

Correlaciones Morfológicas entre la Forma de la Cabeza, Dieta y uso de Hábitat de Algunos *Sceloporus* de México: Un Análisis Cuantitativo

Morphological Correlations between Head Shape, Diet and Habitat
Use of some *Sceloporus* of México: A Quantitative Analysis

Sandra Galindo-Gil^{*}; Felipe de Jesús Rodríguez-Romero^{*}; Alma S. Velázquez-Rodríguez^{*} & Ruth Moreno-Barajas^{**}

GALINDO-GIL, S.; RODRÍGUEZ-ROMERO, F. J.; VELÁZQUEZ-RODRÍGUEZ, A. S. & MORENO-BARAJAS, R. Correlaciones morfológicas entre la forma de la cabeza, dieta y uso de hábitat de algunos *Sceloporus* de México: un análisis cuantitativo. *Int. J. Morphol.*, 33(1):295-300, 2015.

RESUMEN: La relación entre los caracteres morfológicos y la ecología de los organismos permite deducir respuestas adaptativas. Estas adaptaciones son el resultado de presiones selectivas que actúan sobre los organismos, así como el tipo de presa que consumen o el ambiente en el que se encuentran. De esta manera, los organismos exhiben morfologías que les permiten explotar los recursos disponibles. *Sceloporus* es un grupo de lagartijas altamente diverso en Norteamérica además de encontrarse en diversos hábitats, lo que lo hace un modelo óptimo para probar hipótesis adaptativas y evolutivas. El objetivo fue evaluar si existen diferencias morfológicas en la cabeza de algunas especies de *Sceloporus* y determinar si dicha morfología surge como una respuesta adaptativa al tipo de presa o al uso de hábitat. Para ello, se tomaron ocho variables morfométricas de la cabeza de 20 especies de este género y que se distribuyen en México. Los datos de dieta y uso de hábitat se obtuvieron de literatura y se correlacionaron con los análisis morfológicos de este estudio. Los resultados indican una clara diferencia entre especies con respecto a cinco de ocho variables medidas, entre ellas se observó el alto de la cabeza, hocico, mandíbula, sínfisis mandibular y proceso retroarticular. Además, se obtuvo que el ancho y alto de la cabeza, se encuentran relacionados con el tipo de presa que las lagartijas consumen, y únicamente el alto de la cabeza, se correlaciona con el uso de hábitat. Con base en los resultados, se propone que la morfología de la cabeza de las lagartijas que se analizaron, está siendo moldeada por el tipo de presas que consumen y no por el ambiente, tal como se ha observado en otros lacertilios.

PALABRAS CLAVE: Morfología; Cabeza; Adaptación; *Sceloporus*; Dieta; Uso de Hábitat.

INTRODUCCIÓN

El fenotipo de un organismo puede explicarse por la interacción de tres factores, el primero es la herencia filogenética o evolutiva, el segundo son sus mecanismos estructurales ya sean de desarrollo o morfogenéticos y, la tercera, como consecuencia de la morfología funcional (Seilacher, 1970; Sälgeback, 2006). A partir de esta última, surge la morfología ecológica o ecomorfología, la cual permite conocer las relaciones que se establecen entre el ambiente y los organismos y de esta forma proporciona una aproximación al ambiente en que estos viven y la manera de explotar los recursos disponibles a partir de la morfología que presentan (Wainwright, 1987; Wootton, 1992). Específicamente, la ecomorfología alimentaria se basa en la hipótesis de que la morfología estructural de las especies determina como mínimo una parte de la ecología alimentaria,

por lo que supone una correlación entre las características morfológicas de las especies y las presas que consumen (Zarate-Hernández *et al.*, 2007). Sin embargo, para entender un diseño morfológico, es necesario el estudio de la relación funcional de los caracteres morfológicos y el medio en que habitan los organismos, esto a través de comparaciones en distintos niveles taxonómicos. En particular, las comparaciones interespecíficas permiten entender cómo las demandas mecánicas impuestas por la dieta y el ambiente, han ido moldeando las características que se observan en las especies actuales (Clutton-Brock & Harvey, 1979).

