

Múltiples colores en lagartijas: polimorfismo en color ¿qué es y cómo se mantiene?



Dr. Aaron García-Rosales

Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

Dr. César A. Díaz-Marín

Dr. Aurelio Ramírez-Bautista

Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Resumen.

Muchas especies de lagartijas que viven en una misma población, pueden mostrar diferentes colores en una misma región del cuerpo. En biología, a este fenómeno se le conoce como polimorfismo en coloración, fenómeno que si bien no es muy común en la naturaleza, tampoco es tan raro. En esta revisión, se describen algunos procesos que contribuyen al mantenimiento y evolución del polimorfismo en color; así como algunos de los estudios más representativos realizados con diferentes especies de lagartijas.

Palabras clave: Morfos de color, competitividad, estrategias de reproducción, agresividad.

Abstract.

Many species of lizards that live in the same population can show different colors in the same region of the body. In biology, this phenomenon is known as coloration polymorphism, a phenomenon that, although not very common in nature, is not that rare either. In this review, some processes that contribute to the maintenance and evolution of color polymorphism are described; as well as some of the most representative studies carried out with different species of lizards.

Keywords: Color morphs, competitiveness, reproduction strategies, aggressiveness.

Introducción

En la naturaleza, existen especies de animales donde los individuos de una misma población (individuos de la misma especie que viven en un lugar particular), muestran diferentes colores en una misma regione del cuerpo. En biología, este

fenómeno natural es denominado polimorfismo en coloración, ya que hace referencia a la presencia de múltiples individuos de diferente color y que pertenecen a una misma especie (Fig. 1). A cada uno de estos individuos o grupo de individuos que presentan un mismo tipo de color en una cierta región corporal, se le denomina “morfo” o “morfo de color”. Algunos estudios con lagartijas han documentado que estos morfos de color podrían utilizar diferentes estrategias para alcanzar el éxito reproductor (Taborsky et al., 2008), es decir, dependiendo de ciertos atributos morfológicos y fisiológicos presentes en cada morfo de color, los más fuertes y/o competitivos pelearan por conseguir recursos (alimento, hembras, escondites, entre otros), mientras que aquellos morfos que no son tan fuertes y/o competitivos, generalmente buscan como robarle el recurso a los morfos más fuertes y/o competitivos. Estas diferentes formas o estrategias para alcanzar el éxito reproductor entre los múltiples morfos de color, puede mejorar el potencial reproductivo de un cierto morfo de color, y dar como resultado una desigualdad en la retención de los recursos (territorios y alimentos de mejor calidad, un mayor número de hembras, entre otros), y por lo tanto, una dominancia relativa de cierto morfo de color sobre los demás (Sinervo y Lively, 1996; Lattanzio y Miles, 2016). Sin embargo, para que el polimorfismo en color se mantenga, se requiere que cada morfo de color tenga un potencial reproductivo similar en un periodo amplio de tiempo (Lattanzio y Miles, 2016); es decir, que cada morfo de color produzca el mismo número de crías y que estas tengan la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse en comparación con las crías de los demás morfos de color.

