 ejemplares y, tomando en cuenta la división según haplotipos realizada en el estudio con mtDNA de Lindell et al. (com. pers.), se obtuvieron tres grupos o subpoblaciones. Para determinar la existencia de variación entre subpoblaciones, el dimorfismo sexual y la fecundidad, se midieron caracteres externos, tanto merísticos como cualitativos.

En las tres subpoblaciones se observó un alto grado de dimorfismo sexual. De acuerdo con el análisis discriminante los machos y hembras de las subpoblaciones difirieron en la longitud del fémur, lo cual posiblemente se deba a plasticidad fenotípica. Sin embargo, se concluyó lo siguiente respecto a la no variación de los otros caracteres: que el tiempo que pasaron aisladas las poblaciones no fue suficiente y no hubo diferenciación o, sí hubo diferenciación morfológica pero esta se homogenizó al restaurarse el flujo génico. La fecundidad no presentó diferencias entre subpoblaciones.

2. INTRODUCCIÓN

La península de Baja California se originó por el activo movimiento tectónico del área durante el Cretácico tardío y Terciario temprano (Durham y Allison, 1960). Al final del Terciario hubo un levantamiento regional desigual, quedando la porción oriental de la península más baja que la occidental, propiciando la formación de un protogolfo por la inundación de un mar epicontinental somero o "Golfo Ancestral" (Fermusquía, 1998).

Los datos paleontológicos y estratigráficos indican que antes del Oligoceno tardío hacia el Mioceno tardío (30 – 5 M. a.), la península de Baja California estaba unida al continente (Carreño y Helenes, 2002). Según la evidencia geológica la parte sur de la península (Región del Cabo) se originó de una zona cercana a Jalisco y Nayarit (costa oeste de México) en la mitad del Mioceno hace aproximadamente 14 M. a. (Welsh, 1988). Al comenzar la separación de la misma del continente, ésta fue fragmentada a su vez en una o más islas, en varias ocasiones cuando estaba en formación el golfo (Durham y Allison, 1960).

Lyle y Ness (1991), hacen referencia a varios autores, los cuales han dado diversos modelos para explicar la formación del Golfo de California e incluyen una reconsideración de la misma. Uno de los más aceptados señala que el desplazamiento de la protopenínsula ocurrió mediante una serie de fallas dextrales escalonadas, cuyos representantes actuales forman el Sistema de la Falla de San Andrés que refleja el movimiento de las placas Norteamericana y del Pacífico (Fermusquía, 1998).

Aunque no existen evidencias geológicas, muchos estudios biogeográficos (Savage, 1960; Aguirre et al., 1999 y Riddle et al., 2000b) sugieren que durante el Plioceno tardío (aproximadamente hace 3 Ma), la región de Los Cabos fue separada del resto de la península por un corredor de agua en el Istmo de La Paz (Lawlor et al., 2002), lo cual tuvo lugar a una latitud de 24°N (Riddle et al., 2000a). Sin embargo, no se tienen evidencias geológicas con las cuales sustentar la existencia del corredor de agua a la altura del Istmo de La Paz, únicamente se observa un cambio entre el tipo de sedimentos de la Región del Cabo (sedimentos continentales) y los del Istmo de La Paz (sedimentos marinos), lo cual pudiera indicar el paso del mar por esta zona (Carreño, com. pers.).

Hay diversos argumentos sobre lo sucedido en la región sur de la península. Algunos autores sugieren que el bloque de Los Cabos migró hacia el noreste a través de la falla de La Paz (Anderson, 1971) y que posteriormente este bloque se aisló en su mayor parte (Figura 1a). Otros afirman que esta zona no se separó de una manera total del resto de la península sino que permaneció conectada durante el entero proceso y que esta zona sureña sufrió diversos movimientos verticales que comprendían tanto hundimientos como levantamientos (Figura 1b), los cuales provocaron la formación de una cuenca que desapareció en el Plioceno por medio del levantamiento de la zona y, que actualmente, se encuentra a nivel del mar (Carreño y Helenes, 2002). Fletcher et al. (2000), llaman a esta cuenca, un corredor de agua poco profundo que separó la distribución geográfica de muchas especies y provocó la aparición de dos grandes zonas: una vicariante Región del Cabo y una zona norte que conformaba parte de la península.

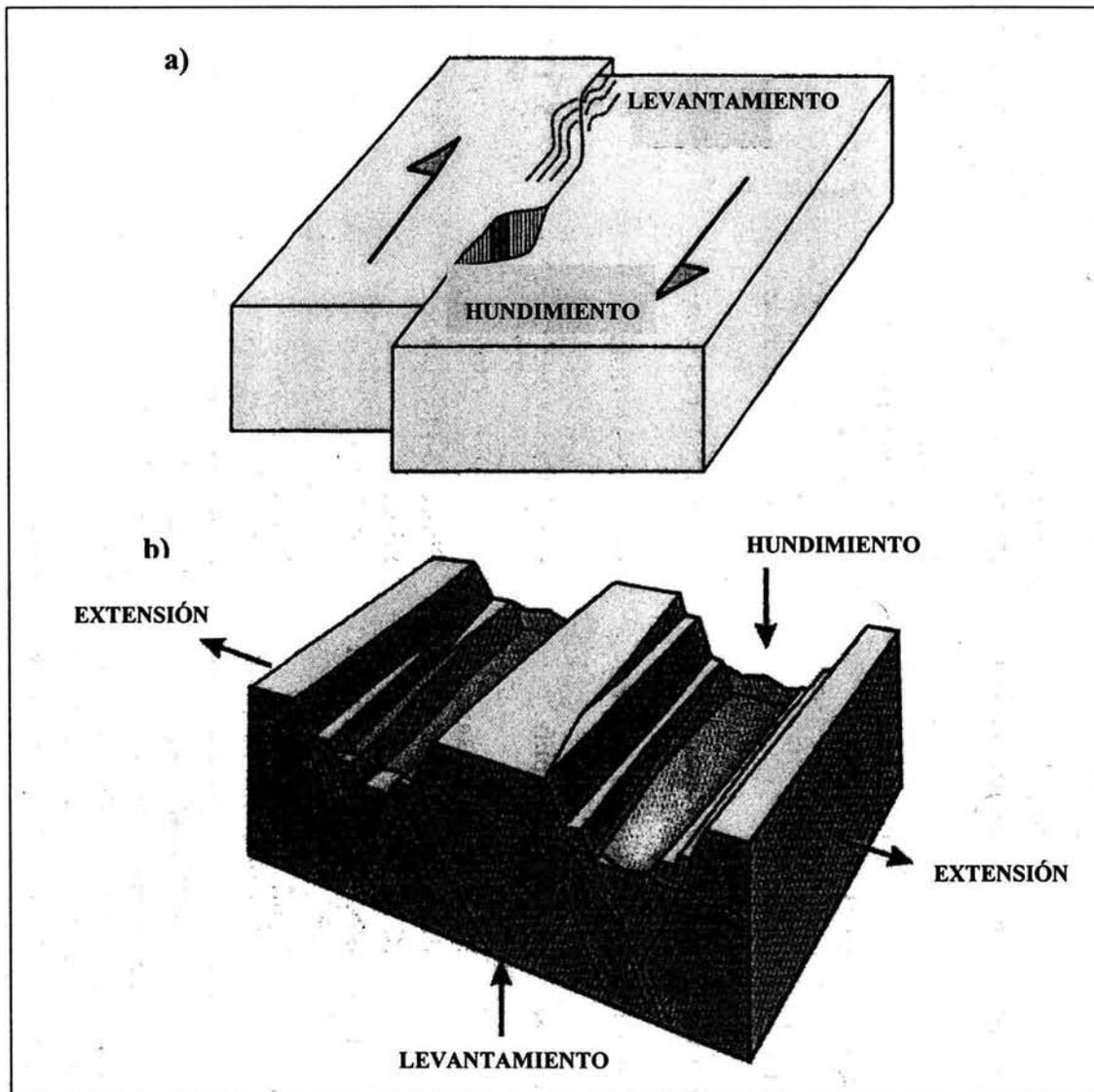


Figura 1. Esquema ilustrando los dos posibles eventos que formaron las islas del Golfo de California, aplicable a lo sucedido en la zona sur de la península. a) Levantamiento por retención y hundimiento por liberación (deslizamiento vertical) y b) levantamiento y hundimiento por movimientos verticales. Tomado y modificado de Carreño y Helenes, 2002.

Sin embargo, las evidencias geológicas y geofísicas parecen indicar que la posibilidad de que la Región del Cabo nunca se separó del resto de la península, es la más viable y que los sedimentos marinos y continentales encontrados en el Istmo de La Paz y Región del Cabo, son coincidentes con el levantamiento de la Sierra Victoria, El Triunfo, La Lagunilla, Los Novillos, entre otras (Helenes y Carreño, 1999).

Otro evento de separación que tuvo lugar aparentemente al mismo tiempo que el del Istmo de La Paz, es el que provocó la ruptura a través del Desierto del Vizcaíno y de las biotas del norte y del sur de la península (Riddle et al., 2000b). Sin embargo, la mayoría de estas zonas anteriormente separadas se han vuelto a unir debido a otros eventos geológicos, lo cual ha provocado que haya diversas zonas de contacto secundario (Fig. 2).

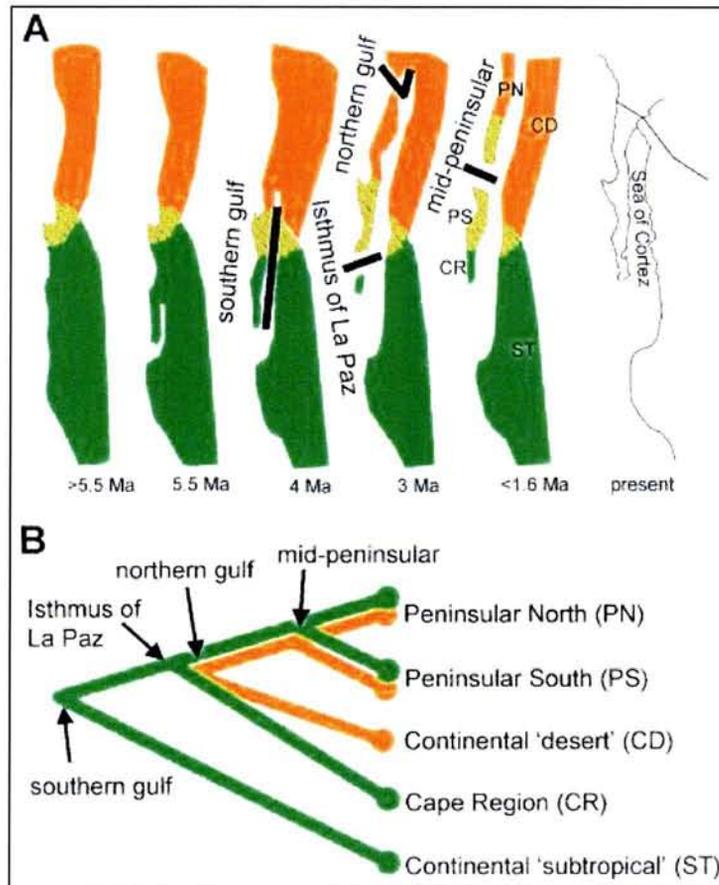


Figura 2. A) Historia geológica de Baja California del Mioceno Tardío al Pleistoceno Medio, indicando las zonas de los eventos de vicarianza ocurridos en el estado entre las biotas de zonas de matorral xerófilo subtropical (verde) y zonas desérticas (naranja). B) Relaciones históricas entre áreas. Tomado de Riddle *et al.* 2000.

Según Lawlor et al. (2002), todos estos sucesos geológicos aunados a las fluctuaciones del nivel del mar durante los ciclos glaciales e interglaciales, provocaron cambios debido a conexiones y desconexiones de territorios insulares. Toda esta dinámica ha tenido un gran efecto en la distribución, evolución y estructura genética de la mayoría de los organismos terrestres de Baja California (Grismer, 2000; Dodd et al., 2002; Murphy y Aguirre, 1983).

En la mayoría de los casos una cantidad considerable de endemismos es típico de cada zona y de cada isla (Savage, 1960). Según Riddle et al (2000b), todos estos eventos de vicarianza crearon las siguientes regiones de endemismo: la península norte, la península sur, la Región del Cabo, los desiertos continentales y la zona subtropical continental.

