# VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LA REGIÓN CEFÁLICA DEL LAGARTO Ameiva ameiva (LINNAEUS 1758) (SAURIA: TEIIDAE) EN UN BOSQUE HÚMEDO DEL PARQUE NACIONAL EL ÁVILA, VENEZUELA

# MORPHOLOGICAL VARIATION OF THE CEPHALIC REGION OF THE LIZARD Ameiva ameiva (LINNAEUS 1758) (SAURIA: TEIIDAE) IN A HUMID FOREST OF EL ÁVILA NATIONAL PARK, VENEZUELA

Luis Alejandro González S.<sup>1</sup>, Héctor López-Rojas<sup>2</sup>, Ana Bonilla-Rivero<sup>2</sup>, Antulio Prieto<sup>1</sup>, Jenniffer Velásquez<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidad de Oriente, Escuela de Ciencias, Departamento de Biología, Laboratorio de Ecología Animal.

Apartado Postal 245. Cumaná, Venezuela.

<sup>2</sup>Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Zoología Tropical, Laboratorio de Morfología y Genética Evolutiva. Apartado Postal 47058. Caracas, Venezuela. lagonz@sucre.udo.edu.ve; hlopez@ciens.ucv.ve; abonilla@ciens.ucv.ve

#### RESUMEN

En 36 ejemplares (18 hembras y 18 machos) de una población del lagarto *Ameiva ameiva* capturados en un bosque húmedo del municipio Zamora del estado Miranda, Venezuela, se realizó una comparación morfométrica de las placas dorsales y ventrales de la cabeza, mediante el método de las cerchas (box truss). Este método nos permitió construir una cercha dorsal y otra ventral que determinaron 25 hitos morfológicos homólogos para un total de 54 distancias interhitos (variables). Con el fin de estudiar la variación morfológica entre los ejemplares, se realizó un análisis de componentes principales, utilizando la matriz de covarianza de los logaritmos de las distancias interhitos homólogos. Se determinaron, así mismo los coeficientes alométricos estáticos para cada variable en las dos cerchas. Las gráficas de dispersión en el morfoespacio definido por los componentes principales en el plano dorsal y la evaluación de los coeficientes alométricos, revelan que los machos presentaron mayor homogeneidad en la forma de la cabeza y que para ambos sexos, la parte anterior o trompillo creció a una tasa menor que el resto de la cabeza. En las placas de la mandíbula (ventrales), se observa que la zona anterior de la misma presenta una tasa de crecimiento menor al resto de la cabeza, dos grupos bien definidos; en uno la distancia entre las placas derechas e izquierdas de la barbilla se amplían y en el otro grupo esta distancia disminuye durante el crecimiento. Estos resultados permiten reportar la presencia de dos morfotipos bien delimitados en la población estudiada, asociada posiblemente con la ecología trófica de los individuos.

PALABRAS CLAVE: Sauria, Teiidae, Ameiva ameiva, morfometría, alometría, Venezuela.

### ABSTRACT

A morphometric comparison of the dorsal and ventral plates of the head of the lizard Ameiva ameiva was carried out by means of the box truss method. The study comprised 36 individuals (18 females and 18 males) captured in a humid forest at Zamora municipality of Miranda state, Venezuela. Fifty-four inter-reference point distances (variables) comprising 25 homologous morphological landmarks were determined with the use of dorsal and ventral trusses. A principal component analysis using the matrix logarithmic covariance of the homologous interlandmark distances defined morphological differences among individuals. Static allometric coefficients were also determined for each variable in both trusses. Dispersion plots of the morphospace comprising the dorsal plane principal components and the evaluation of allometric coefficients showed that males presented greater homogeneity in head shape, and that the snout grew at a slower rate than the rest of the head for both sexes. The mandible plates (ventral) revealed that the anterior zone of the mandible grew at a slower rate than the rest of the head, two groups being thus well identified: one in which the distance between the right and left plates of the chin increased and another in which the same distance decreased during growth. These results reveal two distinct morphotypes possibly related to their trophic ecology.

KEY WORDS: Sauria, Teiidae, Ameiva ameiva, morphometry, allometry, Venezuela.

