



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS  
DEL INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

**UNIDAD IRAPUATO**

**Ecomorfología de salamandras Neotropicales**

**Tesis que presenta**

**Lic. Jorge Alejandro López Torres**

Para Obtener el Grado de

**Maestro en Ciencias**

En la Especialidad de

**Biología de Plantas**

**Director de la Tesis: Sean M. Rovito**

Irapuato, Guanajuato

Febrero 2019

El presente trabajo de investigación se desarrolló en el Laboratorio de Genómica y Biodiversidad de Vertebrados en la Unidad de Genómica Avanzada del CINVESTAV Irapuato. Bajo la dirección del Dr. Sean M. Rovito y con la asesoría de la Dra. Angélica Cibrian Jaramillo y la Dra. Tania Hernández Hernández. Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de estudios de maestría número 615700 otorgada durante el periodo comprendido de Septiembre del 2016 a Agosto del 2018.

## **Agradecimientos**

Agradezco a Sean por permitirme ser parte de su laboratorio, por ser tan paciente conmigo y por siempre estar dispuesto a enseñarme muchísimas cosas no relacionadas con ciencia.

Gracias Mayela por su paciencia y por estar al pendiente de mi trabajo en el laboratorio.

Muchas gracias a mi padre y a mi madre por ser los primeros en mostrarme lo maravilloso que es la naturaleza, por apoyarme y guiarme en cada paso de mi vida.

Agradezco a mi hermana, mi tía Julieta y mi abuela Manuela por sus ánimos y por su interés en las salamandras y otros animales.

Gracias Eunice por apoyarme en cada momento y por ayudarme con las mediciones de las salamandras.

Les agradezco mucho a todos mis compañeros de generación y a mis compañeros de laboratorio por ayudarme y contestarme amablemente cada pregunta tonta que hacía y porque puedo contar con ellos en el futuro. Ahora son mis amigos.

## Índice general

Índice general.....	4
Índice de tablas .....	6
Resumen .....	7
Abstract.....	9
1. ANTECEDENTES .....	12
1.1 Evolución convergente .....	12
1.2 Método comparativo filogenético.....	13
1.2.1 Métodos para identificar convergencia .....	15
1.3 Estudios morfométricos .....	18
1.3.1 Morfometría y uso de microhábitat .....	20
1.4 La ecomorfología.....	21
1.4.1 Ecomorfos .....	22
1.5 Familia Plethodontidae .....	23
1.6 Morfología en salamandras.....	28
2.- JUSTIFICACIÓN .....	31
3.- HIPÓTESIS.....	31
4.- OBJETIVOS.....	32
4.1.- Objetivo general.....	32
4.2.- Objetivos específicos.....	32
5.- MÉTODOS .....	33
5.1.- Datos morfométricos .....	33
5.2.- Uso de microhábitat.....	34
5.3.- Análisis morfométricos.....	35
5.4.- Análisis de convergencia .....	35
6.- RESULTADOS .....	38
6.1.- Coeficientes de correlación .....	38
6.2.- PCA.....	39
6.3.- Análisis de SURFACE .....	46
7.- DISCUSIÓN .....	52
8.- CONCLUSIONES .....	66

9.- PERSPECTIVAS .....	67
10.- BIBLIOGRAFÍA.....	68

## Índice de figuras

<b>Figura 1.-</b> Fotografías de diferentes especies de salamandras de la tribu Bolitoglossini	26
<b>Figura 2.-</b> Correlación entre la longitud hocico cloaca (SVL) y la longitud de la cola (TL).	37
<b>Figura 3.-</b> Correlación entre el ancho de la pata (RFW) y la longitud de la extremidad trasera (HLL).	37
<b>Figura 4.-</b> Distribución del morfoespacio de PC1 y PC2 de los géneros de la tribu Bolitoglossini.	42
<b>Figura 5.-</b> Distribución del morfoespacio de PC2 y PC3 de los géneros de la tribu Bolitoglossini.	45
<b>Figura 6.-</b> Filogenia resultante del análisis de SURFACE con el uso de microhábitat en salamandras pletodóntidas Neotropicales.	47
<b>Figura 7.-</b> Posición de los óptimos resultantes del análisis de SURFACE en comparación con los valores promedio de los rasgos de las especies.	51
<b>Figura 8.-</b> Fotografías de patas traseras de salamandras representando ejemplos de cada régimen.	52

## Índice de tablas

<b>Tabla 1.-</b> Valores de los componentes, desviación estándar y porcentaje de varianza explicada con los factores para las siete variables morfológicas en los siete PCs.	40
--	----

## Resumen

La evolución convergente es un fenómeno en el que encontramos organismos con rasgos similares como resultado de la adaptación a entornos similares o presiones selectivas similares. Estos organismos frecuentemente tienen fenotipos convergentes en la forma y función del cuerpo que están relacionados con el uso de los recursos o sus funciones ecológicas en un sistema natural; esta interacción entre la morfología y los roles ecológicos constituye el estudio de la ecomorfología. En un contexto filogenético, la ecomorfología puede vincular la diversificación de especies con el uso de los recursos o el uso de microhábitat. En sistemas como los lagartos del género *Anolis*, nuestro conocimiento de los factores que llevaron a la diversificación de las especies se ha enriquecido gracias a la combinación de estudios ecomorfológicos y filogenéticos. Las salamandras pletodóntidas Neotropicales (tribu Bolitoglossini) contienen más del 40% de especies de salamandras. Estas salamandras se han adaptado a diferentes microhábitats, como arborícolas, terrestres, cavernícolas, fosoriales e incluso acuáticos (con solo una especie en la zona Neotropical). En este grupo podemos encontrar casos donde la similitud morfológica está asociada con el uso del mismo microhábitat, esto sugiere que existen diferentes ecomorfos en esta tribu. Los estudios previos de morfología se han enfocado en la variación de tamaño y forma del cuerpo, o análisis osteológicos, pero aún no se ha realizado un análisis formal de ecomorfología. En este estudio, se utilizaron medidas corporales de las salamandras junto con una filogenia para identificar regímenes morfológicos convergentes y establecer correlación de estos con las categorías de uso de microhábitat de cada especie. Los resultados del análisis muestran evidencia de convergencia con ocho regímenes convergentes. Cinco regímenes no muestran correlación con el microhábitat, con miembros del mismo régimen convergente que se encuentran en diferentes microhábitats. En los tres regímenes restantes, todas las especies utilizan la misma categoría de microhábitat. Los resultados son relevantes porque la correspondencia parcial o incompleta de los morfotipos convergentes sugiere que las salamandras Neotropicales pueden presentar el mismo patrón morfológico para el mismo microhábitat y en otros casos podemos encontrar diferentes formas del cuerpo que

pueden ocupar el mismo microhábitat. Investigar la estructura de las comunidades en diferentes microhábitats podrían generar nuevas hipótesis sobre los factores que participan en la forma y tamaño de estas salamandras. Por ejemplo, las interacciones entre otros grupos de organismos como la competencia interespecífica y aspectos ecológicos como la disponibilidad de presas y/o la dieta, son aspectos que participan en las adaptaciones morfológicas estudiados en otros grupos animales.



## Abstract

Convergent evolution is a phenomenon in which we find organisms with similar traits as a result of adaptation to similar environments or similar selective pressures. These organisms often have convergent phenotypes in body shape and function that are related to the use of resources or their ecological roles in a natural system; this interaction between morphology and ecological roles constitutes the study of ecomorphology. In a phylogenetic context, ecomorphology can link the diversification of species with the use of resources or the use of microhabitat. In systems like lizards of the genus *Anolis*, our knowledge of the factors that led to the diversification of species has been enriched thanks to the combination of ecomorphological and phylogenetic studies. The Neotropical plethodontid salamanders (Bolitoglossini tribe) contain more than 40% of all salamander species. These salamanders have adapted to different microhabitats, such as arboreal, terrestrial, cave-dwelling, fossorial and even aquatic microhabitats (with only one aquatic species in the Neotropical zone). Within this group, we find cases where morphological similarity is associated with the use of the same microhabitat, suggesting that there are different ecomorphs in this group. Previous studies of morphology in this group have focused on the variation of body size and shape or osteological analyses, but no formal analysis of ecomorphology has yet been performed. In this study, salamander body measurements were used along with a phylogeny to identify convergent morphological regimes and establish the correlation of these with the microhabitat use categories of each species. The results of the analysis show evidence of convergence with eight convergent regimes. Five regimes show no correlation with microhabitat, with members of the same convergent regime found in different microhabitats. In the remaining three regimes, all species utilize the same microhabitat category. The results are relevant because the partial or incomplete correspondence of convergent morphotypes suggests that Neotropical salamanders can have the same morphology for the same microhabitat and in other cases, we can find different body shapes that can occupy the same microhabitat. Investigating the structure of communities in different microhabitats

could generate new hypotheses about the factors involved in the shape and size of these salamanders. For example, the interactions between other groups of organisms such as interspecific competition and ecological aspects such as the availability of prey and / or diet, are aspects that participate in the morphological adaptations studied in other animal groups.



## 1. ANTECEDENTES

### 1.1 Evolución convergente

La evolución convergente es una de las evidencias más poderosas de la acción de la selección natural para dar forma a los organismos de acuerdo con el entorno en el que se desarrollan y es un fenómeno común a través de la diversidad de organismos (Losos, 2011; Arbuckle y Speed, 2016). El principal objetivo de los estudios de convergencia es encontrar patrones en rasgos particulares en diferentes grupos de organismos. Podemos describir convergencia en comportamiento, fisiología y en rasgos morfológicos, en donde los rasgos se desarrollan de forma independiente en organismos no necesariamente emparentados o cercanos filogenéticamente. Este fenómeno evolutivo es el resultado de la adaptación a ambientes similares o regímenes selectivos parecidos (presencia de depredadores comunes, ambiente común, tipo de alimentación y uso de hábitat) (Butler y King, 2004).