Estudios realizados en el sistema de alimentación en varios grupos de vertebrados, demostraron que ciertas características del cráneo, como el alto y el ancho del mismo,

^{*} Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.

^{**} Facultad de Planeación Urbana y Regional, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.

están relacionados con el tipo de presas que consumen (Kiltie, 1982; Weijs, 1994; Metzger & Herrel, 2005). Las presiones selectivas en el sistema craneal en su conjunto son complejas, por ejemplo, para aplastar presas grandes y duras, los organismos necesitan una cabeza alta y ancha, especializada en una gran masa muscular que produzca una mayor fuerza (presión) de la mordida (Herrel *et al.*, 1999).

No obstante lo anterior, los cambios en la morfología del cráneo pueden promover una limitante en el desempeño locomotor de los organismos, ya que aquellos que poseen cabezas grandes y altas, deberán desplazar su centro de masa lejos del sustrato y, por consecuencia, se ve minimizada su capacidad para escalar estructuras verticales (Vanhooydonck & Van Damme, 1999; Herrel *et al.*, 2001). Pero en aquellos organismos que presentan cabeza y cuerpo plano, sobre todo en lacertilios escaladores, mejoran su equilibrio y la capacidad de esconderse en grietas y refugios de hábitats verticales (Vitt *et al.*, 1997; Lappin *et al.*, 2006).

Ambas propuestas han sido puestas a prueba, pero hay limitada evidencia a nivel interespecífico, por lo que en el presente estudio, se probaron estas hipótesis, utilizando correlaciones entre características morfológicas y ecológicas, tomando como modelo al género *Sceloporus*, ya que es uno de los más numerosos de la familia Prhynomatidae con más de 70 especies descritas, su tipo de alimentación es omnívoro y se les puede encontrar en diversos ambientes, desde el nivel del mar, hasta los picos montañosos más elevados en México. Con base en lo descrito, el objetivo de este estudio fue analizar la morfología de la cabeza de algunas especies de *Sceloporus* y determinar qué variables moldean la morfología craneal en estas especies estrechamente relacionadas y que a la fecha no se ha analizado en otros grupos de lacertilios, además de indicar si se presenta una respuesta adaptativa al tipo de presa que consumen o al uso de hábitat, que son dos de las principales fuerzas implicadas en la evolución y adaptación de esta estructura en diferentes vertebrados.

MATERIAL Y MÉTODO

Obtención de las muestras. Para este estudio se utilizaron 20 especies de lagartijas del género *Sceloporus*, que se revisaron a partir de material depositado en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología y de la Colección Herpetológica de la Facultad de Ciencias, ambas pertenecientes a la Universidad Nacional Autónoma de México. Las especies utilizadas en el presente estudio fueron: *S. aeneus*, *S. bicanthalis*, *S. clarkii*, *S. formosus*, *S. gadoviae*, *S. grammicus*, *S. horridus*, *S. jalapae*, *S. jarrovi*,

S. magister, *S. megalepidurus*, *S. mucronatus*, *S. nelsoni*, *S. occidentalis*, *S. poinsetti*, *S. spinosus*, *S. torquatus*, *S. undulatus*, *S. utiformis* y *S. variabilis*.

Para minimizar la varianza debido a las diferentes clases de edad, en el presente estudio se tomaron datos únicamente a machos adultos. Se consideraron en la mayoría de las especies los organismos de una sola población, sin embargo, en algunas especies que presentaron densidades poblacionales bajas, se analizó más de una población y, para descartar posibles diferencias entre distintas poblaciones, se realizó una ANOVA que permitió considerar los datos como una sola muestra (Kohlsdorf *et al.*, 2008). Finalmente, el tamaño de muestra considerado en los análisis fue variable y se evaluaron entre 5 y 15 organismos para cada especie. De esta manera, se analizaron un total de 219 ejemplares.