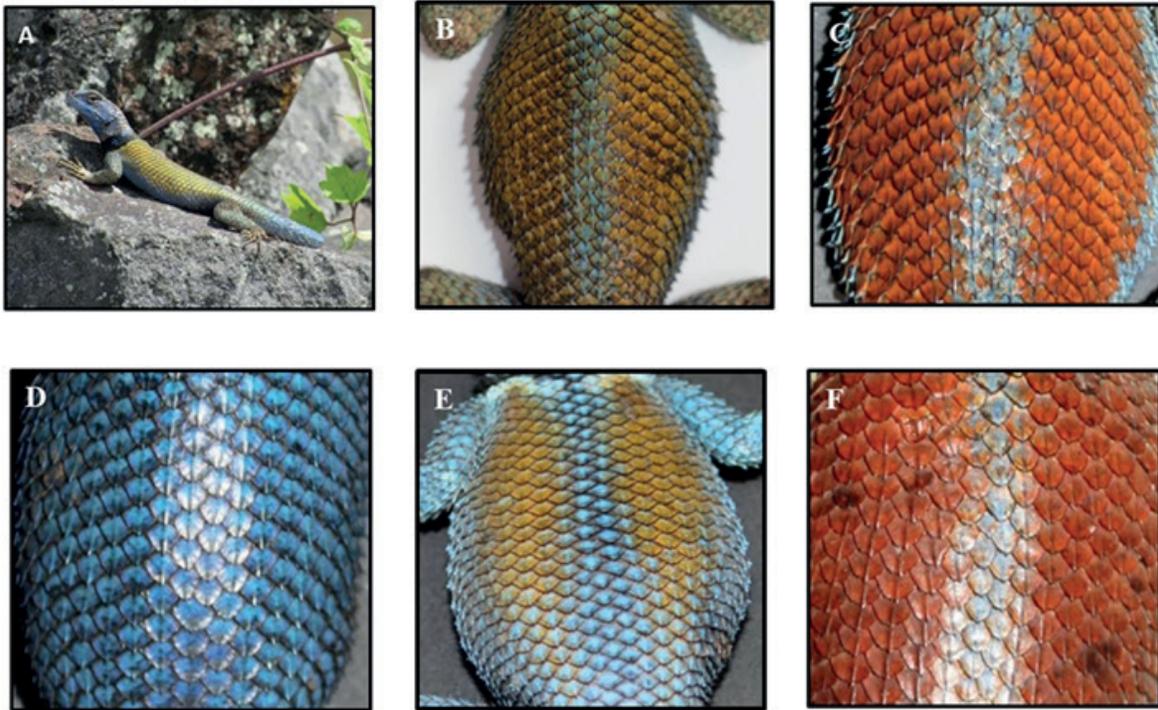


Figura 1. En la lagartija *Sceloporus minor* (A), el polimorfismo en coloración se observa en la región dorsal de los machos. En esta especie, no todos los morfos de color se encuentran presentes en todas las localidades. B y C machos de la localidad de El Enzuelado, D-F, machos de la localidad de La Manzana. Ambas localidades se encuentran en el estado de Hidalgo. Fotos de Aaron García-Rosales.

¿Cómo se mantienen los múltiples colores en una misma población?

Diferentes procesos pueden contribuir al mantenimiento y evolución del polimorfismo en color de una especie, tal como la selección apostática, selección disruptiva, selección sexual, y divergencia de nicho (Sinervo y Lively, 1996; Galeotti et al., 2003; Lattanzio y Miles, 2016), los cuales se explican a continuación:

- La selección apostática o selección dependiente de la frecuencia hace referencia a que los depredadores consumirán con mayor frecuencia a los morfos de color más abundantes en la población, en comparación con los morfos de color menos abundantes. Cuando el morfo abundante es consumido con mayor frecuencia, se convertirá en un morfo raro, y el morfo raro que casi no fue consumido, ahora se convertirá en un morfo abundante, y de esta forma se forman ciclos con repetición continua (Sinervo y Lively, 1996; Gray y McKinnon, 2007). De esta manera, la supervivencia y éxito reproductivo de un morfo de color depende de la frecuencia de ocurrencia de los demás morfos de color presentes en la misma población.
- La selección disruptiva es un tipo de selección natural en el que se favorece a los individuos que muestran carac-

terísticas sobresalientes y opuestas (p. ej. individuos con coloraciones brillantes y otros individuos con coloraciones opacas). Es decir, si en una población se observan individuos con diferente grado de variación en un rasgo corporal, la selección favorecerá a los que muestran rasgos corporales de los extremos de una distribución determinada, y así por lo menos dos morfos serían favorecidos (Galeotti et al., 2003; Gray y McKinnon, 2007).

- La selección intra-sexual es un tipo de selección natural en el que la hembra elige con que macho se apareará. Por lo que los machos muestran ciertos rasgos que pueden ser atractivos para las hembras (en el caso de las lagartijas generalmente son los patrones de color), y que influyen en la selección y preferencia de un macho sobre otros pretendientes de la hembra. Así, el polimorfismo en color se mantiene en una población si existe una preferencia de las hembras por un morfo de color con ciertas características. En este caso, los patrones de coloración funcionan como un sistema de señalización ya que indican la capacidad de sobrevivir, de encontrar pareja, y de producir descendientes (Galeotti et al., 2003).
- La divergencia de nicho hace referencia a que los individuos de una población utilizan diferentes recursos y condiciones del ambiente (alimento, refugio, espacio, entre otros), es decir, los diferentes individuos pueden consumir distintos tipos de presas, utilizar diferentes refugios, buscar alimento en diferentes horas del día, entre otros. De esta manera, se evita una competencia fuerte por un mismo

recurso y todos los individuos pueden coexistir en la misma población. Por lo tanto, el polimorfismo en color se puede mantener si los diferentes morfos de color explotan diferentes recursos del ambiente (Lattanzio y Miles, 2016; Scali et al., 2016).