De manera similar, Zarza (2004), en su estudio con anfibios y reptiles encuentra cinco zonas definidas por la presencia de endemismos: La gran zona de endemismo del norte, la gran zona de endemismo del sur, la zona noroeste, la zona noreste y la zona sur. Sin embargo asegura que las zonas de endemismo del norte de la península no son necesariamente producto de vicarianza, sino que su herpetofauna endémica pudiera tener orígenes diversos.

Por todo lo anteriormente mencionado se considera que tanto la península como las islas que la rodean son grandes laboratorios para evaluar las consecuencias genéticas y anatómicas de los diversos eventos geológicos (Murphy y Aguirre, 1983).

Montanucci (2004), considera de suma importancia el que la península de Baja California pueda presentar diferencias morfológicas graduales o como él las llama: "clinas morfológicas", esto debido a la poca anchura de la misma y a su amplia extensión tanto altitudinal como

latitudinal, lo cual permite el establecimiento de climas Norte-Sur a lo largo de gradientes, vía aislamiento por distancia y probablemente por selección.

Savage (1960) menciona que el origen y evolución de la herpetofauna de la península fueron provocados en su mayor parte por las oscilaciones climáticas del Pleistoceno ya que todos estos eventos culminaron en el aumento de la aridez, depresión general de la temperatura y el incremento en la elevación de montañas. Esto último proveyó de áreas en donde los efectos ecológicos altitudinales permiten la entrada al norte de la península de formas típicas de zonas más frías y húmedas; y por otro, hizo posible la dispersión hacia el sur en la Región del Cabo durante los períodos de temperaturas muy bajas y alta precipitación del Pleistoceno.

El Golfo de California ha actuado como una gran barrera a la dispersión de las especies entre la parte continental y la parte peninsular de la República Mexicana, lo que ha obligado a la mayoría de las especies inmigrantes a llegar a la península a través del norte, rodeando al golfo (Savage, 1960). Schmidt (1922), estableció que el hecho de que existan especies comunes en la Región del Cabo y en la parte sureña del distrito de San Diego (E. U. A.) se debe a que hace tiempo existía un corredor continuo o casi continuo que conectaba a ambas regiones.

La mayor parte de la herpetofauna del Desierto de Sonora presente en Baja California, muestra patrones de distribución y diferenciación con respecto a la insular y a la peninsular, que indica la ocurrencia de una separación de larga duración y una evolución provenientes de un origen vicariante por tectonismo (Welsh, 1988).

3. ANTECEDENTES

Muchos estudios han demostrado que las variaciones en la morfología de los organismos son el resultado principalmente de diferencias genéticas y factores ambientales, o la interacción entre ambas (Dujardin, 1999; Pakkasmaa y Piironen, 2001). Las diferencias genéticas, aunadas al evento del aislamiento reproductivo entre poblaciones pueden provocar adaptación local, la cual se refleja en la morfología, conducta y fisiología, de los organismos (Dujardin, 1999).

Cuando aparece una barrera al flujo génico que subdivide una población, y ocurre un posterior evento de unión de las mismas subdivisiones, se crea una zona de contacto secundario (Zamudio y Savage, 2003). Si las dos poblaciones alopátricas están mucho tiempo separadas, puede suceder que evolucionen independientemente, con o sin contacto secundario posterior (Thorpe, 1985), lo cual puede provocar filogénesis y mostrar patrones de variación geográfica. De igual manera puede suceder que en la zona de contacto secundario las poblaciones separadas al unirse, vuelvan a tener intercambio genético, constituyendo una zona de hibridización en la que los híbridos son comúnmente fértiles y constituyen una clina o zona de intergradación (Bigelow, 1965).

Zamudio y Savage (2003), en un estudio realizado con *Ambystoma maculatum*, identificaron zonas de contacto secundario o de contacto genético entre filogrupos, subespecies o especies de otros vertebrados terrestres de Norteamérica, por lo que sugieren que los mismos cambios climáticos y geológicos influyeron en la distribución de estos organismos. También mencionan que, cuando dos linajes tienen aislamiento reproductivo, hay que las

tasas de diferenciación genética específicas de cada taxón y el tiempo del aislamiento alopátrido.

En algunos casos hay taxa con distribuciones muy amplias y que a nivel morfológico no se encuentra variación, es decir, presentan una diversidad críptica (Riddle et al., 2000b). Para Moritz et al. (2000) una divergencia morfológica tiene que estar inversamente relacionada al flujo génico debido a presiones de selección diferentes en habitats diferentes. Estos autores afirman que los mecanismos evolutivos que promueven una divergencia morfológica o reproductora entre poblaciones aisladas son raramente explícitos. Mencionan que es sumamente necesario integrar la sistemática molecular con análisis de variación fenotípica y aislamiento reproductor para , y en caso de ser posible, con la evidencia geológica o paleoclimatológica.

Estas discontinuidades geológicas en la Región del Cabo han interrumpido el flujo génico entre poblaciones de la zona y esto se confirma al encontrarse grandes discontinuidades genéticas en poblaciones de algunas especies del género *Urosaurus* a lo largo de 1000 Km en la península (Aguirre et al., 1999). Como evidencia de la separación de la zona de la península sur, se ha puesto de ejemplo a la lagartija *Urosaurus nigricaudus* por el alto grado de endemismo en la Región del Cabo (Riddle et al., 2000b).

En Baja California, se han realizado varios estudios para determinar si los pasados eventos de aislamiento y posterior unión tuvieron efecto alguno en la biota de estas zonas de contacto secundario. Estos estudios se han realizado con plantas (Nasson et al., 2002), peces (Durham y Allison, 1960), anfibios (Savage, 1960; Riddle, 2000b), reptiles (Savage, 1960; Seib, 1980;

Welsh, 1988; Grismer, 1994; Radkey et al., 1997; Aguirre et al., 1999; Riddle, 2000b; Montanucci, 2004), aves (Zink et al., 1997; Riddle, 2000b) y mamíferos (Riddle, 2000a y b).

En el caso de las lagartijas de la península, se han encontrado variaciones morfológicas en poblaciones de *Phrynosoma coronatum* (Montanucci, 2004); *Cnemidophorus tigris* y *C. hyperythrus* (Radkey et al., 1997); *Sauromalus obesus*, *S. ater*, *S. hispidus*, *S. varius* y *S. australis* (Petren y Case, 1997); *Uta stansburiana*, *Petrosaurus talassinus* y *Uma notata* (Welsh, 1988); entre otras. Grismer (1994) menciona que, para afirmar que los pasados eventos de vicarianza provocaron los diversos patrones de diferenciación de las lagartijas del género *Petrosaurus* de la península de Baja California, deberían observarse patrones similares en otros linajes. Sin embargo, no hay muchos estudios al respecto.

Urosaurus nigricaudus, presenta variación a lo largo de toda la península y de sus islas. La diferencia más notable es en el número y el grado de quillado de las escamas dorsales medias, aunque también se ven ciertas diferencias en el tamaño de las manchas dorsales, coloración y tamaño de la región gular, entre otras características (Grismer, 2002). Esta variación geográfica provocó que se considerara a las poblaciones del norte de la península como una especie diferente, *U. microscutatus* (Mittleman, 1942).

De acuerdo con el estudio realizado por Aguirre et al. (1999), *Urosaurus nigricaudus* se originó al parecer cuando la Región del Cabo era una isla, lo cual fue confirmado a través de aloenzimas (Man-A). En dicho estudio se encontró que no hay diferencias entre poblaciones de La Paz y San Pedro de la Presa (Baja California Norte) como para afirmar que son especies diferentes y sugieren una sinonimia entre *U. nigricaudus* y *U. microscutatus*. Según una

contribución oral de Wiens (en Aguirre et al., 1999) a 160 Km al Norte del Istmo de La Paz, existe una población intermedia que no es "puramente" *U. nigricaudus* ni *U. microscutatus*. Esta población constituye una transición entre las dos poblaciones que fueron aisladas tectónicamente.

Grismer (1999) menciona que la población de *Urosaurus* que se encuentra 90 Km al norte de La Paz, en la zona de La Presa, es intermedia entre estas dos especies: *U. microscutatus* y *U. nigricaudus*, lo cual concluyó con base en el número de escamas dorsales y su grado de quillado, así como su patrón de color. Por esto menciona que *U. microscutatus* es un sinónimo de *U. nigricaudus*. Wiens (1993) encontró diferencias en la coloración de la gula de los machos y en el tamaño de las escamas dorsales medias en ambas especies, por lo que llegó a la conclusión de que, a pesar de dichas diferencias, eran conespecíficos.

Sin embargo, Lindell (com. pers.) en un estudio con DNA mitocondrial (*m*DNA), encontró que las poblaciones de la Región del Cabo y las del norte de San Agustín eran lo suficientemente diferentes como para hacer la diferenciación entre las especies *U. nigricaudus* y *U. microscutatus*, coincidiendo con los resultados obtenidos con *Cnemidophorus tigris*, por medio de *m*DNA (citocromo b), donde se identificaron diversos clados asociados con el "corredor de agua" del Istmo de La Paz (Radtkey et al., 1997). En el estudio mencionado de Aguirre et al. (1999), las aloenzimas indican la existencia de flujo génico entre las poblaciones de esta zona, lo cual se contrapone con el estudio de Lindell (com. pers.).

4. OBJETIVO GENERAL

Evaluar si existe diferenciación en la morfología y en la fecundidad de tres subpoblaciones de *Urosaurus nigricaudus* distribuidas al norte, al sur y sobre la zona de contacto secundario, según lo establecido por Lindell (com. pers) en su estudio con mtDNA para la misma especie, la cual asoció al posible corredor de agua del Istmo de La Paz. Mediante el presente estudio se esperan obtener resultados que concuerden con los obtenidos por Aguirre et al. (1999) en su estudio con aloenzimas, es decir, se espera no encontrar diferencia alguna entre las tres subpoblaciones de *U. nigricaudus* en el aspecto morfológico posiblemente debido a la restauración del flujo génico entre las subpoblaciones.

5. OBJETIVOS PARTICULARES

- Establecer si existe dimorfismo sexual en cada subpoblación.
- Determinar si existen diferencias morfológicas en hembras y machos entre las tres subpoblaciones designadas de *Urosaurus nigricaudus* de Baja California Sur.
- Establecer si existen diferencias en la fecundidad de las hembras de las tres subpoblaciones.

6. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

El género *Urosaurus* cuenta con ocho especies: *U. auriculatus*, *U. bicarinatus*, *U. clarionensis*, *U. gadovi*, *U. graciosus*, *U. lahtelai*, *U. ornatus* y *U. nigricaudus*, las cuales se distribuyen ampliamente desde el suroeste de Estados Unidos hasta Chiapas, abarcando la costa oeste de México y toda la península de Baja California (Figura 3), exceptuando la zona del Desierto del Vizcaíno, e incluyendo las islas que lo rodean (McPeak, 2000; Grismer, 2002).

Urosaurus nigricaudus (Cope 1864) es una lagartija diurna, endémica de la península de Baja California (Riddle et al., 2000b; Grismer, 2002), que se caracteriza por tener una coloración oscura o negra en la cola, una hilera de franjas cruzadas en cada lado del dorso y algunos trazos en amarillo o café en la nuca, base de la cola y costados (McPeak, 2000). En los machos, las franjas son más oscuras en la zona del cuello y presentan una gula naranja o amarilla y parches azules o verdes iridiscentes en el vientre. Las hembras son generalmente menores en talla, con la garganta amarilla o naranja y sin parches de color en la región ventral (Galina, 1994).

Wiens (1993) en su estudio sobre la filogenia del género *Urosaurus* utilizó caracteres diagnósticos tanto osteológicos como de foliodosis. Con respecto a estos últimos, para *U. nigricaudus* estableció que poseían las escamas frontales fusionadas, dos escamas postrostrales sin contacto entre ellas y cuatro escamas supraoculares, entre otros caracteres.

