



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México

Sexual dimorphism of *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) in the south of the State of Mexico, Mexico

MAGDALENA AGUILAR-MORENO¹, FELIPE DE J. RODRÍGUEZ-ROMERO¹, ANDRÉS ARAGÓN-MARTÍNEZ², JOSÉ A. MUÑOZ-MANZANO¹, GISELA GRANADOS-GONZÁLEZ¹ & OSWALDO HERNÁNDEZ-GALLEGOS¹ *

¹ Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Instituto Literario 100, Colonia Centro, C. P. 50000, Toluca, Estado de México, Universidad Autónoma del Estado de México, México

² Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Instituto Literario 100, Colonia Centro, C. P. 50000, Toluca, Estado de México, Universidad Autónoma del Estado de México, México

*Autor correspondiente: ohg@uaemex.mx

RESUMEN

El dimorfismo sexual es una característica extendida en lacertilios y se relaciona con la adecuación de los individuos. En este estudio se analizó si *Aspidoscelis costata costata* (Squamata) presenta dimorfismo sexual al sur del Estado de México, México, especialmente en relación a su forma corporal altamente conservada dentro de la familia Teiidae. La población estudiada habita a 1500 msnm. Se utilizaron individuos adultos que fueron capturados y liberados durante estudios ecológicos. Para cada individuo se registró la longitud hocico-cloaca, el peso corporal, largo de la cabeza, ancho de la cabeza, alto de la cabeza, longitud del fémur y distancia interaxilar. Los análisis realizados indicaron que los machos fueron más grandes en longitud hocico-cloaca y peso; además presentaron dimensiones más grandes en cabeza y fémur que hembras de la misma longitud hocico-cloaca. La distancia interaxilar fue mayor en hembras que en machos de la misma longitud hocico-cloaca. El dimorfismo sexual de *A. costata costata* puede explicarse por selección sexual y selección por fecundidad.

Palabras clave: reptiles, selección por fecundidad, selección sexual.

ABSTRACT

Sexual dimorphism is a widespread characteristic in lizards, and it has been related to the individual fitness. Sexual dimorphism was investigated in *Aspidoscelis costata costata* (Squamata) to the south of the State of Mexico, Mexico, relating to its body proportions highly similar within the Teiidae. Study area was located at 1500 m. Adult individuals from mark-recapture study were used. Morphometric characteristics were measured in individuals of *A. costata costata*: snout-vent length, mass, head length, head width, head height, femur length and interlimb length. Males were larger than females for SVL and mass. At the same body, males had longer heads and femur and shorter interlimb length than did conspecific females. The sexual dimorphism of *A. costata costata* can be explained by selection sexual selection and fecundity selection.

Key words: fecundity selection, reptiles, sexual selection.

INTRODUCCIÓN

El dimorfismo sexual es un atributo que se relaciona directamente con la adecuación de los individuos, por lo que su estudio resulta importante (Shine 1989). En las especies de la familia Teiidae (Squamata) se ha registrado dimorfismo sexual en la cabeza, el cuerpo y otras estructuras anatómicas (Vitt 1983, Anderson & Vitt 1990) y se ha sugerido que este se relaciona principalmente con la selección sexual (Shine 1989, Andersson 1994). Sin embargo, existen otros mecanismos

alternos que pueden explicar el dimorfismo sexual, como la selección por fecundidad (Olsson et al. 2002) y la divergencia ecológica (Shine 1989).

Diversos estudios han sugerido que la competencia intrasexual entre machos es un factor que contribuye a un cuerpo grande en los machos de muchas especies de lacertilios (Stamps 1983, Shine 1989, Anderson & Vitt 1990, Cooper & Vitt 1993). La selección intrasexual puede favorecer un tamaño grande del cuerpo y características relacionadas con el combate, especialmente el

tamaño de la cabeza (Trivers 1972, Stamps 1983, Carothers 1984, Anderson & Vitt 1990). Una cabeza grande permite a los machos dominantes salvaguardar territorios de mayor tamaño (Trivers 1972), tener hembras e incrementar su progenie (Stamps 1983) y así obtener un estatus jerárquicamente superior (Carothers 1984).