Algunos ejemplos

El caso más estudiado con una especie de lagartija polimórfica es el de *Uta stansburiana* (lagartija de costado manchado), en el que el polimorfismo en color se mantiene por selección dependiente de la frecuencia (Sinervo y Lively, 1996). Los machos de esta lagartija, exhiben diferente coloración en la garganta, por lo que los morfos de color se pueden clasificar en naranja, azul, y amarillo. Los machos naranjas son considerados como ultradominantes, porque presentan mayores niveles de testosterona (hormona relacionada con la agresividad y actividad) en relación con los otros dos morfos de color, lo que a su vez se asocia a una conducta territorial (defienden un área en específico), así como con una mayor actividad y resistencia física. Este patrón de conducta les permite defender grandes o mejores territorios que contienen varias hembras y, constantemente, tratan de usurpar el territorio y hembras de otros machos de diferente color (Sinervo y Lively, 1996; Sinervo et al., 2000). Los machos azules (dominantes) defienden territorios pequeños, lo que les permite vigilar y controlar mejor a sus hembras; este morfo muestra niveles más bajos de testosterona que los machos naranjas, pero mayores niveles de esta hormona que los machos amarillos. Por otro lado, los machos amarillos no son territoriales, por lo que varios individuos pueden coexistir en una sola área sin agredirse, y se distribuyen a lo largo de los territorios

de otros machos con morfos anaranjados y azules para aparearse con las hembras de éstos, sin llamar la atención de los residentes debido a que su morfología y coloración tiende a ser similar a la de las hembras (Sinervo y Lively, 1996; Sinervo et al., 2000). Este conjunto de comportamientos se pueden ver como una analogía del juego de “piedra, papel, o tijeras” (Sinervo y Lively, 1996), debido a que la ventaja de los machos naranjas (piedra) disminuye al tener grandes territorios que les impiden resguardar a todas sus hembras, oportunidad que es aprovechada por los machos amarillos (papel) para aumentar su éxito reproductor apareándose con sus hembras, misma que disminuye cuando la ventaja de los machos azules (tijera) aumenta, ya que al tener un territorio pequeño, son más efectivos en el resguardo de las hembras en contra de los machos amarillos, pero es ineficiente en contra del morfo naranja (piedra), teniendo éste nuevamente la ventaja sobre los azules (tijera) (Sinervo y Lively, 1996; Sinervo et al., 2000). En otras palabras, la estrategia del morfo naranja le gana a la del morfo azul, y la de este último le gana a la del morfo amarillo y, a su vez, la estrategia del morfo amarillo le gana a la del morfo naranja. De esta manera, la frecuencia de los morfos cambia con el tiempo, formando un ciclo que permite mantener estable el polimorfismo en la población.

Por otra parte, Scali et al. (2016) propone que el polimorfismo en la lagartija roquera *Podarcis muralis* (morfos con gargantas de color blanco, rojo, y amarillo), podría mantenerse por divergencia de nicho alimentario (dietas diferentes), ya que ellos analizaron los hábitos alimentarios de seis poblaciones de esta especie para evaluar si los morfos de color difie-

ren en el tipo de presas que consumen. Estos autores encontraron que la dieta es diferente entre los morfos, registrando una mayor similitud entre la dieta de los morfos blancos y los rojos, una menor similitud entre los morfos blancos y amarillos, y una similitud prácticamente nula (dieta diferente) entre los machos rojos y amarillos. Además, observaron que los morfos tienen afinidad o preferencia por consumir algún tipo de presa que los otros morfos no consumen. Por lo tanto, los autores proponen que los morfos de color de esta especie de lagartija han evolucionado con una preferencia específica por cierto tipo de presa, y que solo se comparte parcialmente con otros morfos, así que esta segregación de nicho trófico reduciría la competencia por el alimento, promoviendo así su coexistencia en la misma localidad (Scali et al., 2016).