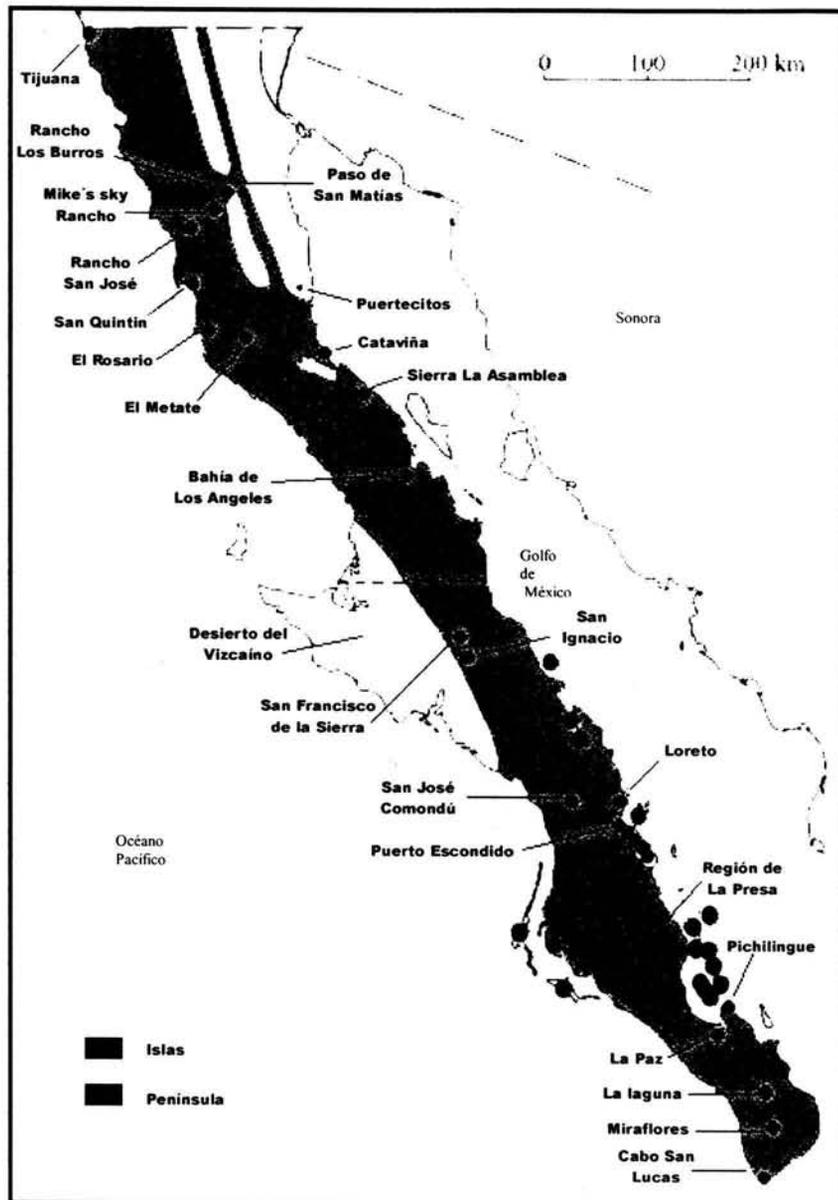


Figura 3. Mapa de distribución de *U. nigricaudus* en la península (azul) y en las islas (rosa). Tomado y modificado de Grismer, 2002.

Estas lagartijas se alimentan de termitas (Asplund, 1967), hormigas, larvas de mariposas, abejas, escarabajos, entre otros pequeños artrópodos (Galina, 1994). En el aspecto reproductivo, de acuerdo con el estudio realizado por Romero et al. (1999) con esta especie en la zona de El Comitán, se observó que los ciclos reproductivos de hembras y machos están sincronizados y ambos sexos alcanzan dos picos de actividad reproductiva; uno durante la primavera (mayo-junio) y el segundo en la última parte del verano (agosto). Los machos tienen un incremento en la longitud de sus testículos en mayo y en agosto. En este mismo estudio se estimó que tienen una puesta promedio de cuatro huevos por hembra y en los machos se presentan dos máximos en cuanto a la masa testicular (en mayo y agosto), lo cual difiere de los machos de las otras especies del género. Sin embargo, la estación reproductora varía de acuerdo con la latitud, ya que en Baja California Norte las hembras están grávidas a principios de abril y en la parte central de la península lo están a mitad de julio (Grismer, 2002).

En un estudio realizado por Levinton y Banta (1964) se estableció que *U. nigricaudus* es más activo sobre el suelo durante el invierno y durante el verano sobre los árboles. Otros autores (Asplund, 1967; Grismer, 2002), también mencionan que es generalista en sus hábitos en la Región del Cabo, Isla Espíritu Santo y en Isla San José. Welsh (1988) encontró que estas lagartijas preferían estar en la vegetación en la zona de San Pedro Mártir.

7. ÁREA DE ESTUDIO

La península de Baja California tiene una gran importancia por ser el área peninsular más grande a nivel mundial, ya que cuenta con aproximadamente 1,287 Km (800 Mi) de longitud; sólo después de la península de Malasia la cual tiene 1,609 Km (1000 Mi) de extensión (Savage, 1960). Sin embargo, es considerada como la península mayormente aislada geográficamente (Grismer, 2002).

Debido a su altitud y a su ubicación entre dos cuerpos de agua muy diferentes entre sí (Océano Pacífico y Golfo de California), la península cuenta con una amplia diversidad de climas (Grismer, 2002) y por lo tanto posee una gran variedad de hábitats y paisajes que comprenden desde bosques tropicales hasta zonas áridas, montañas y valles (Riddle et al., 2000b). La parte sur de la península está constituida por el estado de Baja California Sur. Esta zona del territorio es afectada por los ciclones tropicales, provocando un clima BWw, es decir, semiseco con precipitaciones en verano (García y Falcón, 1980). En cuanto a vegetación, la Región del Cabo posee una gran porción de desierto, una zona de selva baja y bosques de coníferas (Galina, 1994).

Existen diversas sierras con dirección noroeste-suroeste en la península, entre las cuales se pueden mencionar: la Sierra de las Tres Vírgenes, Sierra de Santa Lucia y Sierra La Giganta, Sierra San Lázaro entre otras (Fermusquía, 1998; INEGI, 2004).

8. MÉTODO

8.1 Caracteres métricos

Muchos autores en estudios sobre la morfometría de algunos organismos, proponen analizar a la variable LHC de tal manera que se reduzca el efecto que esta pudiera tener sobre las demás variables. Algunos mencionan que se deben de hacer regresiones utilizando cada variable contra LHC (Lee, 1980; Ortega et al., en revisión); otros autores indican que se debe analizar a la LHC de manera independiente. En el presente estudio primeramente, se comprobó que los datos obtenidos cumplieran con los requerimientos de normalidad y homocedasticidad. Posteriormente, la longitud hocico – cloaca (LHC) fue analizada de manera independiente para evitar una influencia de esta sobre las demás variables, esto se hizo mediante una ANOVA y una prueba *pos hoc* de Tukey para N desiguales.

8.1.1 Dimorfismo sexual.

Se examinó un total de 273 ejemplares de la especie *Urosaurus nigricaudus* recolectados en diversas localidades del estado de Baja California Sur, las cuales fueron localizadas en un mapa (Figura 4), utilizando las coordenadas obtenidas del Sistema Global de Posicionamiento (GPS, por sus siglas en inglés).

Debido a que no se sabía con certeza si se trataba de una sola población o de tres, se decidió considerar a todas las colectas como una sola población. Posteriormente, con base en las coordenadas de los lugares de colecta y en la separación hecha en el estudio de Lindel (com. pers.) según los diferentes haplotipos encontrados, se hicieron tres grupos, los cuales se consideraron para el presente estudio como subpoblaciones. Se estableció que la

subpoblación 1 (S_1) estaba compuesta de hembras y machos que habitaban al sur de la zona de contacto secundario y del supuesto corredor de agua del Istmo de La Paz (sur del Km 75.3), la subpoblación 2 (S_2) la conformaron hembras y machos distribuidos sobre la zona de hibridización, es decir, individuos colectados del Km 75.3 hasta el Km 81.8. Finalmente, la S_3 comprendió a machos y hembras distribuidos la zona norte de la misma zona, la cual abarcó del Km 81.8 hasta la zona sur de Loreto, Baja California Sur.

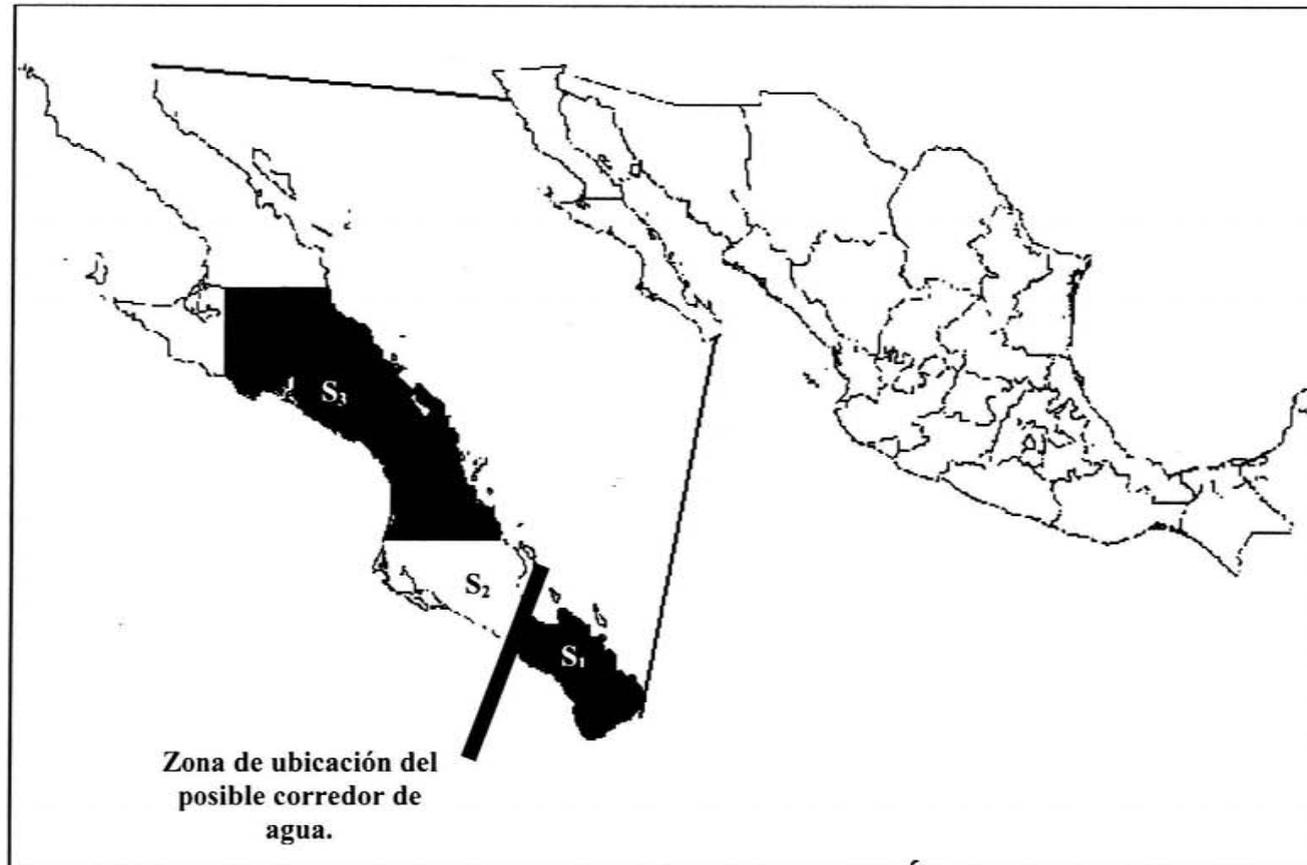


Figura 4. Mapa que indica el lugar de las subpoblaciones asignadas para el presente estudio, de acuerdo con las zonas de los haplotipos encontrados por Lindell (com. pers.).

Posteriormente se analizaron diez caracteres métricos (Cuadro 1), utilizando pruebas de t para determinar la existencia de dimorfismo sexual. Estos análisis se llevaron a cabo de manera independiente para S₁, S₂ y S₃. Aunque en estas pruebas no se incluyó a la LHC, por la razón arriba mencionada, sí se tomó en cuenta de manera independiente para observar si hay dimorfismo en esta variable también.

Cuadro 1. Caracteres métricos analizados en este estudio.

CARACTER	APLICACIÓN DE MEDIDA
1. Largo de la cabeza (LCA).	Tomada desde la punta del hocico hasta el extremo posterior de la escama interparietal (Smith <i>et al.</i> , 1950).
2. Ancho de la cabeza (ACA).	Tomado a lo ancho de la cabeza a la altura de las aberturas de los oídos.
3. Longitud oído derecho-hocico (LODH).	Tomada de la parte anterior de la abertura del oído hasta la punta del hocico.
4. Longitud oído izquierdo-hocico (LOIH).	Mismo procedimiento que el carácter anterior.
5. Longitud del fémur derecho (LFE).	Tomada desde su inserción en la cintura pélvica hasta su unión con la tibia.
6. Longitud de la tibia derecha (LTI).	Tomada desde su unión con el fémur hasta el comienzo del tarso.
7. Longitud del húmero (LHU).	Tomada desde el fin de la clavícula hasta su inserción con el radio y la ulna.
8. Longitud del radio (LRA).	Tomada desde el fin del húmero hasta su inserción con el carpal.
9. Longitud del tronco (LTR).	Tomada desde la inserción posterior de la extremidad anterior hasta la inserción posterior del miembro inferior.