El mecanismo de selección intersexual es promovido por las hembras debido a que son las que limitan las oportunidades de apareamiento (Darwin 1871). Estudios en lagartijas indican que las hembras muestran preferencia por machos grandes, debido a la fuerte relación que existe entre tamaño del cuerpo y la eficacia en las competencias que otorga a los machos (Cooper & Vitt 1993, Censky 1997). Asimismo, de acuerdo a la hipótesis de los buenos genes (Andersson & Simons 2006), las hembras seleccionan machos grandes debido a una genética superior, ya que el poseer un cuerpo grande demuestra que han sobrevivido durante varios años (Vitt & Cooper 1985). Cabe señalar que la evidencia disponible acerca de la selección ejercida por las hembras es controversial, ya que puede indicar que seleccionan a los machos con base en su fenotipo (Cooper & Vitt 1993, Censky 1997, Hamilton & Sullivan 2005, Husak & Fox 2008), o que dicha selección es prácticamente nula o inexistente (Tokarz 1995, Lebas & Marshall 2001, Barbosa et al. 2006).

El dimorfismo sexual también puede vincularse con la fecundidad, la cual puede ser favorecida por la selección natural mediante diferentes mecanismos (Darwin 1871). Uno de ellos se refiere al incremento en el tamaño de la hembra o en estructuras relacionadas con la descendencia (Olsson et al. 2002). Este mecanismo ha sido tradicionalmente referido como hipótesis de ventaja para la fecundidad (Trivers 1972), que es dirigida por la selección natural para maximizar el tamaño de la nidada en un suceso reproductor (Vitt 1986). Una idea implícita en esta hipótesis es que existe una relación positiva entre la fecundidad, el tamaño del cuerpo de la hembra, y variables asociadas como baja frecuencia reproductora, viviparidad, corta estación reproductora y latitudes altas (Fitch 1970).

La lagartija *Aspidoscelis costata* contiene ocho subespecies (Maslin & Secoy 1986). Una

de las subespecies, la más sureña *Aspidoscelis costata costata* (Cope 1878) se localiza al centro sur de México (Duellman & Zweifel 1962, Maslin & Secoy 1986, Rodríguez-Romero et al. 2003). Diversos estudios recientes indican que *A. costata costata* presenta baja sobrevivencia anual (Rubio-Blanco 2007), cambio estacional en la coloración dorsal (Domínguez-Vega 2008), y el tamaño más alto de nidada para las especies del género (Pérez-Almazán 2007). La información disponible indica que las especies de la familia Teiidae presentan una morfología altamente conservadora, ya que modifican principalmente LHC pero no su forma corporal (Vitt & Pianka 2004). Aquí se documenta el dimorfismo sexual de *A. costata costata* (mediante el uso de una técnica no invasiva) y se hace hincapié en que la morfología conservadora puede variar, ya que las hembras incrementan significativamente la distancia interaxilar, aparentemente como consecuencia de su inusual elevado tamaño de nidada. Documentar el dimorfismo sexual en *A. costata costata* es relevante por: la carencia de información al respecto para lagartijas mexicanas, para la realización de estudios comparativos de dimorfismo sexual (Cox et al. 2003, Cox et al. 2007) y por la desaparición de especies y/o poblaciones de lagartijas en México debido al cambio climático (Sinervo et al. 2010).

MÉTODOS

Área de estudio

El sitio de estudio se encuentra ubicado en una localidad del municipio de Tonatico (18°48' N, 99°40' O), en la parte sur del Estado de México, México a una altitud cercana a 1500 msnm. La zona de estudio se encuentra bajo la influencia de un clima semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano y una temperatura media anual de 28 °C. El tipo de vegetación que predomina es la selva baja (Vázquez 1999, INEGI 2001).