De manera similar, Lattanzio y Miles (2016) sugieren que el polimorfismo en una población se puede mantener si los morfos son capaces de explotar un mismo recurso (p. ej. alimento, refugio, entre otros) pero en diferente grado (divergencia intraespecífica de nicho). Para esto, los autores analizaron la dieta y uso del espacio en la lagartija polimórfica *Urosaurus ornatus* (lagartija de árbol norteña; Fig. 2), y encontraron una especialización en el consumo de presas para cada morfo, lo que sustenta la hipótesis de divergencia intraespecífica de nicho trófico. Esta divergencia podría estar asociada con la morfología mandibular de cada morfo, ya que el morfo azul tiene una mandíbula más grande que en el morfo amarillo y, este a su vez, tiene una mandíbula más grande que la del morfo naranja (Lattanzio y Miles, 2016). Esto podría ser una limitante para el consumo de ciertas presas, ya que

se ha observado que en otras especies de lagartijas, los individuos más grandes o con mandíbulas amplias comen presas más grandes y duras en comparación con individuos de menor tamaño o con mandíbulas estrechas. Además, existe evidencia de que los diferentes morfos de color de esta especie tienen una afinidad por ciertas condiciones ambientales, por ejemplo, el morfo azul prefiere condiciones húme-

das y frías, mientras que el morfo naranja sea asocia con condiciones más estacionales, y el morfo amarillo prefiere condiciones secas y cálidas (Lattanzio, 2022). Por lo tanto, al preferir y distribuirse en condiciones ambientales diferentes dentro de la misma área de distribución, los morfos de color estarían expuestos a diferentes tipos de presas, ocasionando que sus dietas tiendan a ser más diferentes entre sí.

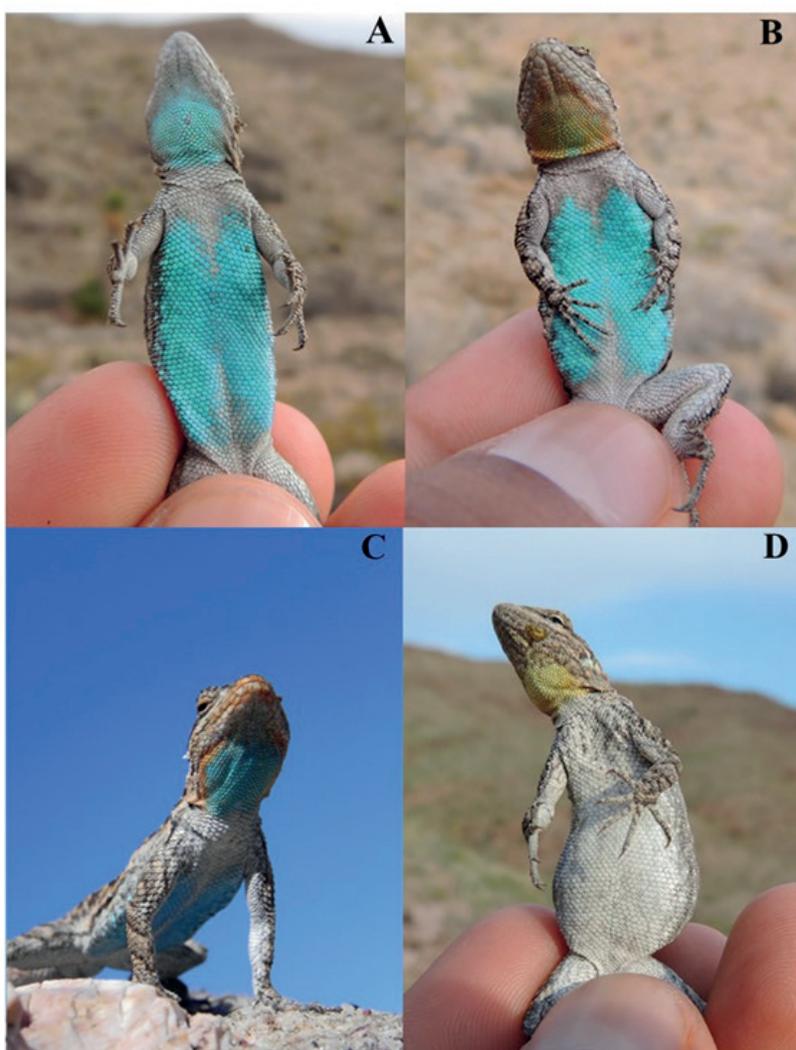


Figura 2. Polimorfismo en la coloración de la garganta de Urosaurus ornatus de la estación de investigación “Indio Mountains” en Texas, USA. A = macho morfo azul, B = macho morfo amarillo, C = macho morfo naranja-azul y D = hembra morfo amarillo. En esta especie solo los machos presentan parches ventrales azules. Fotos de Vicente Mata-Silva.