Todas las medidas se tomaron con una precisión de 0.01 mm con la ayuda de un calibrador (Vernier) digital.

Del total de hembras y machos, se eliminaron aquellos que, ya sea por su tamaño o por su estado de preservación, se hizo imposible el examinar estos caracteres.

8.1.2 Diferenciación entre subpoblaciones

Una vez establecido el dimorfismo sexual, se procedió a comparar a las subpoblaciones separadas por sexo. Los datos del Cuadro 1, también se procesaron con un análisis discriminante para datos multivariados.

8.2 Datos merísticos.

8.2.1 Escamación

Se realizó un conteo de dos tipos de escamas (Cuadro 2), los cuales se tomaron mediante la ayuda de un microscopio binocular de disección marca Olympus modelo SZ-CTV.

Cuadro 2. Escamación.

Carácter	SÍMBOLO
Número de escamas dorsales*	NED
Número de escamas mediales de la cabeza**	NEC

* El conteo se empezó desde el margen posterior de la escama interparietal hasta el margen anterior de la primera escama de la cola, siguiendo una línea recta imaginaria.

** Esta zona está marcada con gris en la Figura 5.

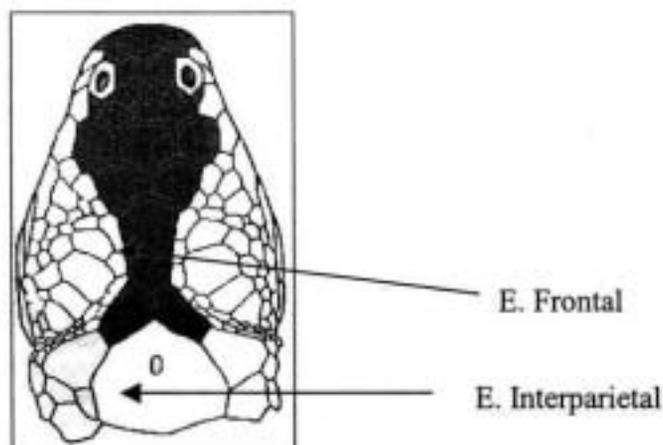


Figura 5. Escamas de la cabeza contadas (zona sombreada). Tomado y modificado de Wiens, 1993.

Para comparar los datos obtenidos del conteo, se aplicaron pruebas de G. Esto se hizo merísticos entre las subpoblaciones, Se hicieron las siguientes combinaciones: hembras de S_1 -machos de S_1 ($\text{♀}S_1\text{-}\text{♂}S_1$), $\text{♀}S_2\text{-}\text{♂}S_2$ y $\text{♀}S_3\text{-}\text{♂}S_3$. Posteriormente se compararon los valores de P entre subpoblaciones. Para estos datos, se tomaron fotografías de algunos individuos que presentaban patrones diferentes en los caracteres diagnósticos analizados para esta especie, con la ayuda de una cámara Olympus Camedia C-3040.

8.2.2 Otros caracteres merísticos.

Se obtuvieron caracteres cualitativos (Cuadro 3), de los cuales únicamente se mencionarán las siguientes características (Wiens, 1993).

Cuadro 3. Variables discretas.

CARÁCTER	ESPECIFICACIÓN
Escama frontal fusionada (EF).	Fusionada
Escamas postrostrales (EP).	Dos postrostrales
Escama interparietal (EI).	Completa

Solo en el caso de los machos se realizaron conteos de poros femorales, los cuales fueron analizados y comparados entre subpoblaciones por medio de pruebas de G (Kachigan, 1986).

8.3. Fecundidad en hembras.

Para evaluar la fecundidad en cada una de las hembras de cada subpoblación, se determinó la condición reproductora a través de la observación macroscópica de las gónadas. Según esto se clasificaron en 3 categorías:

Cuadro 4. Variables analizadas en la fecundidad.

CARÁCTER	SÍMBOLO
Número total de folículos previtelogénicos (menores a 2mm).	NFV-
Número total de folículos vitelogénicos (mayores a 2 mm).	NFV+
Número total de huevos oviductales.	NHO

Posteriormente, se graficó la LHC contra NFV+ y contra NHO, para observar el comportamiento de ambas pendientes, las cuales fueron comparadas estadísticamente mediante las fórmulas de comparación de dos pendientes (Zar, 1999), las cuales son:

$$b_1 = \Sigma x y / \Sigma x^2,$$

$$SS_1 = \Sigma y^2 - (\Sigma x y)^2 / \Sigma x^2,$$

$(s^2 y x) p = (SS_1 + SS_2) / g_1 + g_2$, con g_1 $n-1$ por cada muestra.

$$S_{b_1 b_2} = \sqrt{(S^2 x y / \Sigma x^2_1) + \sqrt{(S^2 x y / \Sigma x^2_2)}},$$

$$t = (b_1 - b_2) / S_{b_1 b_2}$$

Donde:

S = Máximo valor de discrepancia.

b = estimación mínimo cuadrática de cada grupo de datos.

t = valor de t de student.

Esta comparación se realizó con el propósito de observar si las pendientes de estas variables eran significativamente diferentes o no, y en el caso de que fueran similares, reunir los datos de cada ejemplar con NFV+ y NHO en un mismo grupo, con el fin de obtener un N más alto y poder realizar comparaciones de estas variables entre subpoblaciones,

Posteriormente se aplicaron pruebas de G, a NHO y NFV+ ya sea por separado o unidas, dependiendo del resultado obtenido al comparar las dos pendientes.

Todos los análisis estadísticos aplicados a los datos obtenidos, se realizaron utilizando el programa Statistica 6.0 (Statsoft, 1997) y, para el caso de algunos gráficos, se empleó Microsoft Excel 2000 (Microsoft Corporation).

9. RESULTADOS

9.1 Caracteres métricos.

Para analizar la LHC de manera independiente a las otras variables, primeramente se dividieron las tres subpoblaciones en seis, donde 1a corresponde a las hembras de la S₁ y 1b a los machos de la misma, y así sucesivamente. La ANOVA arrojó que todos los 6 grupos son significativamente diferentes entre sí en cuanto a su LHC ($P < 0.05$). Debido a esto la Prueba de Tukey para N desiguales dio las distancias entre grupos (Cuadro 5), lo cual demuestra que las hembras de la S₂ son las que muestran diferencias comparándolas entre los demás grupos.

Cuadro 5. Distancias entre subpoblaciones de acuerdo con su LHC, donde: 1a = hembras de S₁, 1b = machos de S₁, 2a = hembras de S₂, 2b = machos de S₂, 3a = hembras de S₃ y 3b = machos de S₃, (se resaltan en negritas los valores significativos).

	1a	1b	2a	2b	3a	3b
1a						
1b	.089315					
2a	.042778	.000056				
2b	.850046	.999903	.007390			
3a	.028841	.996965	.000029	.997668		
3b	.000021	.015984	.000020	.534890	.000876	

La Figura 4 muestra gráficamente dichas diferencias entre grupos:

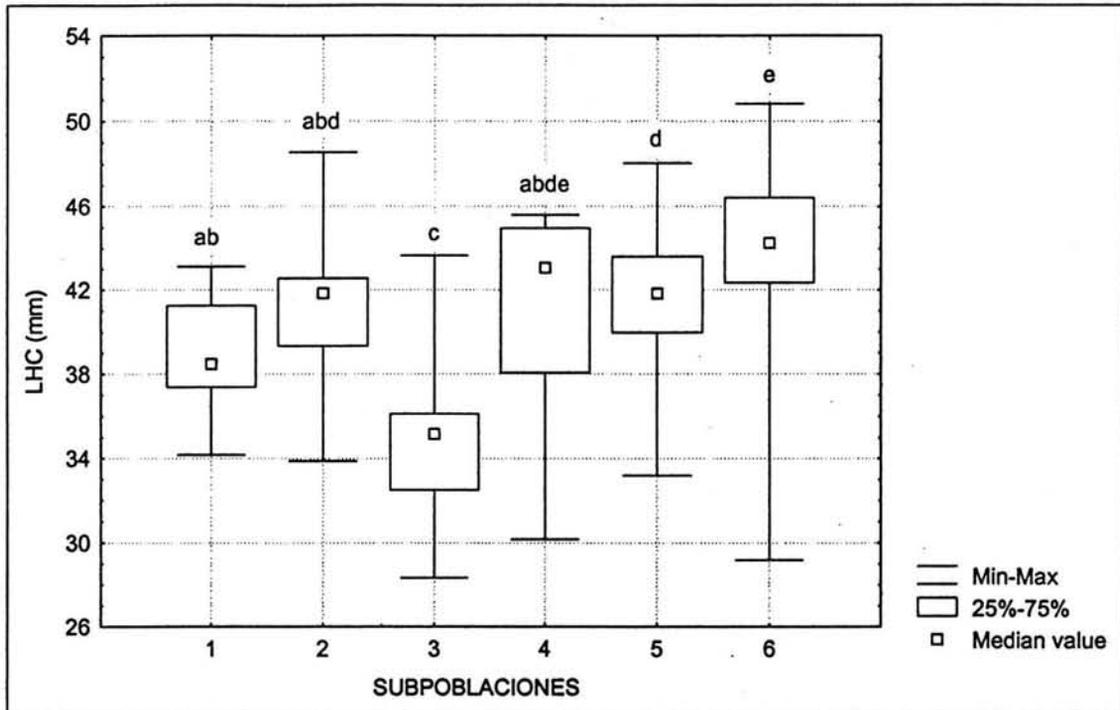


Figura 6. Variación significativa de LHC entre las tres subpoblaciones.

9.1.1 Dimorfismo sexual

Las tres subpoblaciones presentan un alto grado de dimorfismo sexual. En la S_1 (Cuadro 6) los sexos difieren en la mayoría de las variables, exceptuando LHU y LRA. Para S_2 (Cuadro 7) se obtuvieron también las variables LHU y LRA como no indicadoras de diferencias entre sexos, además de la variable LTR. En el caso de S_3 , el dimorfismo sexual se vio expresado en absolutamente todas las variables medidas (Cuadro 8).

Cuadro 6. Valores obtenidos de la prueba de t para S₁.

Variable	Media ♀	Media ♂	Valor de t	Gl	P
ACA	6.359	7.279	6.305	65	0.000
LCA	8.528	9.224	4.770	65	0.000
LOIH	8.314	9.083	5.266	65	0.000
LODH	8.406	9.112	5.272	65	0.000
LFE	8.507	9.696	5.705	65	0.000
LTI	6.894	7.622	3.516	65	0.000
LHU	5.793	6.098	1.668	65	0.100
LRA	4.492	4.750	1.596	65	0.115
LTR	18.071	16.417	2.626	65	0.010

Cuadro 7. Valores obtenidos de la prueba de t para S₂.

Variable	Media ♀	Media ♂	Valor de t	Gl	P
ACA	6.175	7.152	3.996	19	0.000
LCA	8.060	8.842	2.668	19	0.015
LOIH	7.596	8.710	3.234	19	0.004
LODH	7.574	8.710	3.194	19	0.004
LFE	6.979	8.252	2.810	19	0.014
LTI	6.020	7.040	2.461	19	0.023
LHU	5.447	5.643	0.608	19	0.549
LRA	4.348	4.307	0.179	19	0.859
LTR	15.930	16.667	0.781	19	0.444

Cuadro 8. Valores obtenidos de la prueba de t para S₃.

Variable	Media ♀	Media ♂	Valor de t	Gl.	P
ACA	6.730	7.490	6.917	188	0.000
LCA	9.075	9.573	4.655	188	0.000
LOIH	8.847	9.488	5.257	188	0.000
LODH	8.890	9.540	5.810	188	0.000
LFE	9.398	10.561	5.021	188	0.000
LTI	7.310	8.177	5.053	188	0.000
LHU	6.118	6.530	3.565	188	0.001
LRA	4.776	5.079	2.653	188	0.005
LTR	18.930	17.602	3.349	188	0.001

9.1.2 Diferenciación entre subpoblaciones.

Una vez establecido el dimorfismo sexual en las tres subpoblaciones, se realizó el análisis discriminante, el cual indicó que las tres subpoblaciones difieren significativamente entre sí tanto para machos como para hembras (Cuadros 9 y 10).