Un ejemplo clásico de convergencia en organismos de diferentes familias y distantemente relacionados es el de las alas de aves, murciélagos y pterosaurios, en los que sus miembros anteriores evolucionaron a fenotipos similares; sin embargo, la estructura de las alas es diferente en cada uno. El ala de las aves está formada por los primeros tres dedos, el ala de los murciélagos está formado por una membrana de piel sobre el segundo hasta el quinto dedo y el ala de los pterosaurios está constituida por piel y otros tejidos sobre el cuarto dedo elongado. Otro ejemplo es el transporte de oxígeno de una región a otra, que es una característica funcional presente en todas las formas de vida (Wake, 1991; Losos, 2011; McGhee, 2011). Existen diversos estudios donde tratan de identificar casos de convergencia en distintos grupos de animales, como en la concha de moluscos que participa en la locomoción (Serb *et al*, 2011); en la dentición y forma de la cabeza de serpientes que se alimentan de crustáceos (Manjarrez *et al*, 2017); en la forma del cuerpo de aves (Bravo *et al*, 2014) y en la forma del cuerpo de peces de diferentes regiones geográficas (Ingram y Kai, 2014).

Westneat *et al.* (2005) investigaron convergencia en la función del cráneo y de peces de la familia Labridae desde un punto de vista filogenético. El cráneo es un rasgo que ha diversificado ampliamente en este grupo. La forma y función de esta estructura está relacionada con el tipo de alimentación, que incluye crustáceos, bivalvos, gasterópodos y otros peces. Los resultados muestran que la misma forma de atrapar presas con la mandíbula tiene orígenes independientes en la filogenia. En el trabajo de Trontelj *et al.* (2012), estudiaron la ecomorfología de crustáceos cavernícolas del género *Niphargus*. Ellos identifican cuatro tipos de microhábitats en las cuevas y describen la morfología de los crustáceos asociada a cada uno de estos dividiéndolos en cuatro ecomorfos. Gracias a la filogenia logran establecer los diferentes orígenes de cada ecomorfo. Estos son solo dos ejemplos donde combinan diferentes rasgos de las especies con la filogenia para identificar casos de convergencia evolutiva. Este fenómeno es entendido de mejor manera cuando se integran las relaciones filogenéticas (Garland y Losos, 1994) o se analiza desde un contexto filogenético. Para estos análisis podemos usar los métodos comparativos filogenéticos.

## **1.2 Método comparativo filogenético**

El método comparativo es una herramienta estadística que se usa de manera común para probar hipótesis sobre adaptación, abundancia y distribución de organismos, ecomorfología, y otras áreas, donde analiza la correlación entre rasgos a través de las especies. Esta correlación entre especies utilizando solo rasgos puede estar sesgada, ya que la similitud entre estos puede ser simplemente por tener un ancestro en común. Para resolver esto, actualmente los métodos comparativos incorporan casi de manera indispensable las filogenias, que, junto con datos de las especies, proporcionan información complementaria acerca de los procesos evolutivos de estas (Ornelas, 1998). Gracias a esto, podemos diferenciar, por ejemplo, entre órganos homólogos que tiene un mismo origen evolutivo y órganos análogos que tienen orígenes evolutivos distintos. Los métodos comparativos que incorporan filogenias y datos fenotípicos de especies son las

principales herramientas para estudiar los patrones en la evolución de los rasgos e inferir los procesos evolutivos que los sustentan (Cooper *et al.*, 2016). Este método incorpora dos tipos de datos: la relación ancestro-descendiente de especies (una filogenia) y datos de rasgos de organismos. Incorporar otro tipo de datos, como registros geológicos, nos proporciona información complementaria sobre los procesos de la historia de la Tierra. Con este método podemos explicar, por ejemplo, las diferencias y similitudes que existen en un rasgo definido entre clados. Además, podemos realizar análisis sobre el estado ancestral de algún grupo o inferir los cambios en el valor de un rasgo a lo largo de las ramas de la filogenia; es decir que este tipo de análisis reconstruye la manera en que un rasgo cambia a través del tiempo.

Para investigar patrones de evolución morfológica en un contexto filogenético, se necesita un modelo para la evolución de los rasgos morfológicos. El modelo más común que explica el cambio de un rasgo continuo a lo largo del tiempo es el modelo de “caminata aleatoria” o Movimiento Browniano (MB). Otro modelo que describe cambios en los rasgos complementando el movimiento Browniano con la adición de parámetros como la atracción hacia un “óptimo fenotípico” es el modelo Ornstein-Uhlenbeck (Bartoszek *et al.*, 2012).

El Movimiento Browniano (MB) es nombrado así por Robert Brown en 1837, cuando observó el movimiento de partículas de polen en el agua y se caracterizó como un modelo estocástico. Edwards y Cavalli-Sforza (1964) introdujeron este modelo al análisis de la evolución de la frecuencia genética y fue usado por Felsenstein (1973) como modelo de evolución de caracteres cuantitativos. El modelo MB es un modelo de evolución y es usado para modelar la dinámica evolutiva de un rasgo. Bajo el modelo MB los cambios en el valor de un rasgo son independientes, no están correlacionados con el tiempo y es igualmente probable que el valor aumente o disminuya. Bajo este modelo, la varianza de un rasgo aumenta con el tiempo. Este modelo se ajusta adecuadamente a rasgos que evolucionan solo con la acción de la deriva génica y puede no ser adecuado cuando diferentes linajes están bajo el

mismo régimen selectivo (entorno común, depredadores, tipo de alimento o uso del hábitat).

El modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU) es un proceso estocástico que se propuso para modelar la velocidad del movimiento de una partícula en intervalos de tiempo. Este modelo está basado en el MB pero con la adición de un valor del rasgo óptimo, al que son atraídos todos los linajes (Hansen, 1997). Lande (1976) demostró que este modelo puede describir la evolución de un rasgo continuo en una población bajo un equilibrio de mutación estocástica, deriva genética y selección direccional cuando la población se aproxima al nivel óptimo y se estabiliza cuando está en este óptimo (el óptimo puede interpretarse como un pico adaptativo). Hansen (1997) aplicó el modelo OU para modelar “peak shifts” (o cambios de pico) en un paisaje adaptativo. En otras palabras, utilizó el modelo OU para representar la evolución de un rasgo continuo que está cambiando alrededor de un valor óptimo. El modelo de cambio o “peak shifts” se ajusta en la filogenia representando regímenes selectivos. Este modelo puede ser usado para probar varias hipótesis acerca de la adaptación fenotípica. Los parámetros del modelo OU son:  $\theta$  = valor óptimo de un rasgo,  $\sigma$  = fluctuaciones aleatorias en el proceso evolutivo y  $\alpha$  = velocidad de aproximación al “fenotipo teórico óptimo” o fuerza de selección. Esta fuerza incrementa conforme el valor del rasgo cambia y se va alejando del valor óptimo. El óptimo o pico adaptativo que puede ser alcanzado por varios miembros de un conjunto de especies representa convergencia evolutiva, sin embargo, podemos encontrar óptimos no convergentes. En la ausencia de selección cuando  $\alpha = 0$ , corresponde a un modelo de MB.

### **1.2.1 Métodos para identificar convergencia**

La evolución convergente es un fenómeno común en la diversidad de organismos y es un área importante en biología evolutiva. Los estudios de convergencia tienen como principal objetivo establecer si hay similitud fenotípica compartida en uno o varios rasgos en un grupo de especies. Los primeros registros de estudios de

convergencia se realizaban con árboles cladísticos. La construcción de estos árboles se basaba en similitudes morfológicas, usando generalmente el término homoplasia (cambio evolutivo paralelo dentro dos organismos de forma independiente) en lugar de convergencia (Arbuckle y Speed, 2016). Actualmente los estudios para detectar convergencia no se limitan a estudios morfológicos e incorporan herramientas analíticas y tecnológicas avanzadas (como métodos de secuenciación y modelos matemáticos incorporados a herramientas bioinformáticas) que proporcionan más información sobre la evolución morfológica desde un punto de vista filogenético (Vidal y Keogh, 2015).

Uno de los métodos más básicos para detectar convergencia es la reconstrucción de estados ancestrales, también llamado optimización o mapeo de caracteres. Este método se ha establecido desde hace mucho tiempo en biología comparada y es usado para inferir rasgos fenotípicos, ecológicos y biogeográficos asociados a nodos ancestrales en la filogenia. En el análisis de reconstrucción de estados ancestrales el fenotipo es reconstruido en la filogenia y el rasgo se considera convergente si ha alcanzado o llegado al mismo estado más de una vez a lo largo de la filogenia. Algunas de las desventajas de este método son: la falta de información en la filogenia (como el caso de las especies extintas) variación en las tasas relativas de cambios evolutivos, y la falta precisión de algunas filogenias (Griffith *et al.*, 2015).

Otro método que es posible usar para detectar convergencia es el de “Phenetic versus phylogenetic trees” (árboles fenéticos versus árboles filogenéticos en español). Con este método es posible comparar un árbol filogenético con un árbol fenético (fenograma, donde las especies están agrupadas por similitud morfológica) construido con múltiples variables fenotípicas. Si existe convergencia evolutiva encontramos agrupamientos de especies en el fenograma que no están agrupadas en el árbol filogenético (Couette *et al.*, 2005).