#### INTRODUCCIÓN

El género *Ameiva* pertenece al orden Squamata y a la familia Teiidae; los ameivas se caracterizan por ser lagartos moderadamente grandes con el cuerpo cilíndrico y poros femorales presentes. En Venezuela se encuentran las especies *Ameiva bifrontata* y *Ameiva ameiva*; esta última llamada vulgarmente mato real, localizada desde el occidente hasta el oriente del país (Peters y Donoso–Barros 1970). Existe un marcado

Recibido: junio 2006. Aprobado: agosto 2006.

Versión final: octubre 2006

dimorfismo sexual en los adultos, ya que el macho presenta la región gular totalmente de color negro, mientras que la hembra es de un gris claro con manchas negras. El macho adulto es generalmente más grande que la hembra, con medidas hocico-cloaca que varían entre 170 y 140 mm, respectivamente. Con respecto al peso, el macho puede llegar a alcanzar más de 58 g y la hembra sobrepasar los 53 g (González y Prieto 1997).

La morfología se encarga de describir y analizar la variación de la forma de los organismos, mediante el análisis de estructuras o puntos homólogos que pueden ser ubicados con facilidad en los diferentes individuos a estudiar. Estos puntos o hitos homólogos son variables que indican aspectos de tamaño y forma de los individuos (Bookstein et al., 1985). De esta manera se puede cuantificar la forma, para luego efectuar estudios comparativos entre grupos de individuos. La investigación de problemas morfológicos usando información geométrica y su análisis por métodos estadísticos constituyen una herramienta valiosa, principalmente cuando se utilizan métodos multivariantes que permiten realizar mapas homólogos y apreciaciones de formas sujetas a modificaciones, que pueden conducir a diferenciaciones de grupos.

Se establece como objetivo principal de este trabajo, obtener información morfométrica de las placas dorsales y ventrales de la cabeza del lagarto *A. ameiva*, describiendo y comparando los patrones de variación morfológica (forma) intraespecífica y el establecimiento de posibles dimorfismos sexuales en los individuos de la población en estudio.

# MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares fueron capturados en un bosque húmedo del municipio Zamora, estado Miranda (10° 30' N, 66° 15'O), con una altitud aproximada de 1,639 m.s.n.m., temperatura media anual entre 18° C y 30° C y una precipitación media anual entre 1,100 y 2,200 mm. La zona presenta dos períodos marcados de pluviosidad; uno menor, de enero a abril, y otro mayor, de mayo a diciembre, siendo abril el más seco y julio el más húmedo (Ewel *et al.* 1976). Los muestreos se realizaron dos veces por mes durante ocho meses y los individuos se capturaron mediante el uso de gomeras o chinas. Luego de capturados, fueron fijados en formol al 10% en posición completamente recta y preservados posteriormente en etanol al 70%.

Mediante el método de las cerchas (Box truss) Bookstein (1982); Strauss y Bookstein (1982) y con base en la disposición y unión de las placas de la cabeza y mandíbula (Figuras 1A y 1C), se ubicaron puntos homólogos en los contornos dorsal y ventral de la cabeza de los ejemplares. En cada individuo se construyeron dos cerchas, la primera en el contorno dorsal formada por 15 puntos o hitos homólogos (hitos 1-15) y la otra en el contorno ventral con 10 hitos (hitos 16-25), para un total de 25 puntos homólogos y 54 distancias morfológicas (Figuras 1B y 1D).

Seguidamente se fotografió la parte dorsal y ventral de la cabeza de 36 ejemplares (18 hembras y 18 machos) con una cámara digital (Genius 4X), la cual permite editar la imagen directamente en un computador. Las imágenes digitalizadas fueron transformadas a versión tiff mediante el programa Adobe Photoshop, versión 5.0 y procesadas con el programa Scion Image, versión Beta 4.0.2 (Scion Corporation). Esto permite, a través de una medida de referencia tomada con una regla graduada colocada en el plano de la cabeza durante la sesión fotográfica, calibrar las unidades de longitud (cm) con respecto a las unidades de la pantalla (píxeles). Con esta calibración, las mediciones hechas sobre la imagen digitalizada representan el tamaño real del ejemplar. Adicionalmente, el programa Scion Image permite determinar los valores de las coordenadas cartesianas de cada hito homólogo de las cerchas construidas en los contornos. A partir de los valores de las coordenadas cartesianas de los puntos homólogos, las distancias interpuntos homólogos se calcularon utilizando Microsoft Excel Xp Professional.