Cuadro 9. Valores de niveles de P de los tres subpoblaciones de machos, obtenidos del análisis discriminante.

	S ₁	S ₂	S ₃
S ₁			
S ₂	0.000017		
S ₃	0.058461	0.003215	

Cuadro 10. Valores de niveles de P de los tres subpoblaciones de hembras, obtenidos del análisis discriminante.

	S ₁	S ₂	S ₃
S ₁			
S ₂	0.268356		
S ₃	0.001714	0.000000	

La variable que tiene más peso para diferenciar a las tres subpoblaciones es LFE (Cuadros 11 y 12).

Cuadro 11. Resultados arrojados por el análisis discriminante para machos de las tres subpoblaciones.

Variable	Wilks' λ	Valores F (2, 14)	Nivel de P
ACA	0.787	1.500	0.226
LCA	0.774	0.299	0.741
LOIH	0.772	0.141	0.867
LODH	0.776	0.470	0.625
LFE	0.822	4.752	0.010
LTI	0.772	0.117	0.889
LHU	0.781	0.975	0.379
LRA	0.771	0.006	0.993
LTR	0.783	1.116	0.330

Cuadro 12. Resultados arrojados por el análisis discriminante para hembras de las tres subpoblaciones.

Variable	Wilks' λ	Valor de F (2, 13)	Nivel de P
ACA	0.520	1.457	0.237
LCA	0.522	1.673	0.192
LOIH	0.508	0.149	0.861
LODH	0.524	1.960	0.145
LFE	0.539	3.587	0.030
LTI	0.518	1.215	0.300
LHU	0.511	0.504	0.605
LRA	0.508	0.185	0.830
LTR	0.518	1.215	0.300

De acuerdo con los cuadros 9 y 10 y con las Figuras 7 y 8, podemos notar que, en el caso de los machos, la subpoblación que es diferente es la S_2 , ya que es diferente tanto con S_1 como con S_3 . Para el caso de las hembras, la S_3 presenta diferencias con S_1 y S_2 .

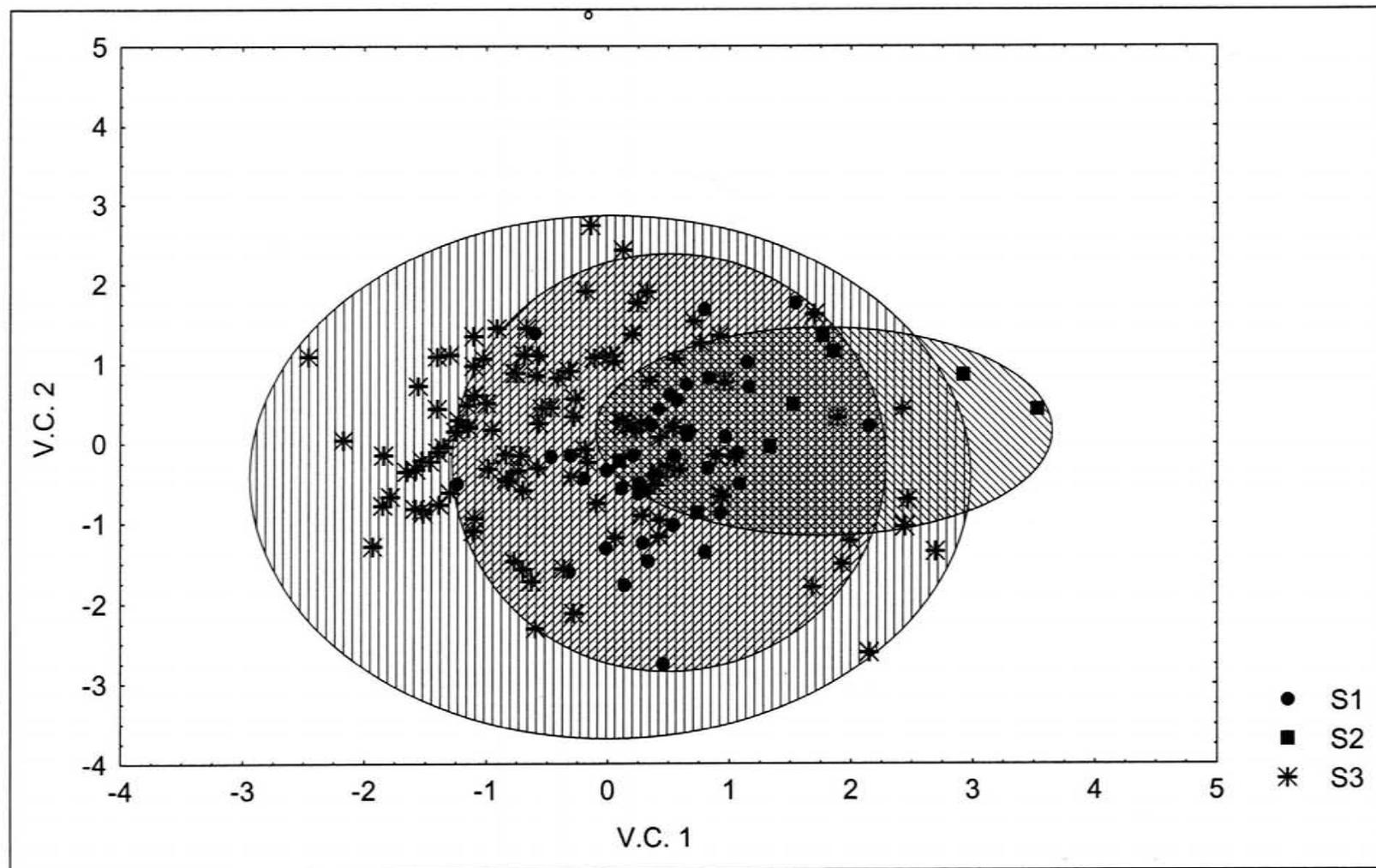


Figura 7. Gráfica de la variable canónica 1 vs la variable canónica 2 para el análisis discriminante con machos de las tres subpoblaciones de *Urosaurus nigricaudus* en el estado de Baja California Sur.

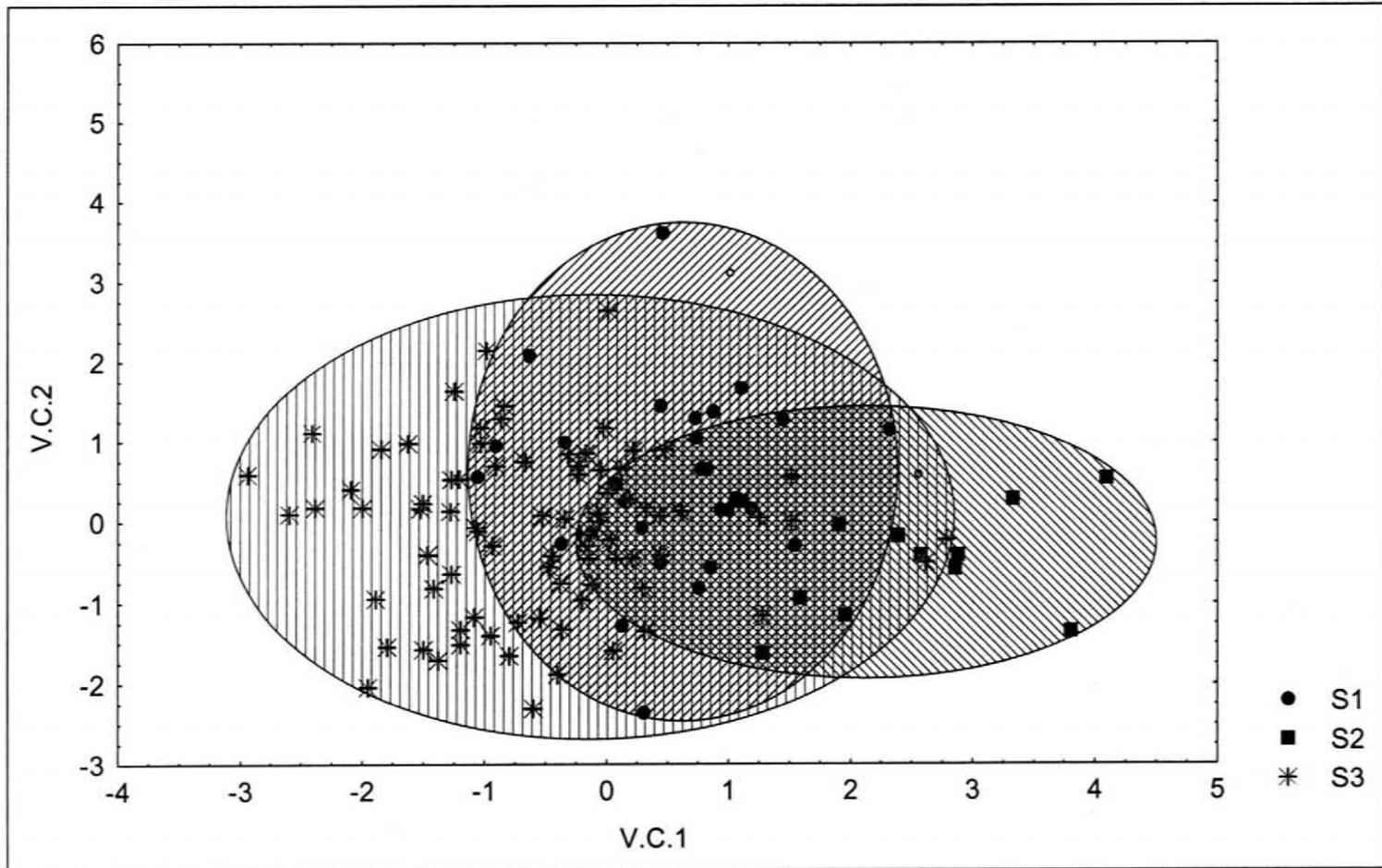


Figura 8. Gráfica de la variable canónica 1 vs la variable canónica 2 para el análisis discriminante con hembras de las tres subpoblaciones de *Urosaurus nigricaudus* en el estado de Baja California Sur.

9.2 Datos merísticos

9.2.1 Escamación

Únicamente se obtuvieron las frecuencias de estos caracteres en individuos (machos y hembras) para ambos grupos. En el caso de los ejemplares que no tenían la escama frontal fusionada (Ver Anexo), en S₁ se encontraron 4 hembras (n = 28) y 7 machos (n = 39) con esta característica, que corresponden al 14.3% y al 17.94%, respectivamente. En S₂, se presentó sólo en 4 hembras de 13 (30.76 %), y sólo en 1 macho de 8 (12.5%). En el caso de S₃, 8 hembras no tuvieron fusión en su escama frontal y en el caso de los machos fueron 9 los que no la presentaron, los cuales constituyen aproximadamente el 9.75% (n = 82) y el 8.41% (n = 107), respectivamente.

Otro carácter analizado, es el hecho de tener dos escamas posrostrales (Wiens, 1993). En este estudio se encontraron pocos individuos que no presentaban esta característica (ver Anexo), sino que presentaban mayor cantidad de estas escamas (EP). En S₁ y en S₂, no se tuvieron individuos con esta característica, pero se encontraron 5 en S₃, de los cuales 2 hembras y 1 macho contaban con EP = 3 y 2 machos con EP = 4.

En cuanto a la escama interparietal, se observó si ésta presentaba alguna fragmentación en la misma (ver Anexo). Los resultados obtenidos según la cantidad de individuos que la presentaba fueron: S₁ = 7 individuos (de los cuales 2 eran hembras y 5 machos), S₂ = 0 individuos y S₃ = 16 individuos (6 hembras y 10 machos).

9.2.2 Otros Caracteres Merísticos

Para analizar la cantidad total de poros femorales en los tres grupos de machos, se realizó la siguiente tabla de frecuencias:

Cuadro 13. Número total de poros femorales (PF) organizados en rangos de clase y el número de individuos que los presentan, de las tres subpoblaciones.

PF	S ₁	S ₂	S ₃
17-18	2	2	2
19-20	11	4	31
21-22	20	1	49
23≥	5	1	32

La prueba de G indicó que no hay diferencias significativas en el número total de poros femorales entre los machos de las tres subpoblaciones ($G = 9.31$, $Gl = 6$ y $P > 0.1$).