Medidas morfométricas. Se tomaron fotografías del organismo completo y del área cefálica de cada individuo con una cámara digital Sony DSC-F828 de ocho megapíxeles de resolución, la cual se colocó a 20 cm de altura del ejemplar y una escala métrica de fondo (0,1 mm), esto con el objetivo de calibrar las fotografías. Posteriormente, sobre las imágenes digitalizadas se calcularon las siguientes variables morfométricas de la cabeza, mediante el módulo tmmorphgen6 de la paquetería Integrate Morphometrics Package (IMP; Sheets, 2004): 1) longitud hocico cloaca (LHC), 2) longitud de la cabeza, 3) ancho de la cabeza, 4) alto de la cabeza, 5) longitud de la mandíbula inferior, 6) longitud del hocico, 7) longitud de la sínfisis mandibular anterior, 8) longitud del proceso retroarticular (apertura) que se calcula con la longitud de la mandíbula inferior menos la longitud de la sínfisis mandibular anterior y 9) longitud del coronoides (cierre) que se obtiene a partir de la diferencia de la longitud de la sínfisis mandibular menos la longitud del hocico, de acuerdo con Kohlsdorf *et al.* (Fig. 1). Para estandarizar las variables, se usó la longitud hocico-cloaca y así obtener los residuales mediante un análisis de regresión lineal. La información de los hábitos alimentarios y uso de hábitat de cada una de las especies que se examinaron se obtuvo de literatura. De acuerdo con Vanhooydonck (2007) se realizó la clasificación de dieta respecto al tipo de presa por dureza y por nivel de evasión. En el caso de uso de hábitat, de acuerdo con Sites *et al.* (1992), se consideraron como terrestres a las especies que se desplazan sobre el suelo, como arborícolas, a las que se desplazan sobre árboles y, finalmente, a las que se desplazan sobre rocas como saxícolas.

Análisis morfométrico. Una vez que se estandarizaron las variables, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), para definir el porcentaje de variación explicado y generar un grupo de variables que describieran las diferencias entre especies. Se utilizó un Análisis de Variación

Canónica (AVC), para clasificar correctamente a las especies al discriminar respecto a la forma de la cabeza, así como una prueba de Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA), para evaluar diferencias significativas entre especies. Todos los análisis estadísticos se efectuaron con el programa Paleontological Statistics (PAST; Hammer *et al.*, 2001).

Posteriormente y, para comprobar si las especies que viven y se mueven en sustratos verticales presentan variación en la morfología de la cabeza con respecto a las especies que viven en el suelo, se realizó un análisis de varianza (ANOVA); lo mismo se efectuó para determinar diferencias morfológicas entre especies que consumen presas duras, blandas o intermedias y aquellas que consumen presas evasivas, sedentarias o intermedias. Finalmente, se realizó un análisis de regresión múltiple mediante el paquete estadístico StatGraphics Plus 5.0 (Kohlsdorf *et al.*), para determinar cuál de las variables bióticas (tipo de presa) y abióticas (uso de hábitat) y en qué medida estas influyen en la morfología de las especies de *Sceloporus*. Todos los análisis se efectuaron con un nivel de confianza del 95%.