Con las distancias obtenidas se procedió a realizar en cada cercha, los análisis de variación morfológica entre los ejemplares, por medio del Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando el programa estadístico Jackie (Jackknife Interactive Eigenanalysis). El análisis se realiza a partir de una matriz de covarianza de los logaritmos de las distancias interpuntos homólogos. Esta técnica multivariada ofrece una manera más sencilla de interpretar un conjunto grande de variables, transformando ese conjunto en uno más pequeño y manejable, el cual preserva la información original (Bulla, 1990).

Los resultados del ACP se presentan en gráficas, donde las distancias (variables) en el espacio morfológico definido entre el segundo, tercero y cuarto componente principal, determinan agrupaciones de individuos que poseen mayor similitud morfológica, permitiendo evidenciar las diferencias morfológicas entre los ejemplares en estudio. El primer componente principal expresa una medida de tamaño general, adicionando el incremento conjunto de todas las medidas de distancias

entre los puntos, de esta manera el crecimiento de cada variable individual puede ser comparado. Las cargas o loadings del componente principal 1 fueron interpretadas como coeficientes alométricos estáticos (Jolicoeur, 1963; Strauss y Bookstein, 1982). Estos coeficientes indican la manera en la cual las diferentes variables cambian

con relación en el tamaño general del cuerpo, lo cual permite el establecimiento de los distintos patrones de variación ontogenética. Valores mayores a 1,03 indican alometría positiva, los menores a 0,97 alometría negativa y los ubicados entre 0,97 y 1,03 indican un crecimiento isométrico (Martínez *et al.* 2001).

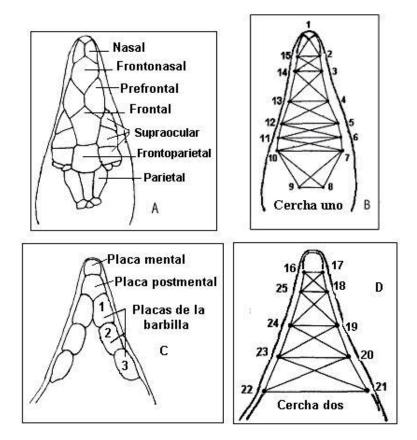


Figura 1.- A y C. Nomenclatura de las principales placas de la región dorsal y ventral de la cabeza de *Ameiva ameiva*. B y D señalan las dos cerchas, donde los números representan los hitos homólogos y las líneas las distancias entre ellos.

#### RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los primeros cuatro componentes principales acumulan el 96,40% de la varianza total de los datos (Tabla 1). Los resultados de los análisis de las variables en las placas dorsales, no mostraron diferencias en ninguno de los componentes principales, ni evidenciaron dimorfismo sexual alguno. No obstante, en los componentes 2 y 4 se observa una mayor dispersión en los puntos en el caso de las hembras, lo cual sugiere que los machos presentan una mayor homogeneidad en las variables

que definen el contorno dorsal de la cabeza (Figura 2A).

Los valores de los coeficientes alométricos calculados indican dieciséis distancias (variables) con alometría positiva. Este resultado, permite establecer que existe un crecimiento mayor en las placas ubicadas en la zona central de la cabeza, comprendida entre las placas: frontal, frontoparietal y supraoculares, originándose un ensanchamiento de la cabeza en esa área. Dieciséis variables presentaron alometría negativa, originando un crecimiento menor en las placas cercanas al hocico

(principalmente en las distancias 1-15 y 1-2) y hacia la parte posterior, entre la distancia de las placas parietales (8-9). Las únicas variables que presentaron isometría fueron las distancias entre las placas supraoculares (11-5), lo cual determina que la parte superior de la cabeza crece a una tasa menor que el resto de la misma (Tabla 1).