Para analizar el número total de escamas dorsales (NED), se compararon hembras y machos de cada subpoblación por separado y posteriormente se compararon los mismos sexos de las tres subpoblaciones. Tanto para la comparación intrasubpoblacional como la intersubpoblacional, no se encontraron diferencias significativas, ya que en todas el valor fue de $P's > 0.05$. Con base en las combinaciones, se aplicó nuevamente la prueba de G, pero esta vez sobre el número total de escamas de la cabeza (NEC). De manera similar a NED, en el análisis de NEC se encontró que inter e intrasubpoblacionalmente, no fueron diferentes ($P's > 0.05$).

en el análisis de NEC se encontró que inter e intrasubpoblacionalmente, no fueron diferentes ($P's > 0.05$).

9.3 Fecundidad en hembras.

Se obtuvieron las frecuencias de las hembras en cada estado reproductor (Cuadro 14).

Cuadro 14. Número de hembras de *Urosaurus nigricaudus* en cada estado reproductivo (A: con folículos menores de 2mm, B: con folículos mayores de 2mm y C: con huevos oviductales), así como los porcentajes equivalentes al total respectivo.

	A	B	C	TOTAL
S ₁	12 (44.4)	12 (44.4)	3 (11.1)	27
S ₂	9 (75)	2 (16.6)	1 (8.3)	12
S ₃	51 (67.1)	14 (18.42)	11 (14.47)	76
TOTAL	72	28	15	115

Observando que la relación entre NHO y NFV+ fue distinta ($t = 2.08$, $GI = 43$ y $P < 0.05$; ver Figura 9) para las hembras de las tres subpoblaciones, consideramos que los datos de estas variables deben analizarse por separado.

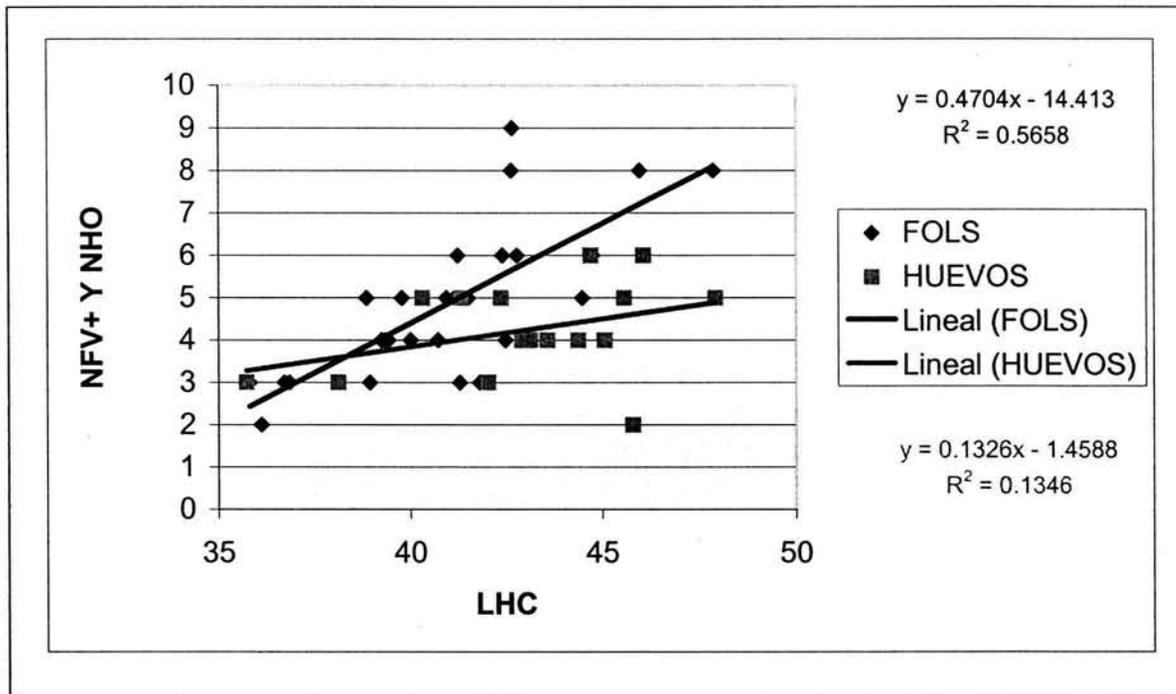


Figura 9. Gráfica que muestra la relación entre LHC Vs NFV+ y LHC Vs NHO.

Se obtuvo el tamaño de la nidada medida según el número de huevos oviductales de cada subpoblación:

Cuadro 15. Tabla de frecuencias del número de huevos oviductales (NHO) en las hembras de cada subpoblación por cada categoría de clase.

NHO	3	2	1
1-3	1	0	2
4-6	2	1	9

De acuerdo con el análisis estadístico para estos datos, las hembras de S_1 y S_3 no son significativamente diferentes en cuanto al número de huevos por nidada ($G = 0.23$, $GI = 1$ y $P > 0.05$). Cabe mencionar que S_2 no se procesó en el análisis por tener una N muy pequeña. Para el caso de NFV+ (Cuadro 16), al igual que sucedió con NHO, se eliminó S_2 para la prueba de G . Los resultados indican que tampoco S_1 y S_3 son significativamente diferentes en cuanto al tamaño de la nidada medida según el número total de folículos mayores a 2 mm ($G = 3.595 E+308$, $GI = 2$ y $P > 0.05$).

Cuadro 16. Tabla de frecuencias del número total de folículos vitelogénicos mayores a 2mm (FV+) en cada subpoblación.

4-8	7	2	4
9-13	3	0	7
14-18	1	0	3

10. DISCUSIÓN

10.1 Caracteres métricos.

10.1.1 Dimorfismo Sexual.

Las tres subpoblaciones tienen un alto grado de dimorfismo con base en las variables métricas. En S_1 , las únicas dos variables que no están diferenciando a los dos sexos, son el LHU y LRA. De manera coincidente S_2 presenta las mismas dos variables no dimórficas, sin embargo, en este caso tampoco hubieron diferencias significativas en el largo del tronco (LTR). Para S_3 , los machos y las hembras fueron significativamente diferentes en todas las variables medidas.

En vista de que también encontramos diferencias en las variables en las que se expresa el dimorfismo entre subpoblaciones, podemos suponer que existen factores a los cuales cada subpoblación responde de manera diferente. Sin embargo, no hay que descartar la posibilidad de una influencia del tamaño de muestra desigual entre subpoblaciones.

Según Herrel et al. (2002), los sexos pueden diferir por presiones de selección natural y selección sexual. Por ejemplo, la tendencia de las hembras de algunas especies de lagartijas que por selección natural pueden aumentar el largo y el ancho del cuerpo, para acomodar el mayor número de huevos. Según los resultados obtenidos en este caso, podemos ver que S_1 y S_3 comparten la característica de tener hembras con mayor longitud de tronco que los machos (ver medias de los Cuadros 6 y 8). Si fuera el caso de que las hembras de estas dos subpoblaciones estuvieran cumpliendo con lo dicho por Herrel et al. (2002), se vería

reflejado en diferencias en el número de huevos en cada hembra (ver sección de fecundidad).

Con respecto a esto, pueden haber más explicaciones. Las hembras de *Morelia spilota* (Pythonidae) crecen más rápido que los machos porque se alimentan de manera más frecuente (Pearson et al., 2002). Aunque debe pensarse que el hecho de tener un cuerpo pequeño puede conferir ciertas ventajas como maduración más rápida y el poder enfocar recursos solamente al aspecto reproductor y no al crecimiento. De acuerdo con Hernández-Gallegos (com. pers.) las hembras de *U. nigricaudus* de la zona de San Agustín (BCS) maduran a edades muy tempranas, cuando alcanzan la talla de 36 mm LHC, aproximadamente (ver sección de fecundidad).

Sin embargo, en todas las variables medidas de las Cuadros 6 a 8, los machos presentaron mayor tamaño que las hembras, de acuerdo a los promedios, es decir, tienen un mayor tamaño total. El que los machos tengan mayores dimensiones en estas variables podría estar relacionado estrechamente con la territorialidad, como en el caso de algunos machos phrynosomatidos, y con la competencia intrasexual por acceso a las hembras (Ortega et al., en revisión). Debido a su territorialidad pudiera ser que existan más peleas entre machos por el acceso a las hembras y por lo tanto, por selección sexual, resultar en un incremento del tamaño en general (King, 1997). Para evaluar este aspecto, sería necesario realizar estudios de conducta para observar si hay competencia entre machos por las hembras y un posible desplazamiento de los más pequeños.

Algunos estudios han mostrado que algunos machos de *Urosaurus ornatus* (Hamilton y Sullivan, en prensa) poseen cabezas y cuerpos largos, lo cual les confiere ventaja en la atracción con las hembras y por lo tanto la selección natural actúa sobre estos rasgos que favorecen la elección de las hembras. Sin embargo, para afirmar que la selección natural o la selección sexual son las que están actuando en estos casos, es necesario realizar estudios específicos para determinar si estas diferencias entre sexos son heredables (King, 1997).

10.1.2 Diferenciación entre subpoblaciones.

El estudio con mtDNA (Lindell, com. pers.) indica una diferencia entre las subpoblaciones del 11.3% distribuidas alrededor de la zona de contacto secundario. Sin embargo, Aguirre et al. (1999) mostraron que la diferenciación entre estas poblaciones con base en DNA nuclear es tan pequeña que dichos autores las consideraron prácticamente iguales, lo cual indica que existe flujo génico entre ellas.

Al encontrar variación en la morfometría de sólo de una variable, LFE, se pudiera pensar que se trata de una respuesta a las condiciones del ambiente, entre otras causas que más adelante se explicarán. De acuerdo con Pakaasma y Piironen (2001), las diferencias morfológicas evolucionan cuando se favorecen habilidades específicas para hábitats específicos. En el caso de las tres subpoblaciones analizadas, no se puede descartar la posibilidad de que la variación entre ellas se deba que el ambiente está favoreciendo cambios en la longitud del fémur, posiblemente por necesidad de adquirir una adaptación al hábitat. Esta aseveración está apoyada con la afirmación de Mittleman (1942), de que todo el género *Urosaurus* presenta una tendencia a diferenciarse localmente. A este respecto, Herrel et al. (2002), en sus

estudios con *Urosaurus ornatus*, indican que a nivel de población pueden presentar diferencias, resultado de la plasticidad fenotípica como respuesta en diferentes hábitats. Estos autores afirman, que la relación estrecha entre las patas y forma del cuerpo, es indicativa de una respuesta adaptativa.

De igual manera deben ser analizados los factores a los que pudieran estar enfrentándose cada subpoblación como la disponibilidad de alimento (Molina et al., 1997), tipo y tamaño de los depredadores, tamaño de la camada (ver sección de fecundidad), etc. Una subpoblación pudiera estar expuesta a depredadores más veloces que las otras dos, por lo que los individuos de ésta podrían haber desarrollado más sus fémures con el objetivo de tener una huida más veloz y evitar ser depredados. Sin embargo, para apoyar o no esto se requiere realizar pruebas experimentales para mostrar que la adecuación es independiente de la abundancia y de las frecuencias de competidores de diferente tamaño.

También la constitución física del hábitat juega un papel muy importante en la plasticidad fenotípica de los organismos. El tener extremidades posteriores largas permite a las lagartijas lograr zancadas más amplias y alcanzar velocidades más altas que si tuviesen las extremidades cortas (Irschick y Bruce, 1999). Según Herrel et al. (2002) las especies que viven en ambientes abiertos se caracterizan por tener fémures más largos y extremidades posteriores más largas con relación a las anteriores. También mencionan que las asociaciones evolutivas entre la morfología y uso del hábitat son generalmente más fuertes para machos, lo cual es importante en la selección sexual.

De los registros de las tres colectas, se obtuvieron pocos datos acerca de hábitat, pero se lograron obtener algunas alturas a la cual estaban perchando los individuos (Hernández-Gallegos, com. pers.). De los 48 registros de la S_3 , se obtuvo un promedio de 106.78 cm de altura de percha, habiendo individuos encontrados en acacias, sobre el suelo, en cactáceas comúnmente llamadas choyas y en rocas. Para la S_1 , el promedio de percha fue de 104.11 cm ($n = 26$ registros) con individuos en acacias, en choyas y sobre el suelo. Para S_2 no se pudo obtener registro alguno. De esta manera, si una de las subpoblaciones estaba en una zona de muchas rocas, será diferente en su morfología de otra que tenga hábitos generalmente trepadores (posiblemente en acacias) o que otra que generalmente sea encontrada en el suelo o áreas abiertas.