Especímenes examinados y variables morfométricas

Los individuos examinados provienen de estudios de captura-marcaje-recaptura realizados entre 2006 y 2009 en Tonatico. Los individuos utilizados fueron capturados mediante una trampa de desvío. Para cada individuo adulto se registró la longitud hocico-cloaca (LHC) con una regla plástica (1 mm) y el peso corporal con una Pesola (0.1 g). Se tomaron cinco medidas

morfométricas con un vernier digital Mitutoyo (0.1 mm): (1) largo de la cabeza (LC, longitud desde la punta del hocico hasta el margen posterior de la membrana timpánica); (2) ancho de la cabeza (AC, longitud desde el borde supraocular derecho al izquierdo, donde se aprecia la región más ancha de la cabeza); (3) alto de la cabeza (AIC, longitud a la altura de la abertura auricular); (4) longitud del fémur (LF, longitud desde la ingle hasta la rodilla) y (5) distancia interaxilar (DIA, distancia entre miembros anteriores y posteriores). Las variables utilizadas fueron seleccionadas de acuerdo a estudios previos de dimorfismo sexual (Olsson et al. 2002, Gvoždík & Van Damme 2003). Una vez registrados los datos, cada individuo se marcó permanentemente por ectomización de falanges (Tinkle 1967) y se liberó en el sitio donde se encontró. El sexo fue determinado por el tamaño de las escamas postcloacales (los machos presentaron escamas notablemente mayores que las hembras; Ashton 2003) y/o por la presencia de hemipenes.

Análisis estadísticos

Para cumplir con los criterios de normalidad y homocedasticidad de las variables, previo a los análisis se realizó una transformación logarítmica de las variables utilizadas. Las variables morfométricas se compararon con una t de Student o en su caso con una prueba equivalente no paramétrica. Se realizaron análisis de regresión para ver el incremento de LC, AC, AIC, LF y DIA respecto a la LHC y al sexo. Se utilizaron análisis de la covarianza (ANCOVAs) para evaluar el dimorfismo sexual y analizar las relaciones de las variables morfométricas donde el sexo fue la variable nominal. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo en el programa Statgraphics (versión 5.0).

RESULTADOS

Los análisis incluyeron un total de 158 individuos diferentes (78 machos y 80 hembras). El macho más pequeño adulto tuvo 76 mm LHC y la hembra 69 mm LCH. Se encontraron diferencias significativas en LHC, peso, LC, AC, AIC, LF y DIA, los machos presentaron los valores más altos en cada variable (Tabla 1). En ambos sexos la LHC se correlacionó positivamente con LC, AC, AIC, LF y DIA (Tabla 2). Las comparaciones entre sexos de las pendientes de las regresiones indicaron diferencias significativas para LC, AC y AIC (Tabla 2). Los ANCOVAs indicaron que el incremento en LC, AC y AIC con el incremento en LHC fue significativamente más grande en machos que en hembras (Figs. 1A-1C; Tablas 1 y 2). Las pendientes para la LF no fueron diferentes entre sexos, sin embargo las ordenadas al origen fueron significativamente diferentes ($P < 0.0001$) y los machos presentaron mayor LF (Fig. 1D; Tablas 1 y 2). El ANCOVA indicó diferencias entre sexos para las pendientes de la DIA (Tabla 2), por lo que el incremento en la DIA con el incremento en LHC fue significativamente más grande en hembras que en machos (Fig. 1E) y el mayor promedio de la DIA en los machos (Cuadro 1)

TABLA 1

Comparación de los valores de LHC, peso, cabeza, fémur y cuerpo de machos adultos y hembras adultas de *Aspidoscelis costata costata*. Clave de abreviaciones: LHC, longitud hocico-cloaca; LC, largo de la cabeza; AC, ancho de la cabeza; AIC, alto de la cabeza; LF, longitud del fémur; DIA, distancia interaxilar.

Comparison of SVL, weight, head, femur and body of adult males and adult females *Aspidoscelis costata costata*. Key to abbreviations: LHC, snout-vent length; LC, head length; AC, head width; AIC, head height; LF, femur length; DIA, interlimb length.