El análisis realizado sobre las variables en las placas mandibulares (ventrales), evidencian un posible patrón de diferenciación morfométrica entre los ejemplares analizados, expresados en el CP3 (Tabla 2 y Figura 2B). Los coeficientes alométricos calculados en estas placas, muestran seis variables, ubicadas en la base de la mandíbula, con alometría positiva, lo cual es indicativo de un mayor crecimiento en esa zona. Se destaca un mayor énfasis entre las distancias 22- 21. Hacia la parte anterior de la mandíbula, se encontraron diez alometrías negativas entre las distancias 16-17, 25-16 y 21-20, observándose un crecimiento menor en esta zona de la mandíbula.

Tabla 1. Análisis de Componentes Principales (ACP) y coeficientes alométricos para la cercha contraída sobre placas dorsales de la cabeza de A. ameiva.

Distan	Distancia Descripción de las variables		Varianza acumulada (%)				Coeficientes alométricos	
		90,24	92,84	95,18	96,40	_		
		CP1	CP2	CP3	CP4	Coeficiente	Alometría	
1-2	Unión inferior nasal - Final nasal der.	0,111	0,027	-0,028	0,040	0,636	Negativa	
1-15	Unión inferior nasal - Final nasal izq.	0,122	-0,121	-0,122	0,404	0,700	Negativa	
15-2	Final nasal izq Final nasal der.	0,167	0,178	-0,199	-0,125	0,961	Negativa	
2-3	Final nasal der prefrontal der.	0,140	-0,002	-0,171	0,242	0,801	Negativa	
3-14	prefrontal der prefrontal izq.	0,137	-0,069	0,072	-0,003	0,797	Negativa	
14-15	prefrontral der Final nasal izq.	0,065	0,054	-0,104	-0,046	0,365	Negativa	
15-3	Final nasal izq prefrontral der.	0,213	0,405	0,392	-0,036	1,237	Positiva	
2-14	Final nasal der prefrontal der.	0,203	-0,036	-0,082	-0,268	1,185	Positiva	
3-4	prefrontal der 1er supraocular der.	0,215	0,053	0,004	-0,136	1,232	Positiva	
4-13	1er supraocular der 1er supraocular izq.	0,211	0,061	-0,005	-0,110	1,210	Positiva	
13-14	1er supraocular izq prefrontal der.	0,211	0,044	0,015	-0,116	1,212	Positiva	
14-4	prefrontal der 1er supraocular der.	0,208	0,037	0,007	-0,038	1,196	Positiva	
13-3	1er supraocular izq prefrontal der.	0,220	-0,445	0,414	0,045	1,265	Positiva	
13-12	1er supraocular izq Final 1er supraocular izq.	0,223	-0,354	0,302	0,165	1,281	Positiva	
13-5	1er supraocular izq Final 1er supraocular der.	0,187	0,002	-0,038	0,118	1,072	Positiva	
12-4	Final 1er supraocular izq 1er supraocular der.	0,194	0,085	-0,149	0,045	1,113	Positiva	
12-5	Final 1er supraocular izq Final supraocular der.	0,165	0,013	-0,112	0,120	0,946	Negativa	
5-6	Final 1er supraocular der Final 2gd supraocular der.	0,167	-0,049	-0,108	0,221	0,960	Negativa	
12-6	Final 1er supraocular izq Final 2gd supraocular der.	0,125	-0,115	-0,075	0,340	0,715	Negativa	
11-5	Final 2gd supra ocular izq Final 1er supraocular der.	0,170	0,204	-0,260	0,003	0,975	Isometría	
11-6	Final 2gd supra ocular izq Final 2gd supraocular der.	0,139	-0,052	-0,091	0,156	0,799	Negativa	
11-12	Final 2gd supra ocular izq Final 2gd supraocular izq.	0,127	-0,054	0,029	-0,048	0,784	Negativa	
10-6	3er supra ocular izq Final 2gd supraocular der.	0,067	0,136	-0,009	0,011	0,385	Negativa	
10-11	3er supra ocular izq Final 2gd supraocular izq.	0,200	0,340	0,323	-0,081	1,150	Positiva	
10-7	3er supra ocular izq 3er supraocular der.	0,118	-0,431	-0,379	-0,498	0,676	Negativa	
11-7	Final 2gd supraocular izq 3er supraocular der.	0,212	-0,198	0,200	-0,232	1,216	Positiva	
6-7	Final 2gd supraocular der 3er supraocular der.	0,215	0,049	0,018	-0,142	1,233	Positiva	
8-7	Final parietal der 3er supraocular der.	0,206	0,034	-0,033	-0,098	1,185	Positiva	
8-9	Final parietal der Final parietal izq.	0,197	0,017	-0,077	0,087	1,133	Positiva	
10-9	3er supra ocular izq Final parietal izq.	0,195	0,116	-0,182	0,045	1,117	Positiva	
7-9	3er supra ocular der Final parietal izq.	0,168	-0,024	-0,102	0,199	0,964	Negativa	
10-8	3er supra ocular izq Final parietal der.	0,144	0,013	-0,067	0,039	0,827	Negativa	
4-5	Final 1er supraocular der 1er supraocular der.	0,100	0,013	-0,052	0,010	0,572	Negativa	