Consecuencias de polimorfismo en color

Independientemente del proceso que este manteniendo el polimorfismo, las diferencias entre morfos de una especie y/o población polimórfica puede ocasionar que, en algún momento, los individuos no sean capaces de reproducirse entre ellos (aislamiento reproductor) y con esto iniciar el proceso para generar nuevas especies (especiación). Esto es más probable en especies polimórficas con amplio rango de distribución, en las que las poblaciones estén sometidas a diferentes presiones ambientales (variación en la temperatura, precipitación, alimento, etc.) que promueven variación entre ellas en la diversidad de morfos de color, hasta el punto en el que se dé un aislamiento reproductivo (McLean et al., 2014). Es decir, esta población con nuevos rasgos puede

volverse reproductivamente incompatible con las demás poblaciones y, en consecuencia, iniciaría un proceso de especiación (McLean et al., 2014).

Un ejemplo de esto se puede observar en el trabajo publicado por Bastiaans et al. (2014), quienes evaluaron experimentalmente el comportamiento reproductivo de dos poblaciones de la lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus*, en la que el polimorfismo en el color está determinado por la coloración de la garganta (Fig. 3). Específicamente, los autores realizaron comparaciones de la preferencia de las hembras hacia machos de su misma población y machos de diferente población. Los resultados mostraron que las hembras rechazaron con mayor frecuencia a los machos de la población diferente y este rechazo fue más notorio cuando los machos utili-

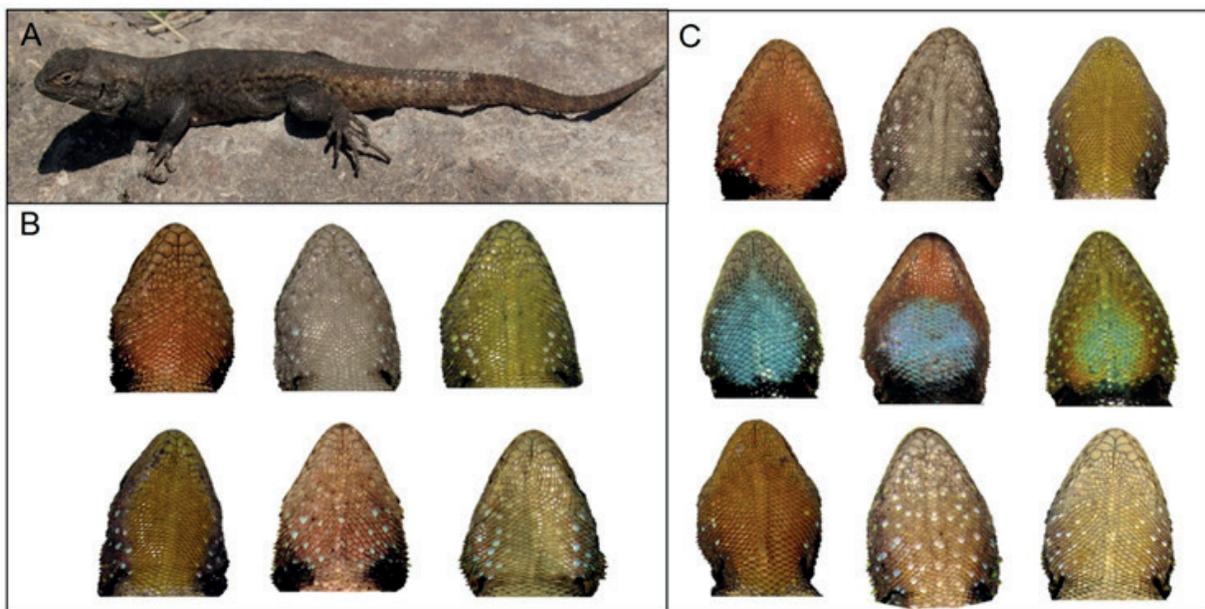


Figura 3. El polimorfismo en la coloración de la lagartija *Sceloporus grammicus* (A) está definido por la coloración de la garganta en ambos sexos. Aquí se muestran los morfos de color de hembras (B) y machos (C) presentes en tres localidades de Hidalgo y una de Puebla, México. En todo su rango de distribución, es importante notar que no todos los morfos de ambos sexos se encuentran presentes en todas las localidades y tampoco en la misma abundancia. Fotos de Cesar Díaz-Marín.