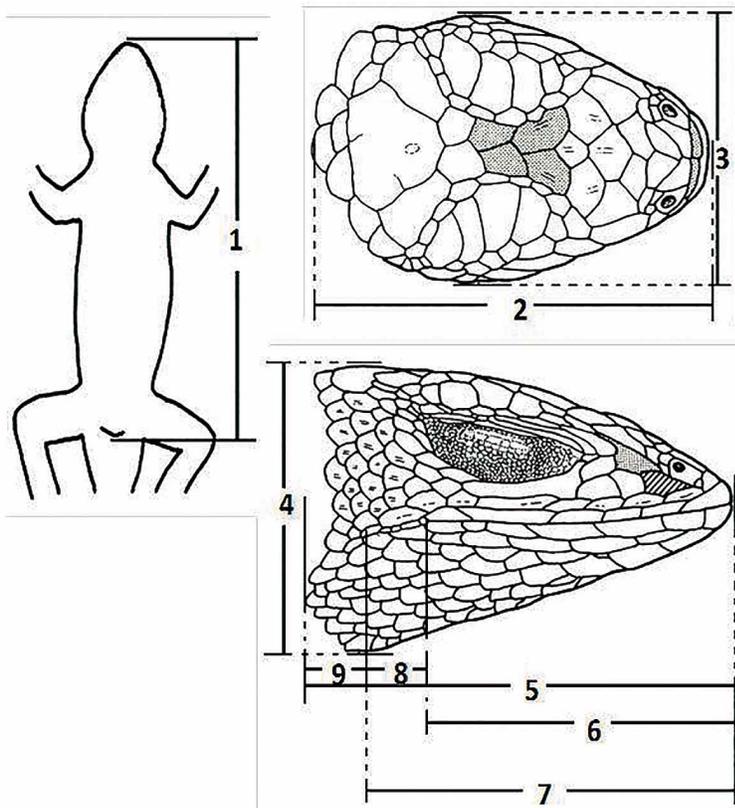


Fig. 1. Variables morfométricas analizadas en este estudio (esquema modificado de Smith, 1939).

RESULTADOS

El Análisis de Componentes Principales (ACP) muestra que los primeros dos componentes explican el 74% de la variación morfológica.

Lo cual indica que existe alta variación en la morfología de la cabeza de los sceloporinos. Para el CP1 todos los coeficientes fueron positivos y representa el 47% de la variación, lo que se atribuye principalmente por la longitud de la mandíbula, la sínfisis mandibular y el proceso retroarticular. El CP2 explica el 27% de la variación, donde el alto de la cabeza, longitud del hocico y el proceso retroarticular son las variables con mayor varianza tanto positiva como negativa.

Los resultados del Análisis de Variación Canónica (AVC), indican que el eje 1 separa a las especies con respecto a la longitud del hocico, cargado hacia los valores positivos y, al alto de la cabeza y proceso retroarticular, con valores negativos (Wilk's Lambda = 0,05, $df = 160,1523$, $F = 4,45$, $p = 0,0001$). Con el MANOVA se observaron diferencias entre *S. clarkii* y *S. torquatus*, *S. mucronatus*, *S. magister*, *S. spinosus* ($p = 0,0001$), además las distancias de Mahalanobis entre comparaciones de estas especies es de: 69,82, 47,05, 54,51 y 65,47, respectivamente. Lo mismo ocurre entre *S. clarkii* y *S. horridus* ($p=0,0001$) con 17,35 de distancia (Fig. 2).

En cuanto al análisis de regresión múltiple, únicamente se obtuvieron correlaciones significativas entre el ancho y alto de la cabeza con las variables bióticas y abióticas, por lo que se realizaron correlaciones simples para estas variables. Los resultados mostraron que hay una fuerte correlación entre el alto ($r=0,85$, $p=0,017$; Fig. 3a) y ancho ($r=0,85$, $p=0,0001$; Fig. 3b) de la cabeza con la dureza de las presas. Así mismo, existe correlación entre el ancho de la cabeza y el nivel de evasión de las presas ($r=0,83$, $p=0,0001$; Fig. 3c). Mientras que entre el alto de la cabeza y el uso del hábitat que presentan las especies hay una correlación negativa (Fig. 4).

Finalmente, el análisis de varianza muestra diferencias estadísticamente significativas en la morfología de la cabeza en cuanto al tipo de presa por dureza ($p=0,0018$) y por nivel de evasión ($p=0,0006$), mientras que para el uso de hábitat no se encontraron diferencias significativas en la morfología de la cabeza ($p=0,3102$).