El método de “Pairwise distance-contrast plots” desarrollado por Muschick *et al.* (2012) propone que bajo evolución convergente esperamos ver pequeñas diferencias fenotípicas en comparación con la distancia filogenética entre un par de



especies. Muschick simuló la evolución fenotípica de cíclidos africanos bajo el modelo de movimiento Browniano. La posición de datos que obtuvo bajo este modelo fue comparada con los datos observados en una gráfica de distancia fenotípica contra la distancia filogenética. Podemos hablar de convergencia bajo este método cuando los datos observados se encuentran en una región de menor distancia fenotípica (mayor similitud) pero distancia filogenética más alta. La desventaja de este método es que no puede diferenciar convergencia de estasis morfológica (organismos que mantienen su morfología durante millones de años).

Ingram and Mahler (2013) desarrollan un programa llamado SURFACE, acrónimo recursivo de Surface Uses Regime Fitting with Akaike Information Criterion (AIC) to model Convergent Evolution. Este método utiliza la filogenia y rasgos morfológicos continuos y ajusta una serie de modelos OU (de los cuales cada uno representa un régimen selectivo diferente) para identificar casos donde múltiples linajes se encuentran bajo el mismo régimen selectivo. En otras palabras, utiliza modelos OU que representan la evolución de un rasgo alrededor de un valor óptimo llamado régimen selectivo. Si este óptimo cambia (debido a la adaptación a una presión de selección diferente) el rasgo evoluciona alrededor de este nuevo valor y un nuevo régimen se presenta en la filogenia. Este programa se divide en dos fases, la fase “forward” en la que diferentes regímenes selectivos son agregados al árbol filogenético y la fase “backward” en la que identifica casos donde el mismo régimen está presente en múltiples linajes.

El programa SURFACE se ha utilizado para identificar regímenes convergentes en distintos organismos, como las lagartijas del género *Anolis* (Mahler *et al.*, 2013) donde confirman la idea de que el mismo pico adaptativo es alcanzado en especies que se encuentran en diferentes islas y que los regímenes convergentes corresponden con ecomorfotipos previamente definidos. En el trabajo de Ingram y Kai (2014) con peces del género *Sebastes*, identifican que la mayoría de los casos de convergencia ocurren en los peces del noroeste del Pacífico, región donde este género se ha diversificado ampliamente. En el estudio de Bravo *et al.* (2014) investigan la similitud morfológica de aves neotropicales de la familia

Thamnophilidae. Los resultados muestran tres regímenes convergentes, agrupando aves de tamaño similar y con valores parecido en las variables de tamaño y forma del pico, ala, cola y patas. En los dos primeros trabajos se estudiaron organismos con alta diversidad morfológica y prueban si hay convergencia morfológica. Los tres estudios incluyen mediciones de diferentes partes del cuerpo y con este programa confirman que los rasgos son muy similares en organismos del mismo grupo que no están cercanos filogenéticamente.

### **1.3 Estudios morfométricos**

Los estudios de morfometría se encargan de estudiar la variación cuantitativa del tamaño y de la forma dentro y entre un grupo de organismos por medio de métodos estadísticos y del análisis de cambio en la forma debido a crecimiento y evolución. Este tipo de mediciones de diversidad morfológica son de interés en estudios ecológicos y genéticos (Rohlf, 1990). Existen otras áreas de estudio que incluyen análisis morfométricos, como la paleontología para analizar el registro fósil, la embriología para detectar cambios morfológicos durante el desarrollo embrionario y en ecología para determinar los cambios en el tamaño y forma del organismo debido a cambios ambientales. El término morfometría fue utilizado por primera vez por Blackith (1957). Blackith aplicó métodos estadísticos al estudio de la morfología de saltamontes para calcular la probabilidad de formación de enjambres de estos insectos.

Uno de los pioneros en tomar mediciones de rasgos morfológicos para realizar análisis morfométricos fue Bumpus (1898). Bumpus utilizó rasgos morfológicos para diferenciar entre gorriones que sobrevivieron al estrés causado por una tormenta y los que no sobrevivieron. Los datos obtenidos fueron mediciones del cuerpo y mediciones de elementos del esqueleto. Los resultados de Bumpus demostraron que los rasgos morfológicos de los gorriones que no sobrevivieron a la tormenta se alejaban del promedio de una o varias variables. Concluyó que los gorriones que no

sobrevivieron fueron los que presentaban datos morfométricos que se alejaban del “ideal type” (tipo ideal en español) o más comúnmente llamado “óptimo fenotípico”.

Podemos encontrar distintos tipos de enfoques al momento de aplicar estudios de morfometría. El primer enfoque es la morfometría tradicional, que se basa en la aplicación de métodos estadísticos multivariantes a un conjunto de variables. Las variables usadas son mediciones de distancia entre dos puntos, tomadas directamente de las especies de interés. Una limitación de la morfometría tradicional es que las medidas o datos obtenidos constan de longitud, profundidad y ancho; estos contienen poca información sobre la distribución espacial de los cambios en la forma del organismo. Dicho de otra forma, no podemos obtener suficiente información sobre la geometría de las estructuras que se estudian. Para complementar esta debilidad, está la morfometría geométrica. Este enfoque es popular porque con la información que obtenemos por medio de “landmarks” en 2D o 3D, datos sobre el tamaño, posición y orientación, podemos representar la forma del organismo. Los “landmarks” son puntos de referencia biológicamente significativos y fueron utilizados por primera vez por Bookstein (1986). Existen también los “semilandmarks”. Estos son puntos de referencia arbitrarios se encuentran a lo largo de una curva y proveen información acerca de esta curva en dos o tres dimensiones (Webster y Sheets, 2001). Una limitante de estos métodos es que requieren preservación similar o idénticas de los ejemplares, lo cual no siempre es posible.

Las mediciones de la diversidad morfológica pueden ser representadas en el morfoespacio. El morfoespacio es una representación gráfica de la forma o estructura de un organismo. Cada eje en el morfoespacio corresponde a variables que describen rasgos de los organismos y es usualmente visualizado con la ayuda de diferentes herramientas como el análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés). Este análisis disminuye la dimensionalidad del conjunto de datos, cambiando las variables originales en nuevas variables no correlacionadas entre sí (componentes) que están ordenados por la cantidad de varianza que describen. El análisis de componentes principales que usa datos morfológicos

proporciona información para clasificar la variación de un grupo de interés y determinar similitudes y diferencias que pueden estar relacionadas con factores ecológicos. Este análisis se ha usado para estudiar el morfoespacio en anfibios como ranas (Vidal y Keogh, 2015) y salamandras (Blankers *et al.*, 2012; Kozak, *et al.*, 2005).

### **1.3.1 Morfometría y uso de microhábitat**

La forma del cuerpo y el hábitat en el que se encuentra un organismo están frecuentemente correlacionados y esta provee evidencia de adaptación fenotípica. En estudios de anfibios, Vidal y Keogh (2015) estudiaron la variación morfológica y su relación con el microhábitat en ranas hylidas de Australia y encontraron una fuerte relación entre estos dos aspectos, especialmente en ranas de ambientes fosoriales y ranas de ambientes arborícolas. Citadini *et al.* (2018) investigaron la longitud de los miembros, capacidad de salto y uso de microhábitat en ranas de Brasil y Australia, encontrando que ranas arborícolas y semi acuáticas con miembros más largos tienen mayor capacidad de salto que ranas fosoriales y terrestres que presentan miembros más cortos. En el caso de salamandras pletodóntidas, Adams (2000) demostró que las diferencias morfológicas en el tamaño y forma de las mandíbulas de *Plethodon cinereus* y *Plethodon hoffmani* están asociadas con el tipo de presas que capturan, donde salamandras grandes tienden a capturar presas grandes y salamandras de tamaño pequeño son especialistas en presas pequeñas. Kozak *et al.* (2009) utilizó la filogenia de especies de salamandras de Norte America y junto con mediciones morfológicas encuentra que las especies coexistentes de estos clados son más similares en tamaño corporal de lo esperado y discute los patrones morfológicos encontrados en especies que habitan en el mismo microhábitat.

En estos estudios encontramos asociación entre morfología y uso de microhábitat a diferencia de los resultados de Blankers *et al.* (2012). Ellos investigaron esta asociación utilizando métodos comparativos, tomando en cuenta datos morfométricos, datos de microhábitat y la filogenia de 189 especies de salamandras

de la familia Plethodontidae (106 especies de las 309 de salamandras Neotropicales). El estudio incluyó especies de la zona templada y de la zona tropical, incluyendo siete categorías de uso de microhábitat. Los resultados son interesantes porque solo encuentra relación entre la variación morfológica y el uso de microhábitat en salamandras de la zona tropical, a diferencia de las salamandras de la zona templada. Si bien toman en cuenta rasgos morfológicos relevantes para la vida de la salamandra (como la longitud de los miembros que participan en la locomoción), no toman en cuenta variables morfológicas que pueden ser importantes para el análisis, como la forma de la pata y la membrana interdigital. Discuten que estos dos rasgos pueden estar relacionados con el desplazamiento en diferentes microhábitats. Estos son algunos ejemplos en que los resultados están de acuerdo con la hipótesis que explica que la adaptación a diferentes microhábitats está acompañada de modificaciones morfológicas que promueven la diversidad fenotípica.