zados en un mismo experimento mostraban mayor variación en la coloración de la garganta (colores o tonalidades que no se encuentran en la población de origen de las hembras). Estos resultados muestran que las hembras pueden discernir entre los diferentes morfos de los machos y que existen ciertos rasgos que son atractivos para ellas, los cuales puede encontrar en individuos de su misma población, aunque no siempre se encuentra ese rasgo en otras poblaciones de la misma especie. Esta falta de aceptación hacia los machos de otras poblaciones podría contribuir al aislamiento reproductivo y así, favorecer el proceso de especiación.

Consideraciones finales

Los múltiples colores (polimorfismo en color) que muestran las lagartijas en una misma especie, es más común de lo que parece, y se puede observar en diferentes regiones del cuerpo de los individuos y, de acuerdo con diversos estudios existen varios procesos que pueden originar y mantener el polimorfismo en color. Esas fuerzas que mantienen el polimorfismo actúan sobre la morfología, la conducta, y la fisiología de los diferentes morfos de color, originando divergencia entre ellos, la cual en algún punto puede ser tan grande y evidente que ocasione que estos individuos no se puedan reproducir entre ellos (aislamiento reproductor), generando así nuevas especies (especiación).

Agradecimientos

Agradecemos a Vicente Mata-Silva por proporcionarnos las fotos de *Urosaurus ornatus*.

Literatura citada

Bastiaans, E., Bastiaans, M. J., Morinaga, G., Gaytán, J. G. C., Marshall, J. C.,

Bane, B., Mendez de la Cruz, F. y Sinervo, B., Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex, *PloS one*, 9[4], pp. 1-12, 2014. Doi: 10.1371/journal.pone.0093197

Galeotti, P., Rubolini, D., Dunn, P. O. y Fasola, M., Colour polymorphism in birds: causes and functions, *Journal of Evolutionary Biology*, 16[4], pp. 635-646, 2003. Doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00569.x

Gray, S. M. y McKinnon, J. S., Linking color polymorphism maintenance and speciation, *Trends in Ecology & Evolution*, 22[2], pp. 71-79, 2007. Doi: 10.1016/j.tree.2006.10.005

Lattanzio, M. S., Climate mediates color morph turnover in a species exhibiting alternative reproductive strategies, *Scientific Reports*, 12, pp. 1-13, 2022. Doi: 10.1038/s41598-022-12300-7

Lattanzio, M. S. y Miles, D. B., Trophic niche divergence among colour morphs that exhibit alternative mating tactics, *Royal Society Open Science*, 3[4], pp. 1-13, 2016. Doi: 10.1098/rsos.150531

McLean, C. A., Stuart Fox, D. y Moussalli, A., Phylogeographic structure, demographic history and morph composition in a colour polymorphic lizard, *Journal of Evolutionary Biology*, 27[10], pp. 2123-2137, 2014. Doi: 10.1111/jeb.12464

Scali, S., Sacchi, R., Mangiacotti, M., Pupin, F., Gentili, A., Zucchi, C., Sannolo, M., Pavesi, M. y Zuffi, M. A., Does a polymorphic species have a 'polymorphic' diet? A case study from a lacertid lizard, *Biological Journal of the Linnean Society*,

117[3], pp. 492-502. 2016. Doi: 10.1111/bij.12652

Sinervo, B. y Lively, C. M., The rock–paper–scissors game and the evolution of alternative male strategies, *Nature*, 380[6571], 240-243, 1996. Doi:10.1038/380240A0

Sinervo, B., Miles, D. B., Frankino, W. A., Klukowski, M. y DeNardo, D. F., Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the phy-

siological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards, *Hormones and Behavior*, 38[4], pp. 222-233, 2000. doi: 10.1006/hbeh.2000.1622

Taborsky, M., Oliveira, R. F. y Brockmann, H. J., The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. En Oliveira, R. F., Taborsky, M. y Brockmann, H. J., (Eds.), *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*, Cambridge University Press, 2008, pp. 1-21.