Tabla 2. Análisis de Componentes Principales (ACP) y coeficientes alométricos para la cercha construida sobre las placas ventrales de *A. ameiva*.

Di	stancia	Descripción de las variables	Vai	rianza acı	ımulada	peficientes alométricos		
			94.15	96.58	98.10	98.84		
			CP1	CP2	P3	CP4	Coeficiente	Alometría
16-17 Unión mental postmental izq-Unión mental postmental der.			0,142	0,077	0,039	-0,077	0,652	Negativa
16-18 Unión mental postmental izqUnión postmental 1er barbilla der.			0,134	0,039	0,457	-0,123	0,614	Negativa
17-18 Unión mental postmental derUnión postmental 1er barbilla der.			0,176	-0,294	-0,405	-0,173	0,808	Negativa
25-17 Unión postmental ler barbilla izq Unión mental postmental der.			0,187	0,150	0,276	-0,021	0,856	Negativa
25-18 Unión postmental 1er barbilla izqUnión postmental 1er barbilla der.			0,224	0,489	-0,067	-0,428	1,025	Isometría
25-16 <b>U</b>	Unión postmer	ntal 1er barbilla izqUnión mental postmental izq.	0,323	0,174	-0,059	0,255	1,482	Positiva
18-19 <b>U</b>	Jnión postme	ental 1er barbilla der 1er y 2gd barbilla der.	0,224	0,380	-0,135	-0,391	1,024	Isometría
25-19 <b>U</b>	Jnión postme	ental 1er barbilla izq 1er y 2gd barbilla der.	0,195	0,201	0,195	0,185	0,892	Negativa
24-18 ler y 2gd barbilla izq Unión postmental ler barbilla der.			0,171	-0,308	-0,220	-0,376	0,781	Negativo
24-19	1er y 2gd b	barbilla izq 1er y 2gd barbilla der.	0,136	-0,287	0,327	-0,195	0,624	Negativo
24-20	1er y 2gd l	barbilla izq 2gd y 3er barbilla der.	0,177	-0,090	0,334	-0,127	0,811	Negativo
19-23	1er y 2gd ł	barbilla der 2gd y 3er barbilla der.	0,175	-0,066	0,150	-0,010	0,804	Negativo
24-23	1er y 2gd l	barbilla izq 2gd y 3er barbilla izq.	0,216	-0,202	-0,180	-0,014	0,988	Isometría
23-20	2gd y 3er l	barbilla izq 2gd y 3er barbilla der.	0,215	-0,184	-0,138	0,101	0,984	Isometría
19-20	1er y 2gd b	barbilla der 2gd y 3er barbilla der.	0,251	-0,068	-0,037	0,227	1,147	Positiva
23-21	2gd y 3er l	barbilla izq Final 3er barbilla der.	0,261	-0,086	-0,039	0,324	1,194	Positiva
22-21	Final 3er b	arbilla izq Final 3er barbilla der.	0,301	0,149	-0,086	0,146	1,377	Positiva
22-20	Final 3er b	arbilla izq 2gd y 3er barbilla der.	0,302	0,115	-0,073	0,152	1,382	Positiva
23-22	2gd y 3er b	parbilla izq Final 3er barbilla izq.	0,251	-0,068	-0,037	0,227	1,147	Positiva
24-25	ler y <sup>2</sup> gd baı	rbilla izq-Únión postmental 1er barbilla izq.	0,213	-0,253	-0,127	-0,195	0,977	Isometría
21-20		parbilla der 1er y 2gd barbilla der.	0,177	-0,090	0,334	-0,127	0,811	Negativa