También cabe señalar que aunque no existen diferencias notables en el macroclima ya que tiende a ser similar entre sitios con distancias menores a 20 Km (King, 1989), el microclima puede variar si se trata de zonas con diversos tipos de vegetación o si se trata de sitios abiertos. La sombra y humedad debajo de una roca pudiera ser diferente a la brindada por una choya o incluso nula, en el caso de tratarse de individuos que prefieran estar en lugares abiertos. De acuerdo con las distancias entre grupos de machos y hembras de los Cuadros 9 y 10, las 3 subpoblaciones mostraron valores altamente significativos, por lo que se asume que si asociamos estas diferencias al hábitat, podemos decir que las tres subpoblaciones de machos y hembras se encuentran en ambientes muy diferentes entre sí. En concordancia con lo dicho por Herrel et al. (2002) los machos en este estudio también presentan una tendencia a ser mayormente diferentes que las hembras, lo cual puede estar asociado a un aspecto selectivo. Estudios a nivel infraespecífico basados en diferencias morfológicas son

esenciales para describir patrones y explicar procesos evolutivos a pequeña escala en lagartijas (Ortega et al., en revisión).

El aspecto de la influencia de la constitución de microhábitats no es la única explicación que se puede dar a la variación encontrada, sin embargo, hay que analizar en otro sentido, es decir, las posibles causas de la no variación en los demás caracteres. Lindell (com. pers) con el mtDNA muestra una divergencia al norte y al sur del corredor de agua, lo cual pudiera reflejar, al parecer, dispersión solamente de los machos entre las subpoblaciones y no de las hembras, lo cual ha provocado que las subpoblaciones de *U. nigricaudus* de la zona se homogenicen. Analizando nuestros resultados a la luz de estos estudios, podemos proponer dos ideas: 1) las poblaciones implicadas en el aislamiento sí tuvieron una diferenciación morfológica debido al rompimiento en el flujo génico y que debido a su posterior contacto secundario, esta variación desapareció debido al reestablecimiento del flujo entre poblaciones aisladas ó, 2) el tiempo de aislamiento no fue lo suficientemente necesario para que este aislamiento a nivel genético se viera reflejado en el fenotipo, pero sí en el mtDNA el cual tiene altas tasas evolutivas (Kelt y Brown, 2002).

Los estudios con mtDNA son más finos en el sentido que permiten detectar este tipo de aislamiento geográfico, lo cual no sucede con las aloenzimas y con los análisis morfométricos, ya que se trata de técnicas más "gruesas" que no permiten detectar divergencia por fragmentación. Sin embargo, nuestros resultados indican que al no observar un gradiente en las diferencias entre las subpoblaciones, se podría pensar que la zona intermedia no actuó como barrera al flujo génico y por eso hay similitud entre la morfología y de DNA nuclear.

10.2 Datos merísticos

10.2.1 Foliodosis

Se puede observar que, aunque algunos individuos presentan rasgos diferentes a lo establecido para cada uno de los tres caracteres discretos analizados, no se puede ver una tendencia entre las subpoblaciones. Es importante señalar que, en el caso de la segmentación de la escama interparietal, pudiera deberse a fracturas de competencia o sencillamente se a "malformaciones" de incubación, sin embargo, esto no está comprobado para los ejemplares de este estudio.

10.2.2 Otros Caracteres Merísticos

La cantidad total de poros femorales (PF) presentes en los machos de las tres subpoblaciones no fue significativamente diferente como lo mostró la prueba de G ($P > 0.05$). Por esta razón podemos afirmar que esta no es una variable que nos distinga a los tres grupos, es decir, no hay alguna subpoblación con determinado número de PF, sino que para las tres subpoblaciones encontramos números similares. En el caso de los resultados obtenidos por la prueba de G aplicada al número total de escamas dorsales (NED) y la aplicada sobre el número total de escamas de la cabeza (NEC) que tenía cada individuo en cada grupo, se pudo determinar que, al igual que en el caso anterior de PF, no hubo diferencia alguna ni entre sexos de una misma subpoblación ni entre subpoblaciones. De tal manera que estos caracteres no difirieron entre subpoblaciones ni tampoco muestran dimorfismo sexual, por lo tanto, podemos decir que ni PF, NED o NEC, son caracteres que sean afectados por el ambiente como en el caso de LFE.

10.3 Fecundidad en hembras.

Romero *et al.* (1999) registraron para la población de El Comitán, Baja California Sur, una puesta promedio de 4 huevos por hembra. Los resultados obtenidos con las tres subpoblaciones de la península de Baja California concuerdan con esto, sin dejar de recalcar que la N es muy baja y desigual entre las mismas. Al analizar cualitativamente el Cuadro 14 podemos decir solamente que las tres subpoblaciones presentaron una N menor a 15 individuos por estado reproductor, de ahí que no se pueda aplicar una prueba estadística, ya que los resultados no serían confiables. Lo que sí se puede decir es que en los individuos presentes en cada estado reproductor no se presentó variación en el promedio de los huevos. Es decir, de las tres hembras en estado C de S₁, una presentó 3 huevos en los oviductos y 2 presentaron 4. Si comparamos con las hembras de S₂, podemos ver que aunque su intervalo es mayor y hay ejemplares desde 2 hasta 6 huevos, la mayor incidencia la tenemos en hembras con 5 huevos, lo cual es muy similar al promedio de S₁ o inclusive de S₂.

Con base en el tamaño de los huevos, se puede ver que la S₁ presenta individuos con 3 o 4 huevos en total, cuyos tamaños tienen un promedio de 8.1 x 4.7 mm (diámetros mayor y menor, respectivamente). Para S₂ se encontró solo una hembra grávida que poseía tres huevos (2 en el oviducto derecho y 1 en el izquierdo), los cuales tenían en promedio de tamaño 4.9 x 4.0 mm. En S₃ tenemos el n más alto de hembras grávidas (n = 11) y por lo tanto se obtuvieron hembras que poseían desde 2 huevos en total, hasta 6. El promedio de estos es de 6.8 x 4.4 mm. A simple vista se puede observar que S₁ tiene el mayor promedio de tamaño de huevos, pero cabe señalar que S₁ solo cuenta con 3 hembras grávidas de 27 hembras en total y por lo tanto, no se puede establecer que tenga a las hembras con mayor

tamaño de huevos. Lo que sí se puede afirmar es que S_3 sí posee a las hembras con mayor tamaño de huevos ya que se encontraron hembras con huevos de hasta 9.4×5.5 mm.

Sin embargo, por lo anteriormente dicho sobre los tamaños de muestra desiguales, no se puede afirmar si hay diferencias entre las tres subpoblaciones en cuanto a fecundidad. Tampoco si una subpoblación empezó su actividad reproductora antes que otra. Sin embargo, en el caso de S_3 aunque posee a las hembras con mayor tamaño de huevos se puede afirmar, con base en la N obtenida, que el mayor porcentaje de las hembras presentan el estado A y B (44.4% en cada caso). S_2 presenta el 75% del total de sus hembras, en el estado A y S_3 también presenta en el estado reproductor A al mayor porcentaje de hembras (67.1%). Sin embargo, sería necesario tener una muestra mayor de cada zona para poder hacer las comparaciones en circunstancias iguales.

11. CONCLUSIONES

1) Existe un alto grado de dimorfismo sexual en las tres subpoblaciones, posiblemente relacionado con la selección sexual.

2) Se encontraron diferencias morfométricas entre las tres subpoblaciones (para machos y hembras) solamente en la longitud del fémur, lo cual posiblemente es una respuesta a diferencias en microhábitats. Sin embargo, la no diferenciación en los demás caracteres pudiera deberse a lo siguiente: que el tiempo que pasaron aisladas las poblaciones no fue suficiente como para verse reflejado en el fenotipo o, sí existió una diferenciación morfológica pero esta se homogenizó al restaurarse el flujo génico.

3) No se encontraron clinas morfológicas en cuanto a las variables medidas en las tres subpoblaciones.

4) Al parecer, la fecundidad en las hembras no presentó diferencias entre subpoblaciones, sin embargo, no es posible afirmar rotundamente esto, ya que el tamaño de muestra fue muy pequeño en todos los casos.

5) Los resultados obtenidos mediante el presente estudio concuerdan con el previo realizado por Aguirre *et al.* (1999) con aloenzimas, en el cual no se hallaron diferencias entre las mismas subpoblaciones y difieren del realizado por Lindell *et al.* (com. pers) con mtDNA en la misma zona, en el que se encontró variación entre las subpoblaciones y se encontró una zona intermedia en la que hay hibridación.

12. LITERATURA CITADA

Aguirre G., D. Morafka y R. Murphy. 1999. The peninsular archipiélago of Baja California: A thousand kilometers of tree lizard genetics. *Hepertologica* 55(3), 1999, 369-381.

Anderson, D. 1971. The San Andreas Fault. *Scientific American*. 225:58-68.

Asplund K. 1967. Ecology of lizards in the relictual Cape flora, Baja California. *American Midland Naturalist*. 77:462-475.

Atlas Mundial Encarta. 1999. Microsoft Corporation.

Bigelow R. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution* 19:449-458.

Carreño A. y Helenes J. 2002. Geology and ages of the islands. En: *Island Biogeography of the sea of Cortés*. Berkely. University of California Press.

Dodd R, Z. Afzal-Rafii, N. Kashani y J. Budrick. 2002. Land barriers and open oceans: effects on gene diversity and population structure in *Avicennia germinans* L. (*Avicenniaceae*). *Molecular Ecology* (2002) 11, 1327-1338.

Dujardin J. 1999. Introducción a la morfometría con énfasis en Triatominae y Phlebotominae. Eclat. Facultad de Ciencias. Uruguay.

Durham W. y E. Allison. 1960. The geologic history of Baja California and its marine faunas. Symposium: The biogeography of Baja California and adjacent seas. Syst. Zool. No. 9.

Ferrusquía I. 1998. Geología de México. Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología, U. N. A. M.

Fletcher J., B. Kohn, A. Gleadow y D. Foster. 2000. Heterogeneous neogene cooling and exhumation of the Los Cabos Block, southern Baja California: Evidence from fission-track thermochronology. *Geology* 28 : 107 – 110.

Galina P. 1994. Estudio Comparativo de tres especies de lacertilios en un matorral desértico de la región del Cabo, Baja California Sur. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 81pp

García E. Y Z. Falcón. 1980. Nuevo Atlas Pomúa de la República Mexicana. Editorial Pomúa. México D.F.

Grismer L. 1994. The origin and evolution of the peninsular herpetofauna of Baja California, Mexico. *Herpetological Natural History*, 2(1), 1994, pp. 51-106.

Grismer L. 1999. An evolutionary classification of reptiles on islands in the Gulf of California, México. *Herpetologica* , 55(4), 1999, 446-469.

Grismer L. 2000. Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 97, No. 26, pp. 14017-14018.

Grismer L. 2002. *Amphibians and reptiles of Baja California*. University of California Press, USA.

Hamilton P. y B. Sullivan. En prensa. Female mate attraction in ornate tree lizards (*Urosaurus ornatus*): a multivariate analysis. *Animal Behavior*.

Helenes J, y Carreño A. 1999. Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *Jour South American Earth Sciences*. 12 : 589 – 605.

Herrel A., J. Meyers y B. Vanhooydonck. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2002, 77, 149-163.

Irschick D. y J. Bruce. 1999. Comparative three-dimensional kinematics of the hind limb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *The Journal of Experimental Biology*. 202, 1047-1065 (1999).

Irwin D. 2002. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution*, 56(12), 2002, pp. 2383-2394.

Kachigan S. 1986. *Statistical Analysis: An interdisciplinary introduction to univariate and multivariate methods*. Radius Press. U.S.A.

Kelt D. y J. Brown. 2002. *Species analysis in ecology and biogeography: are the blind leading the blind?* *Global Ecology and Biogeography*. 2002 (9) : 213 – 217.

King R. 1989. *Body size variation among island and mainland snake populations*. *Herpetologica*, 45(1), 1989, 84-88.

Lawlor T., D. Hafner, P. Stapp, B. Riddle y S. Álvarez. 2002. *The Mammals*. En: *Island Biogeography of the sea of Cortés*. Berkely. University of California Press.

Lee J. 1980. *Variation and systematics of the Anolis sericeus complex (Sauria : Iguanidae)*. *Copeia* 1980 (2), pp. 310-320.

Levinton A. Y B. Banta. 1964. *Midwinter reconnaissance of the herpetofauna of the Cape Region of Baja California, México*. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. Vol.30, No. 7, pp. 127-156.

Lyle M. y G. Ness. 1991. *The opening of the southern Gulf of California*. En: *The gulf and peninsular province of the Californias*. The American Association of Petroleum Geologists.