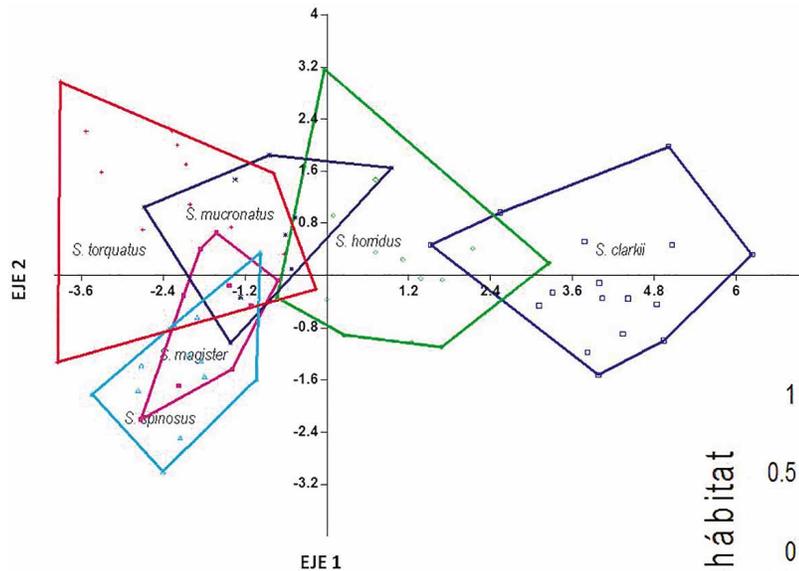


Fig. 2. Análisis de Variación Canónica, se muestra la separación de las especies, con alta variación de la morfología de la cabeza de acuerdo con las distancias de Mahalanobis.

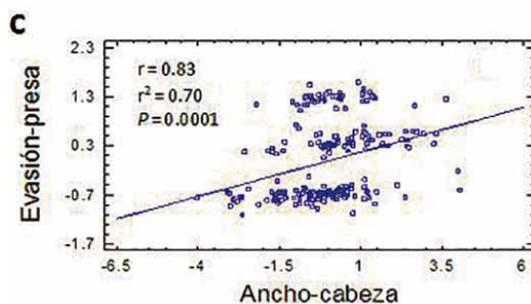
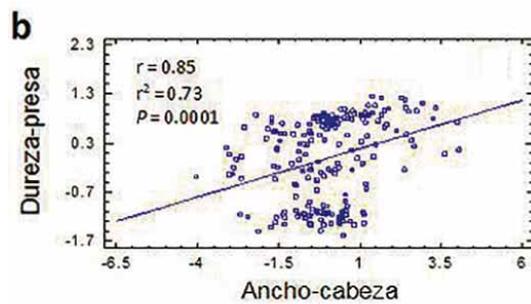
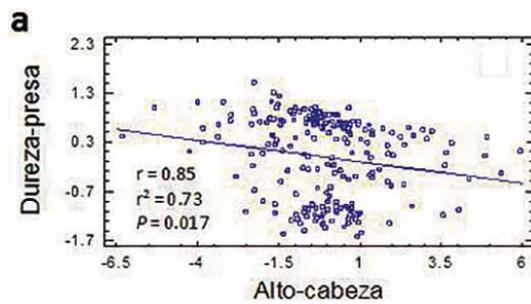


Fig. 3. Correlaciones entre el alto y ancho de la cabeza con la dureza de la presa (a y b, respectivamente) y ancho de la cabeza con evasión de la presa (c).

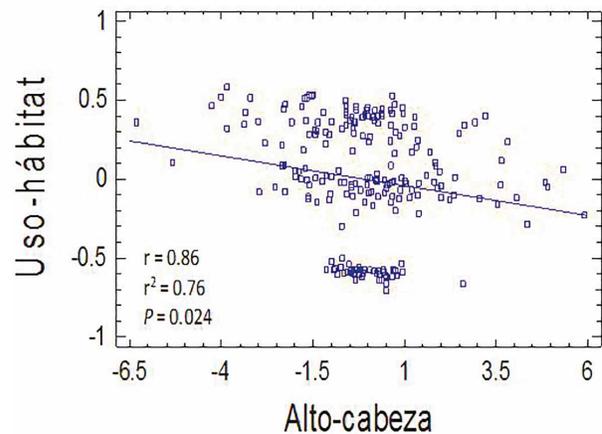


Fig. 4. Correlación entre el alto de la cabeza y uso de hábitat.

DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio muestran diferencias estadísticamente significativas en el diseño de la cabeza de los *Sceloporus* analizados. Así mismo, las variaciones morfológicas se observan principalmente en la longitud de la mandíbula, sínfisis mandibular anterior, hocico, proceso retroarticular y alto de la cabeza. Esta descripción se refleja en una alta variación en los componentes de la cabeza para estas especies (74%), dichas variaciones morfológicas se han determinado en otros vertebrados, como peces (Richard & Wainwright, 1995; Albertson *et al.*, 2003), murciélagos (Bogdanowicz *et al.*, 1999) y serpientes (Mori & Vincent, 2008), reportando morfología trófica en cuanto al tamaño de las presas.

Diversos estudios, principalmente en peces, reportan morfología trófica en cuanto al tamaño de las presas (Richard & Wainwright; Albertson *et al.*). En otros grupos como *Tropidurus*, reportan que la morfología de la cabeza se encuentra determinada por la dureza y evasividad de las presas que consumen (Kohlsdorf *et al.*). Tal como se observa en los resultados, puesto que se encontraron diferencias significativas de la cabeza entre las especies que consumen presas duras, suaves e intermedias, así como las que consumen presas sedentarias, evasivas o intermedias. Como sucede con *S. clarkii* que consume pre-

sas suaves y sedentarias y presenta un ancho de la cabeza y hocico de menor longitud respecto a *S. torquatus*, *S. mucronatus*, *S. magister*, *S. spinosus*, que presentan una morfología más robusta y que consumen presas duras y sedentarias como intermedias.

Por otro lado, las especies que se encuentran tanto en el suelo, como en rocas y árboles, no muestran diferencias morfológicas de la cabeza, aunque en otros phrynosomatidos ocurre lo opuesto de acuerdo con la última relación (Herrel *et al.*, 2001; Losos, 1990). Sin embargo, en los estudios citados anteriormente, además de variables morfométricas de la cabeza, también toman en cuenta variables de las extremidades y garras, puesto que son estructuras de agarre para el desplazamiento, tal y como se ha visto en *S. spinosus*, *S. variabilis* y *S. poinsetti*. Lo que indica que las presiones selectivas del ambiente se encuentran dirigidas con mayor fuerza a la morfología de las extremidades y no tanto al diseño de la cabeza de los *Sceloporus* analizados en este estudio.

Con base en las correlaciones, se observó que aquellas especies que consumen presas duras presentan una cabeza menos alta y más ancha en comparación con las que consumen presas suaves; así mismo, aquellas que se alimentan de presas sedentarias presentan menor ancho de la cabeza. Tal y como sucede con *S. aeneus*, *S. grammicus*, *S. jalapae*, *S. jarrovi*, *S. magister*, *S. mucronatus*, *S. undulatus* y *S. utiformis*, que consumen presas duras y evasivas o intermedias, como: coleópteros, lepidópteros, formícidos y vertebrados (otras lagartijas). De igual forma se han visto estas relaciones en otros grupos, como el género *Tropidurus* (Kohlsdorf *et al.*, 2008), aunque el alto de la cabeza se ha correlacionado con una fuerza de la mordida mayor en estudios realizados con *Podarcis muralis* y *Lacerta vivipara* (Herrel *et al.*, 2001) y *Sauromalus ater* (Lappin *et al.*), ya que les permite acomodar músculos mandibulares grandes y mejorar el desempeño de la mordida (Herrel *et al.*, 1999; 2001; Lappin *et al.*; Verwaijen *et al.*, 2002).

Por otro lado, el nivel de evasión de las presas se encuentra relacionado con la velocidad y precisión para capturar las presas con esta estrategia de escape (Kohlsdorf *et al.*; Measey *et al.*, 2011). Para esto se requieren de hocicos y mandíbulas más largos, para una mayor apertura en la palanca de la mandíbula (Harmon *et al.*, 2005). Esta relación se observó en *S. grammicus*, *S. horridus* y *S. occidentalis*, al consumir lepidópteros y ortópteros, aunque una relación negativa se observó en *S. clarkii* y *S. nelsoni*, las cuales consumen isópteros (termitas), catalogadas como presas sedentarias. Lo que sugiere que estos sceloporinos presentan distintas adaptaciones de la cabeza para alimentarse de distintas presas o en su caso de presas en específico, como sucede en las dos últimas especies.