#### **1.4 La ecomorfología**

La relación entre forma y función de las estructuras de los organismos es un tema central en la biología comparativa y en la evolución. El estudio de la relación entre la morfología (forma) y aspectos ecológicos y/o de comportamiento (función) y como esta interacción influye en la capacidad de un organismo para explotar su entorno lo lleva a cabo la ecomorfología o morfología ecológica (Losos, 1990). Esta disciplina ha sido históricamente un campo descriptivo con potencial para explotar el vínculo entre forma y función como herramienta para predecir patrones y dinámicas ecológicas (Griffen, 2011). Por ejemplo, las aves, insectos y mamíferos que se alimentan exclusivamente de néctar, han desarrollado estructuras y mecanismos especializados para obtenerlo. Darwin (1859) fue pionero en los estudios de ecomorfología, describiendo como la selección natural actúa sobre los organismos y como estos se adaptan al medio donde se desarrollan. Sin embargo, fue Van Der Klauuw (1948) el que usó el término morfología ecológica, y fueron Karr y James (1975) quienes introdujeron la palabra ecomorfología como tal. Se han aplicado

estudios de ecomorfología en describir la influencia del tamaño corporal en la ecología de murciélagos (Swartz, 2003), en la predicción de paleohábitats a partir de huesos de bóvidos (DeGusta, 2005) y para la predicción de dieta en peces (Shoup, 1997). Actualmente en los estudios de ecomorfología han incluido diferentes métodos en morfología funcional, comportamiento y ecología, analizados en un contexto filogenético. Estos han proporcionado importantes conocimientos sobre el proceso de adaptación y diversificación evolutiva, por ejemplo, la evolución da forma a series de rasgos que permiten la especialización a un ambiente particular (Schulte, 2003; Kahrl *et al.*, 2018).

#### **1.4.1 Ecomorfos**

La radiación adaptativa es el proceso de especiación de manera rápida de una o varias especies para ocupar o llenar nichos ecológicos. Los pinzones que se encuentran en las Islas Galápagos y los cíclidos de los grandes lagos africanos son ejemplos de este proceso. Otro ejemplo clásico de este proceso es el de las lagartijas del género *Anolis* (Dactyloidae); este grupo se originó hace 65 Ma y se diversificó en el Caribe y la zona Neotropical (Nicholson, 2012). Este género de lagartijas ha sido ampliamente estudiado, debido a que presentan diversidad fenotípica amplia, ocupando gran número de microhábitats comparado con otros géneros de reptiles. Rand y Williams (1969) nombraron seis diferentes tipos o grupos de *Anolis* basándose en la morfología de estos reptiles y en el microhábitat que usualmente ocupan y los clasificaron en hierba-arbusto, tronco-suelo, tronco, tronco-corona, corona-gigante y rama. Williams (1972) estudió estos reptiles en las islas de Cuba, La Española, Jamaica y Puerto Rico. En cada una de estas islas se produjeron de manera independiente grupos de lagartijas con morfología y conducta parecida, especializada para adaptarse a los diferentes microhábitats. Si bien Williams (1972) no utilizó el término ecomorfología, mencionó la relación que hay entre la morfología de estas lagartijas con el hábitat que ocupan. Estas fueron las características que utilizó para proponer por primera vez el término ecomorfo cuya definición es “species with the same structural habitat/niche, similar in morphology

and behavior, but not necessarily close phyletically” (traducido al español, como especies con el mismo hábitat/nicho estructural, similares en morfología y comportamiento, pero no necesariamente cercanos filéticamente).

Cada ecomorfo de *Anolis* posee características morfológicas específicas. Por ejemplo, el ecomorfo hierba arbusto tiene una coloración oscura, cuerpo pequeño y delgado a diferencia de la coloración verde y tamaño ancho y grande del ecomorfo de corona gigante. Especies que ocupan espacios abiertos poseen piernas largas que proveen capacidad de saltar y correr mientras que especies que habitan en ramas tienen patas cortas que ayudan a mantenerse en equilibrio (Butler, 2007). Estudios previos de morfología han demostrado que existen ecomorfos en las poblaciones de *Anolis* (Losos *et al.*, 1998). No obstante, el tamaño de muestra de este estudio no abarcó gran parte de las especies de las islas, por lo que los resultados fueron sesgados. Mahler *et al.* (2013) incluyó 11 mediciones de rasgos morfológicos como el tamaño del cuerpo, longitud de los miembros y cola, entre otros, y datos filogenéticos de 100 de las 119 especies de *Anolis*. Con análisis comparativos filogenéticos probó la existencia de ecomorfos. Los resultados comprobaron que hay ecomorfos en este género y que el mismo ecomorfo evolucionó de manera independiente en diferentes islas. El género *Anolis* representa un buen ejemplo donde encontramos similitud fenotípica en organismos cercanos o distantemente relacionados como resultado de adaptación a presiones selectivas similares, sin embargo, este proceso puede ser investigado en otros grupos con gran diversidad fenotípica asociada con los diferentes hábitats que ocupan.

## **1.5 Familia Plethodontidae**

La familia de salamandras que contiene el mayor número de especies es la familia Plethodontidae, presentando 473 especies (AmphibiaWeb, 2019). La mayoría de los miembros de esta familia presentan desarrollo directo y todos se caracterizan por poseer surcos naso-labiales que participan en la quimiorrecepción y por la

ausencia de pulmones, llevando a cabo a respiración por la piel. Los machos de algunas especies tienen protuberancias en el labio superior asociadas con los surcos nasolabiales y una glándula mental debajo de la boca (AmphibiaWeb, 2018). Estas salamandras están distribuidas en América desde Canadá hasta Bolivia y Brasil, con pocas especies en Europa y una sola especie en Asia. Los plelodóntidos tienen dos áreas principales de diversificación: Norte América templado y Mesoamérica. En Norte América templado se encuentra la mayor diversidad de especies en la región de los Apalaches, que fue propuesta como centro de origen por Wilder y Dunn (1920), donde encontramos tres de los mayores grupos de plelodóntidos. Dos de ellos presentan estado larval acuático y ocupan como nicho original los arroyos de las montañas (Hairston, 1949). En Mesoamérica encontramos un cuarto grupo de plelodóntidos que no presentan estado larval: la tribu Bolitoglossini (Wake, 2012). Las especies de este grupo se distribuyen en tres principales focos de diversidad y abundancia de especies: el Este Central de México, el núcleo montañoso de Chiapas y el Oeste de Guatemala (América Central Nuclear) y las montañas de Costa Rica y oeste de Panamá. Los miembros de esta familia ocupan una gran diversidad de hábitats como bosques de templados y zonas tropicales, donde se han adaptado a vivir en arroyos, ambientes terrestres, arborícolas y fosoriales; incluso podemos encontrar salamandras de esta familia en cuevas.

En la zona Neotropical encontramos gran riqueza de especies, alto grado de endemismo y géneros como *Bolitoglossa* con amplia distribución, encontrándose desde el noreste de México hasta el centro de Bolivia (Wake, 1987). Un gran número de salamandras tropicales viven en zonas de moderada a altas elevaciones con rangos de distribución pequeños comparadas con las zonas de distribución amplia de especies de tierras bajas. El número de especies que encontramos por comunidad en la zona Neotropical es menor comparado con las comunidades de salamandras de América del Norte templado. En América del Norte templado encontramos 13 especies en simpatria con varias especies que viven en riachuelos (Kozak *et al.*, 2009), mientras que en la zona Neotropical encontramos un máximo de seis especies con ausencia casi total de especies acuáticas. Por ejemplo, Wake