Característica	Machos		Hembras		t	P
	n	$\bar{X} \pm DE$ (intervalo)	n	$\bar{X} \pm DE$ (intervalo)		
LHC	78	101.8 \pm 14.5 (76-130)	80	89.5 \pm 10.4 (69-110)	5.86	< 0.0001
Peso	78	32.4 \pm 14.1 (11.3-60)	79	21.3 \pm 8.2 (7.8-40.5)	5.67	< 0.0001
LC	76	25.8 \pm 4.0 (18.6-34.5)	74	21.1 \pm 2.4 (16.4-26.4)	8.35	< 0.0001
AC	74	14.4 \pm 3.2 (8.8-22.8)	77	11.0 \pm 1.6 (7.6-15.0)	7.72	< 0.0001
AIC	75	12.9 \pm 2.5 (8.4-19.4)	75	10.0 \pm 1.2 (7.5-12.7)	8.40	< 0.0001
LF	74	18.3 \pm 2.8 (13.5-25.4)	76	15.2 \pm 1.9 (11.1-20.5)	7.93	< 0.0001
DIA	73	49.1 \pm 8.2 (30.7-72.2)	77	46.1 \pm 7.3 (31.4-63.2)	2.1	0.037

es resultado de su mayor LHC. Las diferencias en LC, AC, AIC, LF y DIA no solo se relacionan al dimorfismo sexual en LHC, sino obedecen a una diferencia alométrica de proporciones corporales (Figs. 1A-1E; Tablas 1 y 2).

DISCUSIÓN

En varias familias de lagartijas como Tropicuridae, Iguanidae, Varanidae y Teiidae un mayor tamaño en los machos parece una regla general (Cox et al. 2007). La evidencia disponible indica que esto es cierto en *A. costata costata*, ya que los machos fueron de mayor LHC y peso que las hembras. Además, los machos de *A. costata costata* presentaron mayor LC, AC, AIC y LF que hembras del mismo tamaño, mientras que las hembras presentaron mayor DIA en relación a machos del mismo tamaño. Estos resultados son consistentes con diversos estudios en lagartijas, en donde los machos presentan cabezas más grandes que las hembras y el tronco es mayor en las hembras (Olsson et al. 2002, Sánchez-Carpio 2010). Dentro del género *Aspidoscelis* (grupo *sexlineata*) se ha registrado dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo y la cabeza (Anderson & Vitt 1990, Ancona-Martínez 2005). De acuerdo a estudios de

dimorfismo sexual, el dimorfismo en *A. costata costata* puede explicarse por dos mecanismos: 1) selección sexual y 2) selección por fecundidad.

Selección sexual

Como lo documentan Gvoždík & Van Damme (2003), el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza en los individuos adultos, surge de un crecimiento diferencial en la región postorbital de la cabeza (mayor en machos), lugar donde se lleva a cabo la inserción de los músculos abductores de la mandíbula encargados de proporcionar la fuerza de la mordida. En lacertilios, las mandíbulas son utilizadas en los combates entre machos (Mouton et al. 1999) y su tamaño proporciona ventaja en la captura de la hembra y éxito reproductor (Anderson & Vitt 1990, Cooper & Vitt 1993, Braña 1996, Gvoždík & Van Damme 2003). Tomando como base los estudios anteriores, en especies territoriales como *A. costata costata* (Aguilar-Moreno 2009), la selección sexual podría favorecer una cabeza grande en los machos, si las diferencias en la habilidad en los enfrentamientos se traducen en la capacidad para mantener un territorio (Trivers 1972) y ganar en los encuentros agonísticos intrasexuales (Stamps 1983,

TABLA 2

Estadísticos de regresión y comparación de pendientes de regresión de las relaciones entre cabeza, fémur y cuerpo de machos y hembras de *Aspidoscelis costata costata*. Clave de abreviaciones: LC, largo de la cabeza; AC, ancho de la cabeza; AIC, alto de la cabeza; LF, longitud del fémur; DIA, distancia interaxilar; M, machos; H, hembras.

Regression statistics and comparison of regression slopes of the relationships among head, femur and body dimensions and snout-vent length of male and female *Aspidoscelis costata costata*. Key to abbreviations: LC, head length; AC, head width; AIC, head height; LF, femur length; DIA, interlimb length; M, male; H, female.