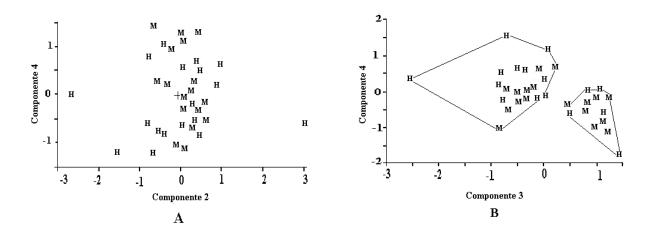
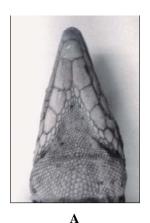


Figura 2. Componentes principales para las placas dorsales de la cabeza de A. ameiva. A (cercha dorsal). B (cercha ventral). H = Hembra, M = Macho.

Sólo se encontraron cinco isometrías, localizadas en la zona donde se empiezan a separar las dos placas postmentales o sínfisis mandibular y comienzan a formarse las dos líneas de placas de la barbilla; esto parece indicar que esta zona de la mandíbula presenta una tasa de desarrollo menor al resto del cuerpo.

Las variables en el contorno mandibular (ventral) indican la existencia de dos morfotipos distintos en la población analizada de *Ameiva ameiva*: uno de estos morfotipos presenta un ancho mandibular más estrecho (Figura 3A) y concuerda con la morfología descrita para la especie por Avila-Pires (1985). El otro morfotipo presenta una mandíbula más ancha, más acentuada en los machos (Figura 3B). Los machos presentan una mandíbula más ancha debido al mayor tamaño corporal y a la mayor actividad de forrajeo que exhiben en la búsqueda de presa más grandes, lo cual podría generar diferencias biomecánicas en la mandíbula.



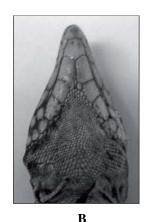


Figura. 3. Vista ventral de la cabeza de *A. ameiva*, mostrando dos patrones morfológicos diferentes en las placas de la barbilla. (A) ancho menor y (B) ancho mayor.

Estos resultados plantean una nueva vía para investigar las causas de las diferencias entre sexos y dentro de los dos morfotipos encontrados en la población y pueden relacionarse con lo reportado sobre el dimorfismo sexual en lagartos y otros grupos de vertebrados en los cuales el tamaño de la cabeza es mayor en los machos (Vitt 1983; Cooper y Vitt 1989). La existencia de dos grupos en la población, bajo un ambiente probablemente estable, es difícil de explicar, aunque varios autores han demostrado que la evolución morfológica de los lagartos del género *Tropidurus* de América del Sur, ha ocurrido como una adaptación a los ambientes rocosos provenientes del ambiente de sabana, los que ocupan afloramientos

rocosos son morfológicamente más comprimidos dorsoventralmente y presentan miembros traseros más largos, que los que habitan ambientes de sabana. Posiblemente, esto sea debido a que la superficie de las rocas provee un mayor número de microhábitats que las gramíneas de la sabana (Vitt *et al.* 1997).

Se puede inferir que si no ha habido diferencias en la utilización de microhábitats, una combinación entre la competencia por el alimento y la diversidad de presas ingeridas, podrían generar diferencias morfológicas en la estructura de la mandíbula, pues es bien conocido que los miembros de la familia Teiidae pueden ingerir una amplia diversidad de presas e invertebrados, incluyendo otras especies de lagartos (Vitt y Colli 1994; Vitt y Carvalho 1995).