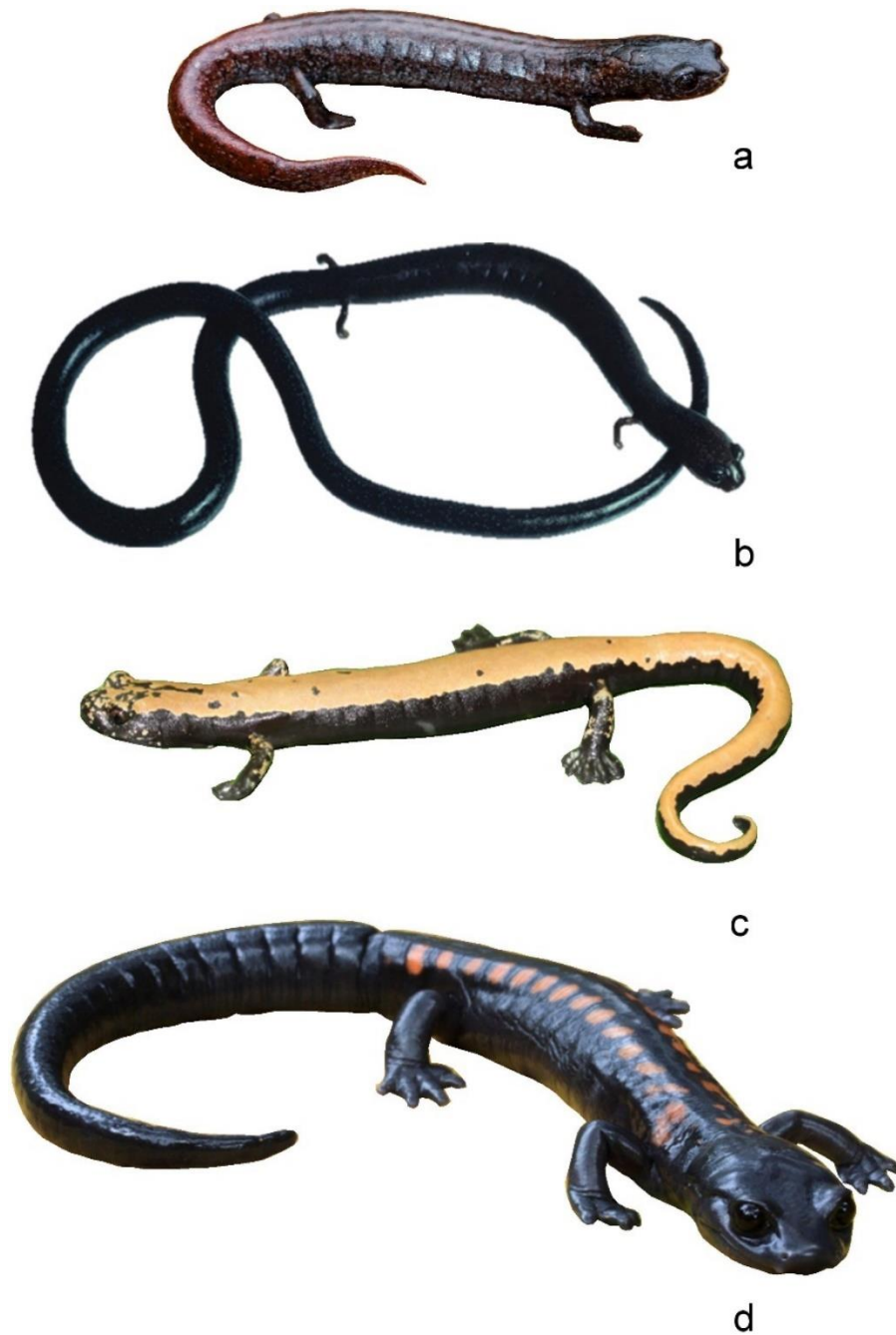


*et al.* (1992) realizaron un estudio en Veracruz, México, donde mencionan las diferencias de uso de microhábitat de cinco especies de salamandras simpátricas, resaltando a *Chiropterotrion chiropterus* como la salamandra ecológicamente más especializada de esta zona habitando debajo de troncos caídos. Esta diferencia en el número de especies por comunidad puede deberse a factores topográficos y climáticos, con la extensión de tierras altas siendo el factor influyente más importante (Wake y Lynch, 1976). Es interesante tomar en cuenta otros factores como la morfología y ecología de las salamandras para entender la diferencia en la riqueza de las comunidades.

La tribu Bolitoglossini se distribuye en la zona Neotropical desde México hasta Sudamérica. Estas salamandras poseen un mecanismo especializado de alimentación por medio de la proyección de la lengua (compartido por otros grupos de salamandras). Presentan desarrollo directo, depositando los huevos fuera del agua; incluso algunas especies depositan sus huevos en bromelias u otras epífitas arborícolas (Wake y Lynch, 1976; Rovito, 2015). Este grupo se ha adaptado a vivir en microhábitats terrestres, fosoriales (subterráneos), arborícolas, cavernícolas y una especie encontrada en arroyos (AmphibiaWeb, 2018). Existe gran variación en el tamaño del cuerpo de estas salamandras, encontrando especies como *Isthmura gigantea* con 161 mm de LHC y *Thorius pennatulus* con 21 mm de LHC (Parra *et al.*, 2005; AmphibiaWeb, 2018). Presentan adaptaciones morfológicas asociadas al microhábitat donde habitan, por ejemplo, el cuerpo elongado, miembros cortos y la cola extremadamente larga de las salamandras del género *Oedipina* y la especie *Pseudoeurycea lineola* que habitan en ambientes fosoriales; el cuerpo pequeño y elongado de salamandras como *Chiropterotrion arboreus*, *Dendrotriton xolocalcae* y *Cryptotriton veraepacis* que son especialistas de bromelias; y la membrana interdigital extensa en algunas especies del género *Bolitoglossa* que participa en la adhesión de las patas a la superficie de plantas como las bromelias (Wake, 1987 y Alberch, 1981).

Las salamandras de esta tribu que habitan en bromelias difieren significativamente en morfología y comportamiento de las salamandras de la zona Neártica. Estas

variaciones morfológicas asociadas al microhábitat donde habitan, las podemos encontrar de manera repetida en diferentes géneros y especies de salamandras. En otras palabras, estas salamandras han evolucionado en morfologías parecidas de manera independiente, probablemente debido a presiones selectivas similares. Esto sugiere que existen ecomorfos en las poblaciones de salamandras de la tribu Bolitoglossini.



**Figura 1.-** Fotografías de diferentes especies de salamandras de la tribu Bolitoglossini. (a) *Bradytriton silus* es una especie pequeña y terrestre (b) *Oedipina uniformis* habita en microhábitats fosoriales (c) *Bolitoglossa platydactyla* es una especie generalista (d) *Isthmura gigantea*, una de las salamandras Neotropicales más grandes.

## 1.6 Morfología en salamandras

Debido a que las salamandras pletodóntidas ocupan una diversidad de microhábitats y que estos parecen estar asociados a su morfología, encontramos un rango amplio de variación morfológica. Este grupo contiene salamandras gigantes y miniatura; con cuerpos robustos y elongados; algunas especies con extremidades largas; así como especies sin membrana interdigital y con membrana interdigital extensa. Estas características pueden variar dentro del mismo género e incluso compartirse entre miembros de distintos géneros. Por ejemplo, en el trabajo de Darda y Wake (2015) estudian caracteres morfológicos de cuatro especies del género *Chiropterotriton*. Ellos describen la forma del cuerpo de estas especies como “extremas” puntualizando las diferencias osteológicas entre ellas. Consideran las cuatro especies como representativos de diferentes ecomorfos, ya que se asemejan morfológicamente con otros géneros de salamandras Neotropicales. No obstante, la primera descripción de distintos ecomorfos en este grupo la hicieron Wake y Lynch (1976). Ellos se basaron en el tamaño y forma de las patas de salamandras y describieron cuatro ecomorfos (ecomorfo de suelo, troncos, fosorial y arborícola).

Wake (1966) realizó un análisis osteológico y comparó estructuras (por ejemplo, de la columna vertebral, de la mandíbula y del cráneo) entre miembros de la familia Plethodontidae. Wake describió diferencias como en el número de dígitos en las patas y en el número de vertebras en la columna vertebral, mencionando el proceso de evolución independiente hacia formas del cuerpo elongadas y con miembros pequeños como en el caso de *Oedipina* y *P. lineola*. Wake (1991) utilizó características morfológicas como el número de dígitos, la unión entre vertebras, la lengua y la membrana interdigital como elementos estructurales y morfológicos que, junto con hipótesis filogenéticas proporcionan evidencia de convergencia en miembros de la familia Plethodontidae. Al igual que en otros estudios, Wake describe la similitud morfológica en salamandras miniaturas como *Dendrotriton*, *Parvimolge*, *Nototriton* y *Thorius*.

Alberch (1981) detalló la función de la membrana interdigital en especies del género *Bolitoglossa* y como este rasgo que participa en la locomoción en diferentes

superficies se ha presentado repetidamente en este grupo por dos vías evolutivas distintas. Una de estas vías es la reducción y/o pérdida de elementos terminales de las falanges y la segunda vía es la fusión de tarsos; ambos contribuyen al aumento en la membrana interdigital. Este rasgo participa de dos maneras en la locomoción. Una manera es la contracción muscular, donde los bordes de las patas permanecen adheridos a la superficie y la segunda, la pata de la salamandra genera un vacío que la mantiene unida a la superficie por succión.

La membrana interdigital es un rasgo que ha generado interés, no solo porque tiene un papel importante en el desplazamiento en superficies verticales en salamandras como *Bolitoglossa*, sino también porque es un rasgo que se encuentra (en diferentes cantidades) en otros géneros. Alberch y Alberch (1981) compararon los patrones de crecimiento de las patas de *Bolitoglossa occidentalis* comparándolos con *B. rostrata* y *B. subplamata*. Ellos utilizan diferentes mediciones del cuerpo, incluyendo la extensión de membrana interdigital que obtienen dividiendo la distancia desde la punta del dedo hasta la base del metatarso entre la distancia de este punto hasta el punto más próximo de membrana entre los dos dedos. Encuentran que la presencia de membrana interdigital es un rasgo pedomorfo (el adulto mantiene rasgos juveniles) en *Bolitoglossa occidentalis*. Al igual que el estudio anterior, Jaekel y Wake (2007) calcularon el grado de membrana interdigital de 31 especies de salamandras. Ellos calcularon la cantidad de membrana interdigital tomando en cuenta la sinuosidad de la pata, calculada dividiendo la distancia entre la punta del primer y último dígito entre el ancho o diámetro de la pata. Entre menor este dato mayor será la cantidad de membrana interdigital. La membrana interdigital es un rasgo morfológico presente en todas las especies del género *Bolitoglossa* (estudiadas en este trabajo) y que se encuentra también en otros géneros como *Chiropterotriton*, y casi de manera completa en *C. magnipes*. Esta última comparte la habilidad para trepar al igual que algunas especies de *Bolitoglossa*, aunque está adaptada a trepar la superficie de las paredes de las cuevas.

La forma de la pata es importante para el uso de microhábitat en grupos de salamandras fuera de la zona Neotropical. En el estudio de Adams y Nistri (2010)

prueban si la morfología de ocho salamandras europeas del género *Hydromantes* está adaptada a ambientes cavernícolas. Ellos cuantificaron la morfología de la pata de salamandras juveniles y adultos utilizando landmarks y determinan el cambio morfológico de estas durante el crecimiento. En algunas especies de este análisis observan cambios significativos en la forma de la pata de juveniles comparada con la pata de los adultos. Es interesante las dos maneras en que las patas de los adultos convergen en una morfología común de la pata especializada para vivir en ambientes cavernícolas. En una de estas hay estasis en el desarrollo y en la otra, la membrana interdigital incrementa durante el crecimiento de la salamandra.