Característica	Sexo	Regresión					ANCOVA (comparación de pendientes)		
		R ²	F	gl	Pendiente	Ordenada	F	gl	P
LC	M	90.2	685.6	1,74	1.02	-1.48	4.4	1,146	0.037
	H	84.4	390.2	1,72	0.88	-0.89			
AC	M	77.1	245.8	1,73	1.36	-3.61	8.7	1,147	0.004
	H	51.6	78.8	1,74	0.91	-1.68			
AIC	M	77.1	249.2	1,74	1.17	-2.86	13.4	1,146	0.0004
	H	47.8	65.9	1,72	0.71	-0.88			
LF	M	73.0	197.4	1,73	0.87	-1.11	0.97	1,146	0.3268
	H	52.5	80.8	1,73	0.77	-0.72			
DIA	M	68.2	154.6	1,72	0.95	-0.50	5.3	1,146	0.0234
	H	78.4	269.1	1,74	1.19	-1.52			

Carothers 1984, Shine 1989, Anderson & Vitt 1990, Andersson 1994). Con ello, las hembras también se verían beneficiadas al elegir machos ganadores (para excepciones de elección de las hembras ver Tokarz 1995, Lebas & Marshall 2001, Barbosa et al. 2006),

que exponen una superioridad genética, o bien porque pueden poseer recursos ventajosos para las hembras o su descendencia (Cooper & Vitt 1993). También podrían excluir a otros machos, por consecuente tener un mayor acceso a las hembras y copular más