Finalmente, para las especies analizadas en el presente estudio, el alto de la cabeza resultó ser el carácter que predice el uso de hábitat, ya que especies que se encuentran en árboles o paredes como *S. formosus*, *S. grammicus*, *S. poinsetti*, *S. undulatus* y *S. utiformis*, presentan cabezas menos altas, con respecto a aquellas que se encuentran en el suelo, lo que contrasta con el hecho de que las cabezas y cuerpos planos de lagartijas que escalan, mejoran el equilibrio y la capacidad de esconderse en las grietas y refugios en hábitats verticales (Vitt *et al.*; Lappin *et al.*).

AGRADECIMIENTOS. Al Dr. Víctor H. Reynoso Rosales curador de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM y al Dr. Adrian Montes de Oca curador de la Colección de Anfibios y Reptiles del museo Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por facilitar la revisión de los organismos. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el otorgamiento de la beca nacional No 443822.

GALINDO-GIL, S.; RODRÍGUEZ-ROMERO, F. J.; VELÁZQUEZ-RODRÍGUEZ, A. S. & MORENO-BARAJAS, R. Morphological correlations between head shape, diet and habitat use of some *Sceloporus* of México: A quantitative analysis. *Int. J. Morphol.*, 33(1):295-300, 2015.

SUMMARY: The relationship between morphological characters and ecology can provide adaptive responses. These adaptations are the result of selective pressures acting on organisms as well as the type of prey consumed or the environment in which they find themselves. Therefore, organisms that exhibit certain morphology traits that allow them to exploit available resources. *Sceloporus* is a highly diverse group of lizards in North America besides living in diverse habitats, they make an excellent model for testing adaptive and evolutionary hypotheses. The aim of this study was to assess whether there are morphological differences in the heads of some species of *Sceloporus* and determine whether the morphology emerges as an adaptive response to the type of prey, or habitat use. Eight morphometric variables of the head of 20 different species of this genus were found and collected throughout Mexico. Data on diet and habitat use were obtained from literature and correlated with morphological analysis of this study. The results indicate a clear difference between species for five of the eight variables measures, including top of the head, nose, jaw, mandibular symphysis and retro articular process was observed. Furthermore, it was found that the width and height of the head, is related to the type of prey lizards consumed, and only the top of the head, is correlated with habitat use. Based on these results, it is proposed that the morphology of the heads of lizards analyzed, is being shaped by the type of prey consumed, and not the environment, such as observed in other lizards.

KEY WORDS: Morphology; Head; Adaptation; *Sceloporus*; Diet; Habitat use.