Estos son algunos estudios que sugieren y demuestran que los rasgos morfológicos tienen un papel clave en la adaptación al microhábitat de las salamandras. Si consideramos la gran variación en estos rasgos (y los patrones morfológicos en diferentes especies) y que las salamandras no están restringidas a pocos microhábitats, entonces representan un modelo de estudio interesante para la ecomorfología y así establecer el vínculo entre la forma del cuerpo y el microhábitat. Establecer esta relación desde un contexto filogenético permite aumentar el conocimiento de la historia evolutiva de este grupo de organismos.

## **2.- JUSTIFICACIÓN**

Las salamandras Neotropicales han sido modelo de estudio relevante por la variación morfológica y los diferentes microhábitats que pueden habitar. Se ha estudiado que la forma y tamaño del cuerpo está relacionado con el microhábitat que puede ocupar un organismo. En este grupo hay casos donde diferentes especies tienen formas del cuerpo similares y algunas de estas ocupan el mismo microhábitat. Por esto, se ha propuesto que hay convergencia evolutiva en este linaje. Probar si hay morfotipos convergentes con métodos cuantitativos y describir su posible correspondencia con el microhábitat contribuirá a establecer relación entre la diversificación del conjunto de rasgos y su participación en la adaptación a gran variedad de microhábitats.

## **3.- HIPÓTESIS**

Existen morfotipos convergentes dentro de las salamandras Neotropicales y estos tienen correspondencia con el uso de microhábitat. Estos ecomorfos difieren en características morfológicas como la forma de la cabeza, longitud de los miembros y la cola, así como en la forma de las patas y en la cantidad de membrana interdigital.

## **4.- OBJETIVOS**

### **4.1.- Objetivo general**

Determinar si existen morfotipos convergentes entre especies de salamandras en la zona Neotropical y su relación con el uso del microhábitat.

### **4.2.- Objetivos específicos**

- 1.- Obtener mediciones morfológicas de gran parte de la diversidad de especies de salamandras Neotropicales.
- 2.- Identificar y cuantificar convergencia morfológica entre diferentes especies de salamandras para definir morfotipos.
- 3.- Analizar datos sobre uso de microhábitat por especie con los morfotipos definidos para determinar si existe correspondencia entre la morfología de las salamandras y el microhábitat donde se encuentran.



## 5.- MÉTODOS

### 5.1.- Datos morfométricos

Las mediciones morfológicas fueron tomadas de 2371 ejemplares de 140 especies de salamandras de los 14 géneros de salamandras Neotropicales (*Aquiloemycea*, *Bolitoglossa*, *Bradytriton*, *Chiropterotriton*, *Cryptotriton*, *Dendrotriton*, *Isthmura*, *Ixalotriton*, *Nototriton*, *Nyctanolis*, *Oedipina*, *Parvimolge*, *Pseudoeurycea* y *Thorius*). Estos ejemplares están preservados en el Museo de Zoología de Vertebrados en la Universidad de Berkeley, el Instituto de Biología de la UNAM, la Colección Cooperativa de Vida Silvestre de Texas (TCWC), el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (UMMZ) y el CINVESTAV Irapuato. Las medidas que se tomaron fueron: Longitud hocico cloaca (SVL, por sus siglas en inglés), longitud de la cola (TL), distancia axila-ingle (AX), longitud de extremidad anterior (FLL), longitud de extremidad trasera (HLL), longitud de la cabeza (HL), ancho de la cabeza (HW), profundidad de la cabeza (HD), distancia interorbital (IO), distancia internarial (IN), ancho de la pata (RFW), longitud del tercer dedo (T3), longitud del quinto dedo (T5), número total de dientes premaxilares y maxilares (PMT/MT).

Otras medidas que se tomaron en cuenta fueron el perímetro de la pata, el área de la pata (foot area, Fa), y el área potencial máxima de la pata (total area, Ta; se obtiene tomando el área que abarcan los extremos finales de los dígitos de la pata). Se calculó la sinuosidad y porcentaje de membrana interdigital (Fa/Ta). La medición de sinuosidad cuantifica el grado de membrana interdigital y se obtiene dividiendo el perímetro entre el ancho de la pata. Esta medición se diseñó para salamandras con patas anchas como *Bolitoglossa*. Por lo tanto, valores cercanos a  $\pi/2$  ( $\approx 1.56$ ) representan una pata totalmente palmeada (Jaekel y Wake, 2007). En patas con todos los dígitos juntos (sindáctilos) como *Thorius*, podrían tener un valor mayor, debido a que no es un semicírculo como en las patas totalmente palmeadas de *Bolitoglossa*. Debido a eso, establecimos la medición Fa/Ta como un parámetro establecido para obtener el porcentaje de membrana interdigital con valores entre

0.5 y 1. Valores cercanos a 1 representan membrana interdigital completa y valores cercanos a 0.5 representan menos membrana interdigital.

De los datos obtenidos solo se eligieron siete medidas que se consideraron más relevantes en la historia de vida de estas salamandras para realizar los análisis. Las medidas elegidas fueron: SVL (nos indica la longitud del cuerpo), TL (la cola participa en el equilibrio y como estructura prensil en salamandras arborícolas, HLL (las patas participan en la locomoción), HW (el ancho de la cabeza podría estar relacionado con el tamaño de las presas que captura la salamandra), RFW, Fa/Ta y sinuosidad (relacionadas con la superficie con la adhesión a la superficie de plantas como bromelias y paredes de cuevas). Algunas de estas mediciones son comúnmente usadas en estudios morfológicos de salamandras (Shepard, *et al.* 2011). Para cada medición se usó un calibrador vernier electrónico mientras que para las mediciones de las patas se tomó registro fotográfico y se midieron con el software ICY (Chaumont, *et al.* 2012). Todas las mediciones fueron tomadas de la pata derecha con excepciones en ejemplares con esta pata pobremente conservada. El tamaño de muestra por cada especie va desde 1 a 20 individuos y se calculó el promedio para cada una de las mediciones. Solo se midieron ejemplares adultos y se combinaron los machos y las hembras en el mismo análisis, debido a que para algunas especies no habían de un sexo o del otro.

## **5.2.- Uso de microhábitat**

Para determinar si hay correspondencia entre la morfología de las salamandras y el microhábitat donde se encuentran, se usó una clasificación de uso de microhábitat basado en seis categorías. Terrestre (T): no trepan sobre la vegetación y viven bajo troncos, piedras, u otros objetos; intermedio (I): se encuentran tanto en el suelo como sobre la vegetación de noche o bajo corteza de los árboles, pero no usan bromelias arborícolas o matas de musgo; arborícola (A): usan bromelias o matas de musgo como refugio; generalista (G): se encuentran tanto en el suelo como en bromelias; cavernícola (C): se encuentra principalmente en cuevas y fosorial (F):

viven en el suelo. Los datos del uso de microhábitat venían de la literatura, fuentes en línea (AmphibiaWeb, 2019) y observaciones personales de personal del laboratorio.

### **5.3.- Análisis morfométricos**

Se realizó un análisis de componentes principales basado en matriz de correlación en R 3.5.0 (R Development Core Team, 2018) para estudiar los rasgos morfométricos en las especies de los 14 géneros de salamandras Neotropicales. El análisis ayuda a reducir la dimensionalidad de la base de datos creando nuevas variables o componentes no correlacionados. Estos componentes describen la variación total que representan los datos. El análisis de PCA nos permite observar las diferencias morfológicas de las especies de estos 14 géneros.

### **5.4.- Análisis de convergencia**

Usamos el método filogenético comparativo implementado en R llamado SURFACE (Ingram y Mahler, 2013) para probar si existe convergencia evolutiva en las salamandras Neotropicales. Este programa ajusta modelos Hansen para datos morfológicos a la filogenia. Los modelos Hansen son modelos de selección estabilizadora Ornstein-Uhlenbeck con múltiples óptimos fenotípicos en donde los cambios de régimen o “regime shifts” son pintados en las ramas del árbol filogenético. SURFACE utiliza la filogenia y datos morfológicos del grupo para identificar linajes que convergen fenotípicamente sin la previa designación de los ecomorfos. La designación previa de ecomorfos es la principal diferencia con otros programas que identifican convergencia.

SURFACE se divide en dos fases, la fase “forward” y la fase “backward”. La fase “forward” comienza agregando un solo modelo OU a la filogenia, en donde todo el árbol pertenece a un solo régimen (todos los linajes son atraídos al mismo pico adaptativo) y se calcula el valor del AIC para este modelo. El AIC balancea las mejoras en el valor de verosimilitud contra la complejidad del modelo (incremento

en número de parámetros). Después de ajustar un modelo, comienza el proceso gradual de agregar cambios de régimen en el origen de cada rama de la filogenia, generando modelos candidatos, en donde las especies descendientes de la rama están bajo un nuevo régimen y están atraídas a un nuevo óptimo. Para cada modelo candidato se calcula la verosimilitud con la posición del cambio de régimen en cada posición posible y luego usa el AIC para comparar el modelo con la máxima verosimilitud de estos contra el modelo previo con un cambio de régimen menos. Cada modelo candidato generado aumenta la complejidad del modelo Hansen. Un nuevo modelo generado puede mejorar el valor de AIC aumentando la verosimilitud lo suficiente para compensar el incremento en la complejidad del modelo (incremento en el número de parámetros). El modelo con el mejor valor de AIC se “pinta” en el árbol y retiene, y el proceso de añadir cambios de régimen o modelos candidatos se detiene hasta que ningún modelo candidato mejore el valor de AIC lo suficiente (este parámetro se puede especificar. Por ejemplo, un valor de -2 o -5). El modelo resultante contiene los cambios de régimen “pintados” en las ramas de la filogenia, cada rama atraída a un óptimo.