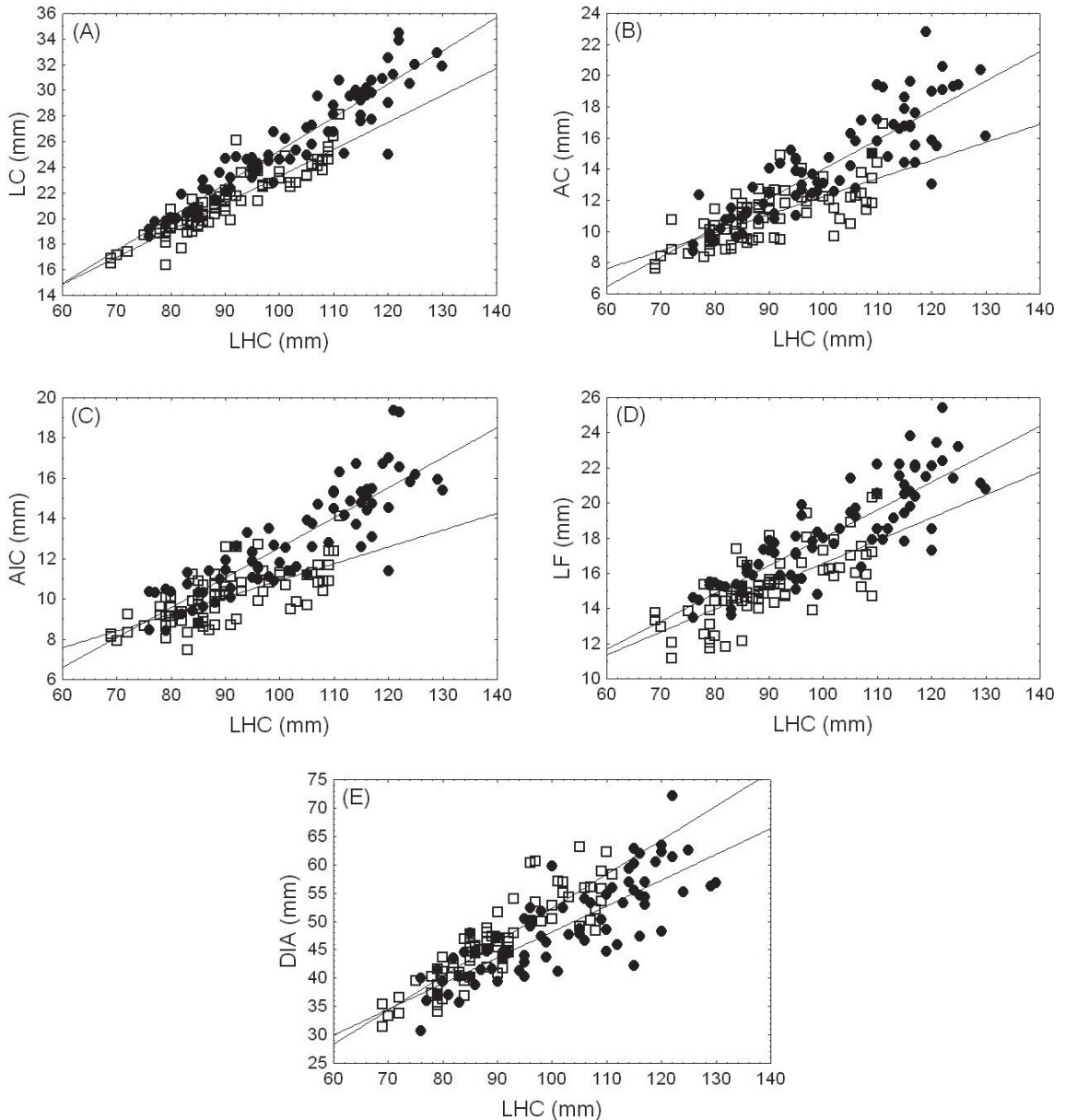


Fig. 1: Regresión del largo de la cabeza, LC (A), ancho de la cabeza, AC (B), alto de la cabeza, AIC (C), longitud del fémur, LF (D) y distancia interaxilar, DIA (E) y la longitud hocico-cloaca (LHC) para machos adultos y hembras adultas de *Aspidoscelis costata costata*. Círculos cerrados: machos; cuadros abiertos: hembras.

Regression of head length, LC (A), head width, AC (B), head height, AIC (C), femur length, LF (D) and interlimb length, DIA (E) against snout-vent length (LHC) for adult males and adult females of *Aspidoscelis costata costata*. Closed circles: males; open squares: females.

frecuentemente que otros machos, limitándolos de esta manera de oportunidades de apareamiento. Además de la obtención de un estatus jerárquicamente superior (Carothers 1984). Una cabeza grande se convierte entonces en una prioridad para el éxito en el apareamiento y finalmente en el éxito reproductor de los machos de *A. costata costata*.

La divergencia trófica entre sexos se ha discutido como una posible fuerza selectiva que reduce la competencia intraespecífica (Schoener 1967, Shine 1989, Andersson 1994, Braña 1996). Cuando los recursos están limitados, el tamaño de la cabeza puede estar relacionado con el tipo de presa consumida (Slatkin 1984, Braña 1996). En *A. costata costata* se sugiere que la hipótesis de la divergencia trófica no explica el dimorfismo sexual de la cabeza, ya que existe amplio solapamiento trófico entre sexos (Muñoz-Manzano 2010).

Cabe señalar que otras hipótesis pueden ser no excluyentes para el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza de *A. costata costata*. Mesquita & Colli (2003) sugieren que el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza puede ser una característica plesiomórfica dentro de la Familia Teiidae. La evidencia disponible: (1) territorialidad en los machos, (2) encuentros agonísticos con machos rivales (elevada incidencia de cicatrices en los machos, Aguilar-Moreno 2009) y (3) amplia similitud de la dieta entre sexos, apoya que la selección sexual puede estar favoreciendo un tamaño de cabeza grande en los machos de *A. costata costata*.

En las especies en que la selección sexual es muy intensa, se favorecen los rasgos que refuerzan en los machos, las habilidades para adquirir territorios, atraer a las hembras o escapar de los depredadores (Olsson et al. 2002). Lo anterior, se consigue con extremidades posteriores más largas (i.e. LF mayor), que faciliten la locomoción terrestre y permitan mayor velocidad de carrera. Los machos de *A. costata costata* presentan una mayor LF que las hembras de la misma talla, además son territoriales, por lo que posiblemente involucren una porción grande del tiempo en los despliegues de defensa y en la búsqueda de las hembras (Aguilar-Moreno 2009). Como resultado, los machos de *A.*

costata costata pueden requerir de una velocidad de carrera eficiente para escapar hábilmente de los depredadores, destreza que es conferida por miembros más largos y robustos. Otra fuerza que puede promover dimorfismo sexual en la LF en *A. costata costata*, es una ocupación diferencial del ambiente. Butler et al. (2000) establecen que los sexos pueden adaptarse en forma diferencial al ambiente, evolucionando en una morfología de acuerdo al hábitat. Un estudio del uso de microhábitat, ayudará a evaluar los determinantes del dimorfismo sexual en la LF en *A. costata costata*.