REFERENCIAS

- Albertson, R. C.; Streebman T. & Kocher, T. D. Directional selection has shaped the oral jaws of Lake Malawi cichlid fishes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 100(9):5252-7, 2003.
- Bogdanowicz, W.; Fenton, M. B. & Daleszyk, K. The relationships between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats. *J. Zool.*, 247(3):381-93, 1999.
- Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. Comparison and adaptation. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 205(1161):547-65, 1979.
- Hammer, Ø.; Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.*, 4(1), 2001. Disponible en: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Harmon, L. J.; Kolbe, J. J.; Cheverud, J. M. & Losos, J. B. Convergence and the multidimensional niche. *Evolution*, 59(2):409-21, 2005.
- Herrel, A.; Spithoven, L.; Van Damme, R. & De Vree, F. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Funct. Ecol.*, 13(3):289-97, 1999.
- Herrel, A.; Van Damme, R.; Vanhooydonck, B. & De Vree, F. The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Can. J. Zool.*, 79(4):662-70, 2001.
- Kiltie, R. A. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*, 14(3):188-95, 1982.
- Kohlsdorf, T.; Grizante, M. B.; Navas, C. A. & Herrel, A. Head shape evolution in Tropidurinae lizards: does locomotion constrain diet? *J. Evol. Biol.*, 21(3):781-90, 2008.
- Lappin, A. K.; Hamilton, P. S. & Sullivan, B. K. Bite-force performance and head shape in a sexually dimorphic crevice-dwelling lizard, the common chuckwalla [*Sauromalus ater* (= *obesus*)]. *Biol. J. Linn. Soc.*, 88(2):215-22, 2006.
- Losos, J. B. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: An evolutionary analysis. *Ecol. Monogr.*, 60(3):369-88, 1990.
- Measey, G. J.; Rebelo, A. D.; Herrel, A.; Vanhooydonck, B. & Tolley, K. A. Diet, morphology and performance in two chameleon morphs: do harder bites equate with harder prey? *J. Zool.*, 285(4):247-55, 2011.
- Metzger, K. A. & Herrel, A. Correlations between lizards cranial shape and diet a quantitative, phylogenetically informed analysis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 86(4):433-66, 2005.
- Mori, A. & Vincent, S. E. An integrative approach to specialization: relationships among feeding morphology, mechanics, behaviour, performance and diet in two syntopic snakes. *J. Zool.*, 275(1):47-56, 2008.
- Richard, B. & Wainwright, P. C. Scaling the feeding mechanism of largemouth bass (*Micropterus salmoides*): kinematics of prey capture. *J. Exp. Biol.*, 198(Pt. 2):419-33, 1995.
- Sälgeback, J. Functional morphology of gastropods and bivalves. Uppsala, Acta Universitatis Upsaliensis. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 257, 2006.
- Seilacher, A. Arbeitskonzept zur Konstruktion-Morphologie. *Lethaia*, 3(4):393-6, 1970.
- Sheets, H. D. Integrated Morphometric Package (IMP), Morphometrics Software. Buffalo, Department of Physics, Canisius College. Department of Geology, State University of New York, 2004. Disponible en: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- Sites, J. W. Jr.; Archie, J. W.; Cole, C. J. & Flores Vilella, O. *A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus Sceloporus (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies.* New York, Bulletin of the American Museum of Natural History 213, 1992.
- Smith, H. M. *The Mexican and Central American lizards of the genus Sceloporus.* Chicago, Zoological Series Field Museum of Natural History 26, 1939. pp. 353-8.
- Vanhooydonck, B.; Herrel, A. & Van Damme, R. *Interactions between habitat use, behavior and the trophic niche of lacertid lizards.* In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D. & Miles, D. B. (Eds.). *Lizard Ecology: The evolutionary consequences of foraging mode.* Cambridge, Cambridge University Press, 2007.
- Vanhooydonck, B. & Van Damme, R. Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolut. Ecol. Res.*, 1:785-805, 1999.
- Verwajen, D.; Van Damme, R. & Herrel, A. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Funct. Ecol.*, 16(6):842-50, 2002.
- Vitt, L. J.; Caldwell, J. P.; Zani, P. A. & Titus, T. A. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94(8):3828-32, 1997.
- Wainwright, P. C. Biomechanical limits to ecological performance: mollusc-crushing by the Caribbean hogfish, *Lachnolaimus maximus* (Labridae). *J. Zool.*, 213(2):283-97, 1987.
- Weijs, W. A. *Evolutionary approach of masticatory motor patterns in mammals.* In: Bels, V.; Chardon, M. & Vandewalle, P. *Advances in Comparative and Environmental Physiology: Biomechanics of Feeding in Vertebrates.* Vol. 18. Berlin, Springer-Verlag, 1994.
- Wootton, R. J. *Fish Ecology.* New York, Chapman & Hall, 1992.
- Zárate-Henández, R.; Aguirre-León, A.; Ortiz-Burgos, S. & Castillo-Rivera, M. Ecomorfología de peces estuarinos del Golfo de México. *ContactoS*, 66:12-20, 2007.

Dirección para Correspondencia:

M. en C. Sandra Galindo-Gil

Facultad de Ciencias

Universidad Autónoma del Estado de México

Centro Universitario Km 15

Carretera Toluca-Ixtlahuaca

El Cerrillo Piedras Blancas

C. P. 50200

Toluca - MÉXICO

Recibido : 03-06-2014

Aceptado: 20-01-2015

Email: manalis19@hotmail.com