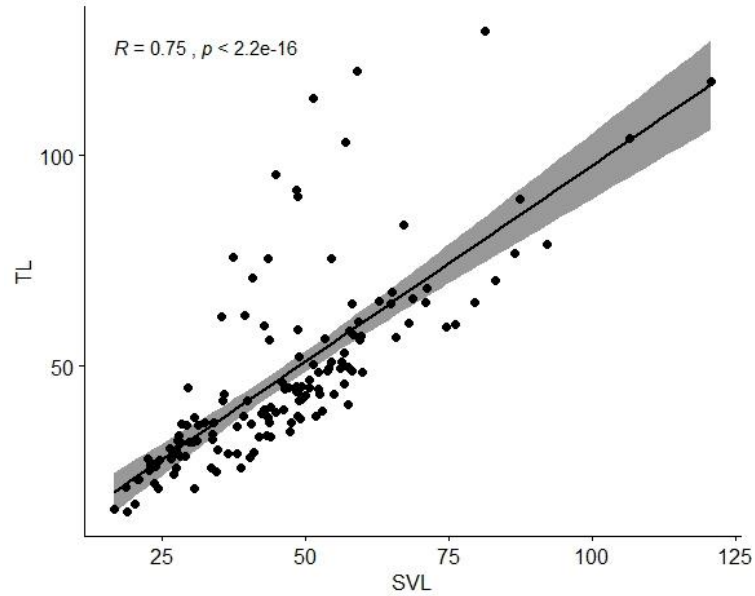
La fase “backward” determina si los diferentes regímenes pueden “colapsar” en uno solo. Esta fase comienza con el modelo donde cada cambio de régimen es un régimen diferente y colapsa los modelos pares por pares, pasando por todas las combinaciones de regímenes. Determina cual modelo colapsado (con un cambio de régimen menos) tiene la máxima verosimilitud. Este modelo colapsado es comparado con el no colapsado usando el AIC. Esta fase sigue colapsando los modelos hasta que el AIC disminuye significativamente, es decir, el nuevo modelo es significativamente peor según el valor de AIC porque la disminución en el número de parámetros no recompensa la disminución en la verosimilitud. El modelo final contiene el mismo número de cambios de régimen e igual o menor número de regímenes. Podemos identificar casos de convergencia en donde dos regímenes diferentes colapsan en uno solo.

En este trabajo utilicé como datos morfológicos los primeros tres PCs. Usé los PCs para tener variables morfológicas independientes, ya que los rasgos morfológicos

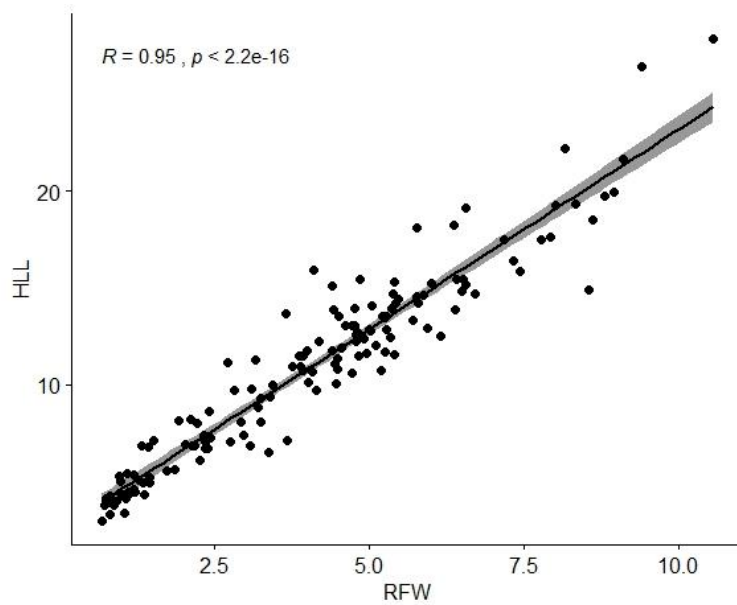
están correlacionados entre sí. Usé una filogenia basada en genes mitocondriales y nucleares de Rovito *et al.* (2015). En su análisis, estimaron las relaciones entre todos los géneros de salamandras Neotropicales con especies representativas de cada género o clado. Juntamos datos para los genes mitocondriales 16S y cytb de su estudio, junto con datos de especies recientemente publicadas y/o en proceso de descripción en el laboratorio para maximizar la cobertura taxonómica del trabajo. Siguiendo la metodología de Rovito *et al.* (2015), usamos su filogenia como una restricción topológica para estimar una filogenia de todas las especies de Bolitoglossini con datos de mtDNA en el programa RAxML v8 (Stamatakis, 2014). Posteriormente, usamos BEAST v1.8 (Drummond y Rambaut, 2007) para hacer ultramétrico el árbol con los rearrreglos de ramas deshabilitados. Con estos datos morfológicos y la filogenia de todas las especies, probamos si existen linajes de salamandras Neotropicales que convergen en el mismo régimen y así identificar morfotipos convergentes.

## 6.- RESULTADOS

### 6.1.- Coeficientes de correlación



**Figura 2.-** Correlación entre la longitud hocico cloaca (SVL) y la longitud de la cola (TL).



**Figura 3.-** Correlación entre el ancho de la pata (RFW) y la longitud de la extremidad trasera (HLL).

Los coeficientes de correlación proporcionan información para determinar el grado de relación entre variables continuas. El valor del índice de correlación varía entre -1 y 1. Dado que muchas de las mediciones tomadas están relacionadas con el tamaño de la salamandra, esperamos que estén correlacionadas entre sí. En la **Figura 2** y en la **Figura 3** se muestra correlación positiva. En la primera hay correlación positiva entre la longitud hocico cloaca (SVL) y la longitud de la cola (TL). Entre mayor sea la salamandra mayor será el tamaño de la cola y de igual forma, la longitud de la extremidad (HLL) corresponde con el ancho de la pata (RFW). Debido a la correlación alta entre muchas mediciones, se usaron componentes principales para obtener variables ortólogas y evitar el análisis de datos correlacionados.

## 6.2.- PCA

Realicé un análisis de componentes principales para examinar las variables morfológicas que representan la mayor variabilidad en los datos. Cada PC representa la influencia de diferentes sets de variables morfológicas.

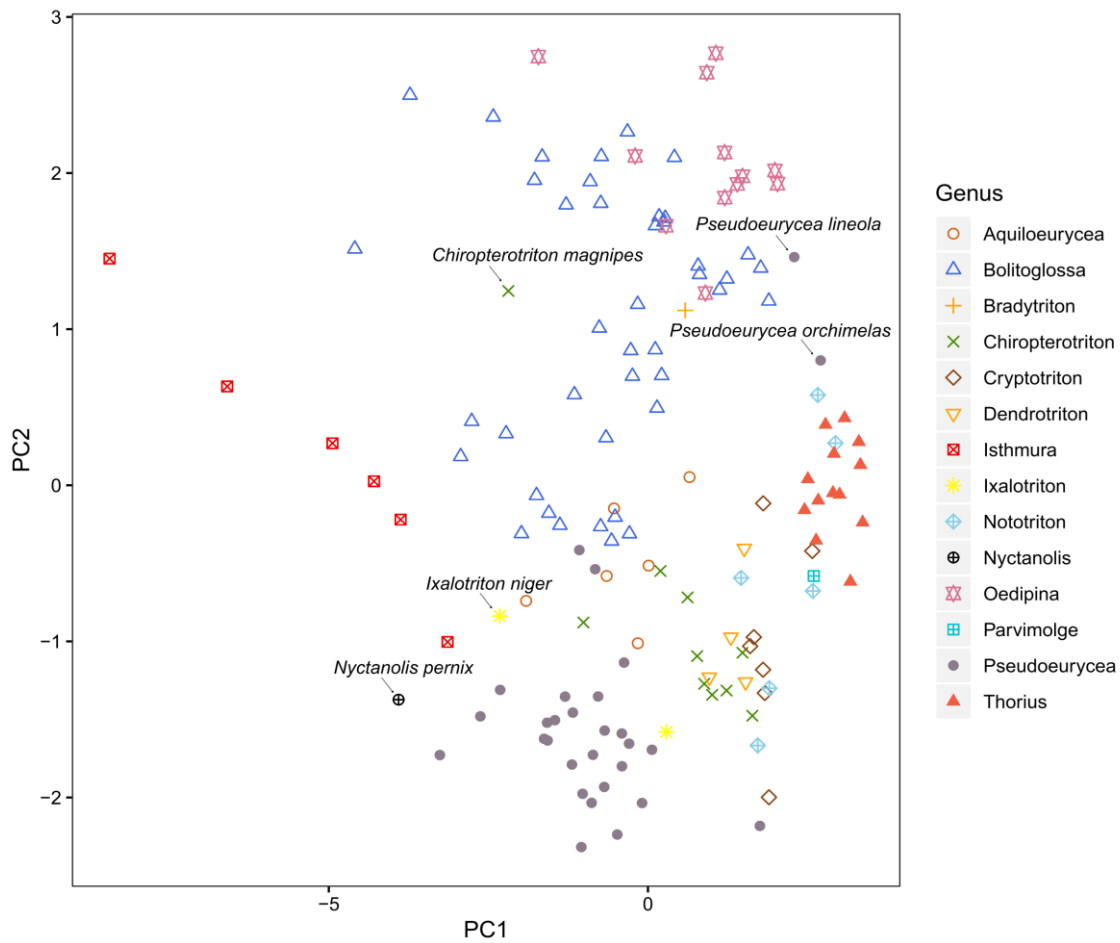
En el PCA el PC1 explica el 60 % de la variación en los datos morfológicos, el PC2 explica el 26 % y el PC3 el 9%. Es decir que los primeros tres componentes principales usados para el análisis explican el 95 % de la proporción de la varianza total de los datos. El PC1 explica en gran parte el tamaño de la salamandra y está correlacionado negativamente con los valores de SVL (longitud hocico cloaca), HLL (longitud de extremidad trasera), HW (ancho de la cabeza) y RFW (ancho de la pata) y positivamente con Fa/Ta. El PC2 está correlacionado principalmente con Fa/Ta (positivamente) y sinuosidad (negativamente). Valores más altos en el PC2 corresponden a mayor cantidad de membrana interdigital de las patas de las salamandras. El PC3 está negativamente relacionado con la longitud de la cola, en menor grado con el ancho de la pata (positivamente) y la sinuosidad (negativamente), o sea que valores altos corresponden a longitud de la cola más

corta y en menor grado con patas más anchas y con menor sinuosidad (más membrana interdigital).