La presencia en la población estudiada de dos morfotipos bien definidos (Figura 2B) plantea la posible existencia de una divergencia simpatrica en la morfología trófica de los individuos, probablemente esto se deba a la existencia de una segregación de las presas de acuerdo a su tamaño. El desplazamiento en un carácter morfológico debido a factores ecológicos dentro de poblaciones simpatricas puede ser acelerado por competición entre individuos, constituyéndose por selección natural en importantes fuentes de evolución. Algunos estudios apuntan hacia la posible presencia del tal condición, específicamente el de las salamandras Plethodon cinereus y Plethodon hoffmani, en las cuales las diferencias biomecánicas observadas en el cierre de las mandíbulas se asociaron con las diferencias en el consumo de presas y el desplazamiento del carácter observado se correlacionó con la ecología funcional (Adams y Rohlf 2000).

La presencia de estos dos morfotipos en la población estudiada puede tener relación con la amplia variación fenológica reportada para algunas familias de lagartos, en particular de la Teiidae, la cual ha motivado el señalamiento de complejo de especies para algunos géneros. No obstante, la tasa de diferenciación morfológica dentro de cada familia, parece depender más del taxón considerado que de la diferenciación ecológica (Irschick *et al.* 1997).

#### **AGRADECIMIENTOS**

Deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente por el financiamiento parcial del presente estudio a través del proyecto CI-5-1001-1021/01, II etapa.

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams D.C.; Rohlf F.J. 2000. Ecological character displacement in *Plethodon*: Biomechanical differences found from a geometric morphometric study. PNAS. 97: 4106-4111.
- AVILA-PIRES T. C. 1985. Lizards of Brasilian Amazonia (Reptilia; Squamata). Zoologische Verhandelingen Leiden, 299: 1-706.
- BOOKSTEIN F. 1982. Foundations of Morphometric. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 451-470.
- BOOKSTEIN F. L.; CHERNOFF B.; ELDER R.; HUMPHRIES J.; SMITH G.; STRAUSS R. 1985. Morphometrics in evolutionary biology. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Michigan, pp. 277.
- Bulla L. 1990. Guía de laboratorio: interpretación de análisis de componentes principales. Ecología Cuantitativa. Esc. de Biología, Fac. de Ciencias, UCV., Caracas. Mimeografíado, pp. 26.
- COOPER W. E.; VITT L. J. 1989. Sexual dimorphism of head and body size in iguanid lizard: paradoxical results. Am. Nat. 133: 729-735.
- Ewel J. J.; Madriz A.; Tosi J. A. 1976. Zonas de vida en Venezuela. M.A.C. Dirección de investigación. Fonaiap, Caracas, pp. 270.
- Peters J.; Donoso-Barros R. 1970. Catalogue of the Neotropical squamata: Part II. Lizards and Amphisbaenians. Bull. U.S. Nat. Mus. 297: i-viii+pp. 293.
- González L. A.; Prieto A. 1997. Hábitos alimentarios del lagarto *Ameiva ameiva melanocephala* Babour y Noble, 1915 (Sauria: Teiidae), en un bosque

- húmedo del estado Miranda, Venezuela. Memoria Soc. Cienc. Nat. La Salle, 57: 15-23.
- IRSCHIK D. J.; VITT L. J.; ZANI P.; J. B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and West Indian *Anolis* lizards. Ecology, 78:2191-2203.
- JOLICOEUR P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. Biometric, 19: 497-499.
- Martínez L.; López-Rojas H.; Bonilla-Rivero A. 2001. Comparación cuantitativa de los cambios morfológicos en las ontogenias de *Roeboides dayi* (Steindachner, 1878), *Roeboides affinis* (Gunther, 1864) y *Charax notulatus*, (Lucena 1987) (Characidae, Characinae) en Venezuela. Acta Biol. Venez. 21: 11-22.
- STRAUSS R.E.; BOOKSTEIN F. L. 1982. The truss: body from reconstructions in morphometrics. Syst. Zool. 31: 113-135.
- VITT L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. Copeia. 359-360.
- VITT L. J.; COLLI G. R. 1994. Geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. Can. J. Zool. 72: 1986-2008.
- VITT L. J.; CARVALHO C. U. 1995. Carvalho Niche particioning in a tropical wet season: Lizard in the lavrado area of northern Brazil. Copeia, 1995: 305-329.
- VITT, L. J.; CALDWELL, J. P.; ZANI, P. A.; TITUS, T. A. 1997.

  The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*.

  Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 94: 3828-3832.