Selección por fecundidad

Existe una fuerte presión de selección en el cuerpo de las hembras de *A. costata costata*. Cuando se compararon hembras y machos de la misma LHC, las hembras tienen una DIA significativamente más larga. Vitt (1986) sugiere que en especies que se reproducen con baja frecuencia, como es el caso de las hembras de *A. costata costata* donde no existe evidencia de nidadas múltiples por estación reproductora (Pérez-Almazán 2007), deberían de experimentar una selección por fecundidad. Lo anterior implica que se seleccionaría un tamaño mayor de cuerpo o de características relacionadas con la fecundidad (i.e. DIA), con el objetivo de maximizar el tamaño de la nidada en cada suceso reproductor. Además, un mayor tamaño de DIA (lugar donde se almacena la descendencia), es necesario en las hembras de *A. costata costata*, debido a que poseen el tamaño de nidada más alto del género: 7.6 ± 0.55 (EE) huevos (Pérez-Almazán 2007).

El dimorfismo sexual en la DIA puede ser un fenómeno extendido en lacertilios (Olsson et al. 2002, Kaliontzopoulou et al. 2010). Sin embargo, dicha ampliación del área abdominal puede resultar atípica, para la forma corporal conservadora de los miembros de la Familia Teiidae, donde el tamaño de nidada es bajo debido al modo de forrajeo activo (Vitt & Pianka 2004). Cabe señalar que *A. costata costata* en Tonatico, Estado de México presenta otras características atípicas para su modo de forrajeo: elevado tamaño de nidada (Pérez-Almazán 2007) y una coloración dorsal que cambia estacionalmente y coincide con el

sustrato, lo que implica una función de crípsis (Domínguez-Vega 2008); ambas características son inusuales para un modo de forrajeo activo, que involucra altos índices metabólicos, morfología aerodinámica y tácticas de escape antidepredatorias, como una elevada velocidad de carrera (Huey & Pianka 1981).

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestra sincera gratitud a Fernando Ordorica por las facilidades otorgadas para realizar este estudio. A T. Rubio, H. Domínguez, V. Mundo y C. Pérez, por su apreciable y valiosa colaboración en la toma de datos en el campo. Por el apoyo otorgado a los proyectos 2295/2006 y 2620/2008 de la Universidad Autónoma del Estado de México.

LITERATURA CITADA

- AGUILAR-MORENO M (2009) Dimorfismo sexual y uso de espacio en *Aspidoscelis costata* (Squamata: Teiidae) en Tonatico, Estado de México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- ANCONA-MARTÍNEZ SI (2005) Costos energéticos del acompañamiento de hembras para los machos de la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- ANDERSON RA & LJ VITT (1990) Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84: 145-157.
- ANDERSSON M (1994) Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- ANDERSSON M & LW SIMONS (2006) Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 296-302.
- ASHTON K (2003) Sexing *Cnemidophorus* lizards using a postanal scale character. *Herpetological Review* 34: 109-111.
- BARBOSA D, E FONT, E DESFILIS & MA CARRETERO (2006) Chemically mediated species recognition in closely related *Podarcis* wall lizards. *Journal of Chemical Ecology* 32: 1587-1598.
- BRANA F (1996) Sexual dimorphism in lacertid lizards: Male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75: 511-523.
- BUTLER MA, W SCHOENER & JB LOSOS (2000) The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean Anolis lizards. *Evolution* 54: 259-272.
- CAROTHERS JH (1984) Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist* 124: 244-254.
- CENSKY EJ (1997) Female mate choice in non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 221-225.
- COOPER WE & LJ VITT (1993) Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour* 45: 683-693.
- COX RM, SL SKELLY & HB JOHN-ALDER (2003) A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653-1669.
- COX RM, MA BUTLER & HB JOHN-ALDER (2007) The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. En: Fairbairn DJ, WU Blanckenhorn & T Szekeley (eds) *Sex, size & gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism*: 38-49. Oxford University Press, Oxford, UK.
- DARWIN CR (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London, UK.
- DOMÍNGUEZ-VEGA H (2008) Variación estacional en la coloración dorsal de *Aspidoscelis costata*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- DUELLMAN WE & RG ZWEIFEL (1962) A synopsis of the lizards of the *sexlineatus* group (genus *Cnemidophorus*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 123: 155-210.
- FITCH HS (1970) Reproductive cycles of lizards and snakes. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications 52: 1-247.
- GVOŽDIK L & R VAN DAMME (2003) Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: A test of two hypotheses. *Journal of Zoology* 259: 7-13.
- HAMILTON PS & BK SULLIVAN (2005) Female mate attraction in ornate tree lizards, *Urosaurus ornatus*: A multivariate analysis. *Animal Behaviour* 69: 219-224.
- HUEY RB & ER PIANKA (1981) Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.
- HUSAK JF & SF FOX (2008) Sexual selection on locomotor performance. *Evolutionary Ecology Research* 10: 213-228.
- INEGI (2001) Síntesis de información geográfica del Estado de México. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- KALIONTZOPOULOU A, MA CARRETERO & GA LLORENTE (2010) Sexual dimorphism in traits related to locomotion: Ontogenetic patterns of variation in *Podarcis* wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 530-543.
- LEBAS NR & NJ MARSHALL (2001) No evidence of female choice for a condition-dependent trait in the agamid lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Behaviour* 138: 965-980.
- MASLIN TP & DM SECOY (1986) A checklist of the lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae). University of Colorado Museum Contributions in Zoology 1: 1-60.
- MESQUITA DO & GR COLLI (2003) The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* 37: 498-509.
- MOUTON PFN, AF FLEMMING & EM KANGA (1999) Grouping behaviour, tail-biting behaviour and sexual dimorphism in the armadillo lizard (*Cordylus cataphractus*) from South Africa. *Journal of Zoology* 249: 1-10.
- MUÑOZ-MANZANO JA (2010) Dieta de *Aspidoscelis costata costata* en el sur del Estado de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- OLSSON M, R SHINE, E WAPSTRA, B UJVARI & T MADSEN (2002) Sexual dimorphism in lizard