McPeak R. H. 2000. *Amphibians and reptiles of Baja California*. Sea challenger Publication. USA

Microsoft Excel. 2000. Microsoft Corporation.

Mittleman M. 1942. A summary of the iguanid genus *Urosaurus*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College. Vol. XCI, No.2

Molina M., M. Padrón y M. Alfonso. 1997. Intrapopulation variability in morphology, coloration, and body size in two races of the lacertid lizard, *Gallotia galloti*. Journal of Herpetology, 31, 499-507, 1997.

Montanucci R. 2004. Geographic variation in *Phrynosoma coronatum* (Lacertilia, Phrynosomatidae): Further evidence for a peninsular archipelago. Herpetologica 60(1), 2004, 117-139.

Moritz C., J. Patton, C. Schneider y T. Smith. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2000. 31:533-63.

Murphy R.W. y G. Aguirre-León. 1983. The Nonavian Reptiles. Origins and Evolution. En: Island Biogeography of the sea of Cortés. Berkely. University of California Press.

Nasson J., L. Hamrick y T. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a sonoran desert columnar cactus. Evolution, 56 (11), 2002, pp. 2214-2226.

Ortega A., V. Páez y B. Bock. Variación en características morfométricas y de escamación a nivel intra e interpoblacional en *Anolis marianum* (Squamata: Polychrotidae). Journal of Herpetology. En evaluación.

Pakkasmaa S. y J. Piironen. 2001. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. Biological Journal of the Linnean Society (2001), 72: 231-239.

Pearson D., R. Shine y A. Williams. 2002. Geographic variation in sexual dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). Oecologia (2002) 131:418-426.

Petren K. y T. Case. 1997. A phylogenetic analysis of body size evolution and biogeography in chuckwallas (*Sauromalus*) and other iguanines. Evolution 51 (1), 1997, pp. 206-219.

Radtkey R., S. Fallon y T. Case. 1997. Character displacement in some *Cnemidophorus* lizards revisited: A phylogenetic analysis. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. 94, pp. 9740-9745.

Riddle B. D. Hafner y Alexander L. 2000a. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. Molecular Phylogenetics and Evolution Vol.17, No. 2, November, pp.161-172,2000.

Riddle B. D. Hafner y Jaeger R. 2000b. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular Desert Biota. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Diciembre, 2000, Vol. 97 (26).

Romero H., A. Ortega y M. Acevedo. 1999. Reproductive characteristics of the black-tailed brush lizard, *Urosaurus nigricaudus* (Phrynosomatidae). *Revista de Biología Tropical*, Vol. 47, No. 4. Diciembre.

Savage J. 1960. Evolution of a Peninsular Herpetofauna. *Systematic Zoology* (1960), 9:184-212.

Schmidt K.P. 1922. The amphibians and reptiles of Lower California and the neighboring islands. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. No. 46:607-707.

Seib R. 1980. Baja California: A peninsula for rodents but not for reptiles. *Am. Nat.* 1980. Vol. 115, pp. 613-620.

Smith H. Y E. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. United States National Museum. Bulletin 199. Smithsonian Institution. Washington, D.C.

Statistica 6.0 1997. Statsoft.

Thorpe R. 1985. Clines: character number and the multivariate analysis of simple patterns of geographic variation. *Biological Journal of the Linnean Society* (1985), 26:201-214.

Welsh H. Jr. 1988. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Sierra San Pedro Mártir Region, Baja California, with a contribution to the biogeography of the Baja California herpetofauna. Proceedings of the California Academy of Sciences. Vol. 46, No. 1, pp. 1-72.

Wiens J. 1993. Phylogenetic systematics of the tree lizards (Genus *Urosaurus*). Herpetologica 49(4), 1993:399-420.

Zamudio K. y W. Savage. 2003. Historical isolation, range expansion and secondary contact of two highly divergent mitochondrial lineages in spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*). Evolution, 57(7), pp. 1631-1652.

Zar J. 1999. Bioestatistical Analysis. Prentice Hall. U.S.A.

Zarza E. 2004. Regionalización de la península de Baja California basada en la distribución de anfibios y reptiles. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.

Zink R., R. Blackwell y O. Rojas-Soto. 1997. Species limit in the Le Conte's Thrasher. The Condor 99:132-138.

Sitio Web:

<http://www.inegi.gob.mx>

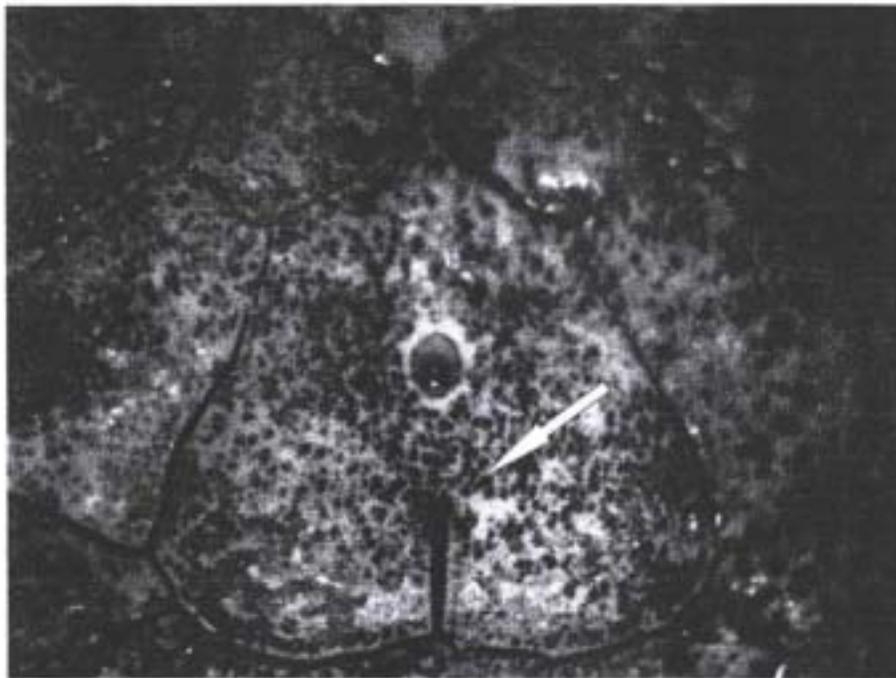


Figura 10. Escama Interparietal segmentada.

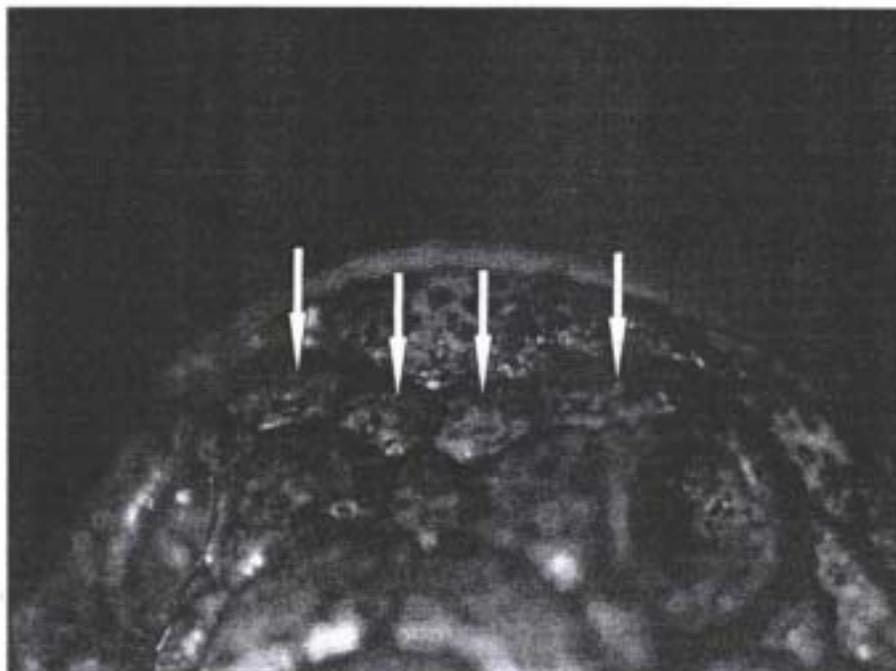


Figura 11. Cuatro escamas postrostrales

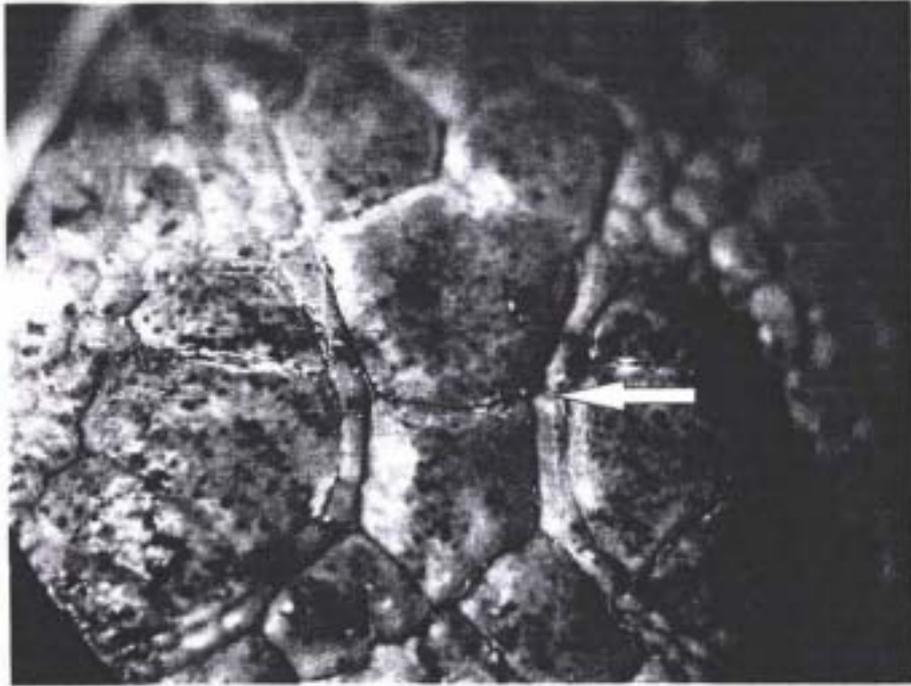


Figura 12. Escama frontal sin fusionar.

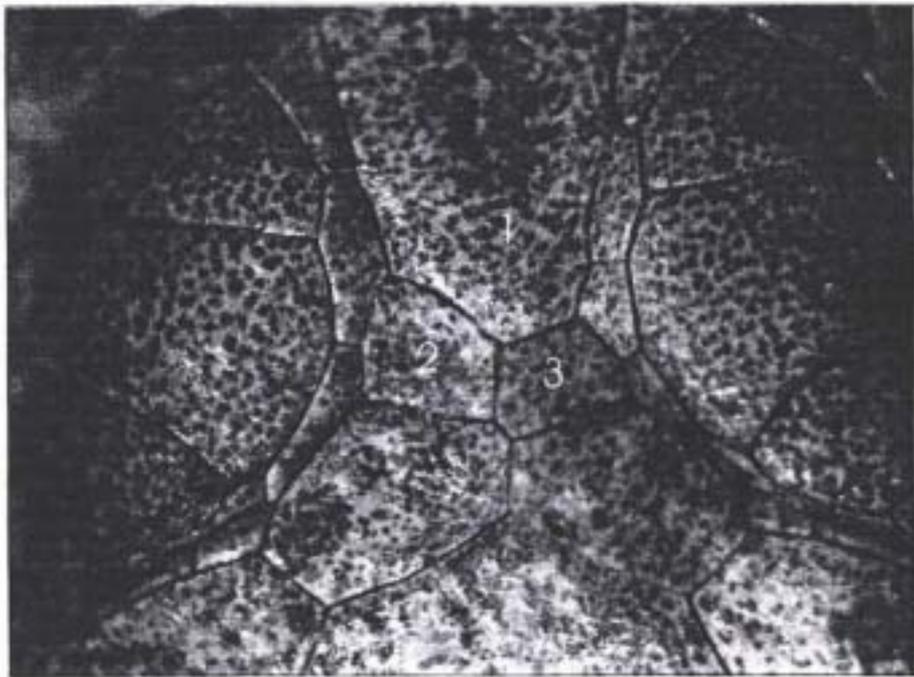


Figura 13. Escama frontal dividida en tres secciones.



Figura 14. Patrón 'extraño' en escama frontal.



Figura 15. Patrón 'extraño' en las escamas de la cabeza.



Figura 16. Patron 'desordenado' en las escamas de la cabeza.