- body shape: The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56: 1538-1542.
- PÉREZ-ALMAZÁN C (2007) Algunas características de historia de vida y su relación con la altitud en *A. c. costata*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- RODRÍGUEZ-ROMERO F, O HERNÁNDEZ-GALLEGOS & L LÓPEZ-GONZÁLEZ (2003) *Aspidoscelis costata costata*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 34: 383.
- RUBIO-BLANCO T (2007) Supervivencia, crecimiento y termorregulación de *Aspidoscelis costata* en Tonatico, Estado de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- SÁNCHEZ-CARPIO JM (2010) Dimorfismo sexual y dieta de *Sceloporus bicanthalis* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Nevado de Toluca. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- SCHOENER TW (1967) The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155: 474-477.
- SHINE R (1989) Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.
- SINERVO B, F MÉNDEZ-DE-LA-CRUZ, DB MILES, B HEULIN, E BASTIAANS et al. (2010) Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.
- SLATKIN M (1984) Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38: 622-630.
- STAMPS JA (1983) Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. En: Huey RB, ER Pianka & TW Schoener (eds) *Lizard ecology: Studies of a model organism*: 169-204. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- TINKLE DW (1967) The life and demography of the side blotched lizard *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 132: 1-182.
- TOKARZ RR (1995) Mate choice in lizards: A review. *Herpetological Monographs* 9: 17-40.
- TRIVERS RL (1972) Parental investment and sexual selection. En: Campbell B (ed) *Sexual selection and descent of man: 1871-1971*: 136-207. Aldine Publishing Company, Chicago, USA.
- VÁZQUEZ PO (1999) Tonatico: Monografía municipal. Instituto Mexiquense de Cultura, Estado de México, México.
- VITT LJ (1983) Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard, *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983: 359-366.
- VITT LJ (1986) Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia* 1986: 773-786.
- VITT LJ & WE COOPER (1985) The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: An example of sexual selection. *Journal of Zoology* 63: 995-1002.
- VITT LJ & ER PIANKA (2004) Historical patterns in lizard ecology: What teiids can tell us about lacertids. En: Pérez-Mellado V, N Riera & A Perera (eds) *The biology of lacertid lizards evolutionary and ecological perspectives*: 139-157. Institut Menorqui d' Estudis, Recerca, España.

Editor Asociado: Mario George-Nascimento

Recibido el 16 de febrero de 2009; aceptado el 16 de septiembre de 2010