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>	<b>PC6</b>	<b>PC7</b>
<b>SVL</b>	-0.46	0.152	-0.15	0.213	-0.353	-0.205	0.724
<b>TL</b>	-0.306	0.291	-0.805	-0.261	0.186	0.002	-0.261
<b>HLL</b>	-0.471	-0.061	0.197	-0.026	0.321	0.782	0.13
<b>HW</b>	-0.468	0.057	0.165	0.399	-0.453	-0.009	-0.61
<b>RFW</b>	-0.454	-0.003	0.375	-0.202	0.522	-0.579	-0.06
<b>Fa/Ta</b>	0.201	0.643	0.042	0.616	0.403	0.012	0.021
<b>Sinuosidad</b>	-0.039	-0.685	-0.342	0.552	0.309	-0.101	0.005
<b>Desviación estándar</b>	2.06	1.344	0.814	0.379	0.234	0.174	0.147
<b>% Proporción de varianza</b>	0.6	0.26	0.094	0.02	0.007	0.004	0.003
<b>% Proporción acumulativa</b>	0.6	0.869	0.964	0.984	0.992	0.996	1

**Tabla 1.-** Valores de los componentes, desviación estándar y porcentaje de varianza explicada con los factores para las siete variables morfológicas en los siete PCs.





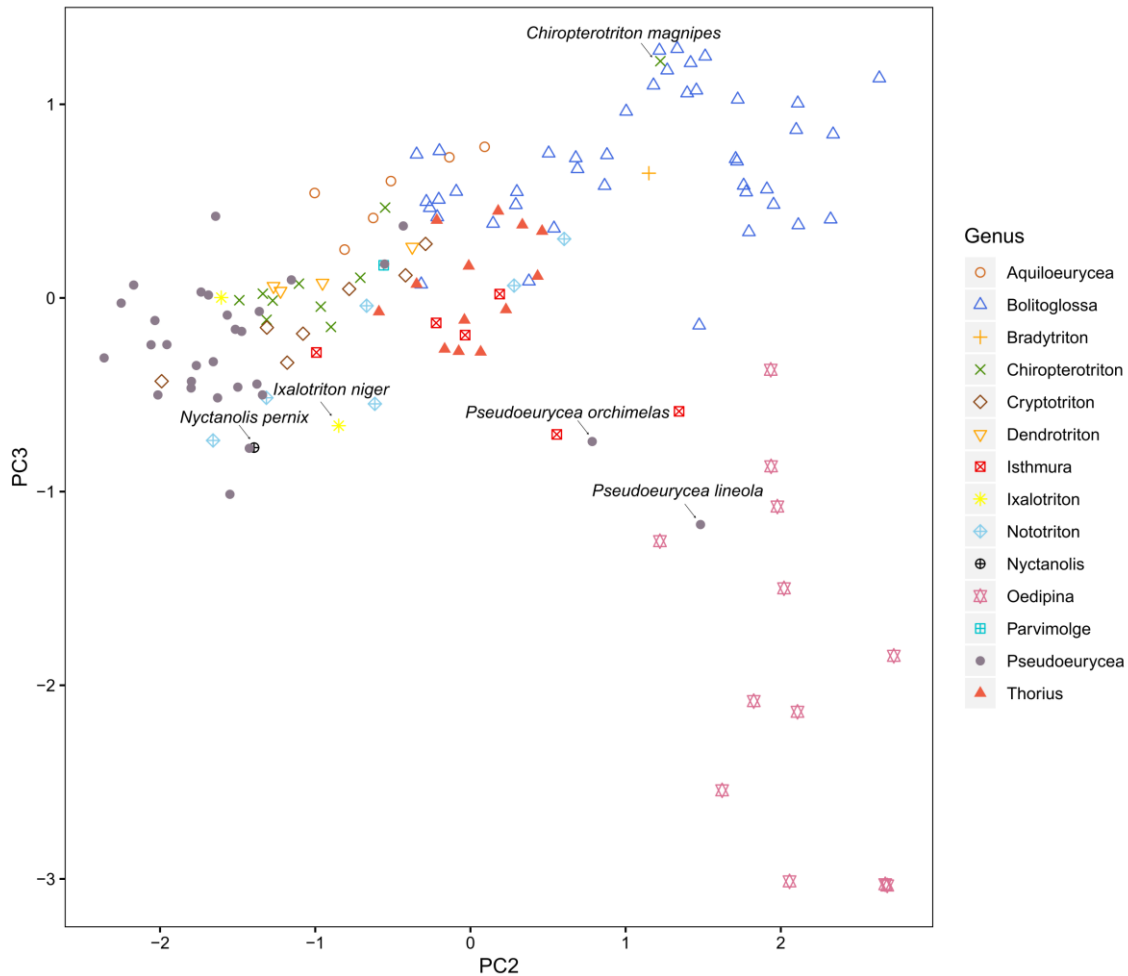
**Figura 4.-** Distribución del morfoespacio de PC1 y PC2 de los géneros de la tribu Bolitoglossini. Cada color representa los catorce géneros de esta tribu. El eje X representa el tamaño de las salamandras, con especies más grandes a la izquierda, y el eje Y representa la cantidad de membrana interdigital de las patas, con especies que tienen más membrana hacía arriba.

La figura 4 muestra el morfoespacio representado por los dos primeros componentes. El eje X representa el tamaño de las salamandras (PC1). Las especies de mayor tamaño se encuentran en la izquierda y las de menor tamaño en la derecha. El eje Y corresponde a la cantidad de membrana interdigital de las patas, donde las especies con mayor cantidad de membrana están en la parte superior y

viceversa. La parte inferior muestra géneros como *Nyctanolis*, *Ixalotriton*, *Nototriton*, *Chiropterotriton* y la mayoría de las especies de *Pseudoeurycea* que presentan los dígitos bien definidos y membrana interdigital poco marcada o ausente. En la parte superior se encuentran salamandras con membrana interdigital como la mayoría de los miembros del género *Bolitoglossa*. Este espacio es compartido con *Oedipina* (especies con y sin membrana) que tiene los dígitos unidos (sindáctilos) y por lo tanto un valor alto en grado de membrana digital. En la parte media y superior izquierda de la figura observamos especies del género *Isthmura* (cuadro rojo). *Isthmura máxima* es la especie más grande de este género y es la que se encuentra alejada en la parte superior izquierda, relativamente cercana a otras especies de gran tamaño como *Isthmura gigantea* y *Bolitoglossa robusta* (triángulo azul). *Isthmura naucampatepetl* es un miembro pequeño y delgado de este género, y se encuentra en una posición cercana a *Nyctanolis*, *Ixalotriton* y especies del género *Pseudoeurycea* (punto gris). Sin embargo *Pseudoeurycea lineola* y *P. orchimelas* se encuentran totalmente alejadas de los demás miembros de este género. La primera se encuentra junto con salamandras de los géneros *Oedipina* y *Bolitoglossa*, mientras que la segunda está cercana a géneros de tamaño pequeño en la parte derecha.

Gran parte de las especies del género *Bolitoglossa* (triángulo azul) poseen membrana interdigital y las encontramos en la parte superior de la figura. Especies de *Bolitoglossa* con poca membrana interdigital las encontramos en la parte media, compartiendo espacio con *Aquiloerycea* y *Pseudoeurycea*. *Bolitoglossa* es el género que ocupa mayor superficie en el morfoespacio, esto puede explicarse debido a que este género es el que contiene mayor número de especies de la tribu Bolitoglossini y que en él encontramos gran variación morfológica en las variables que explican el tamaño del cuerpo. Por ejemplo, en un extremo, *Bolitoglossa robusta* es la especie que presenta los valores más altos en las mediciones de SVL (87.3) y de HLL (20.0), comparados con las mediciones de la *Bolitoglossa* más pequeña, *B. rufescens* que tiene los valores de 30.5 de SVL, y 6.9 de HLL. Este género difiere por completo en la superficie que ocupan géneros de salamandras pequeñas.

Todos los miembros de *Thorius* se encuentran en la parte derecha y comparten espacio con *Parvimolge*, y algunas especies de *Nototriton*, *Dendrotriton* y *Cryptotriton*. Estos géneros presentan cuerpos muy pequeños, así como miembros muy cortos. Varias especies de estos tres últimos géneros, al ser un poco más grandes y tener los dígitos bien marcados están junto con miembros de *Chiropterotriton*. El género *Chiropterotriton* (equis verde) contiene especies que sobrelapan con otros géneros como *Aquiloemyza*. El caso de *Chiropterotriton magnipes* es relevante porque se aleja por completo de los miembros de este género. Esta especie es la más grande de este género y se agrupa con miembros de talla grande del género *Bolitoglossa* sin dejar de mencionar que ambos presentan membrana interdigital.



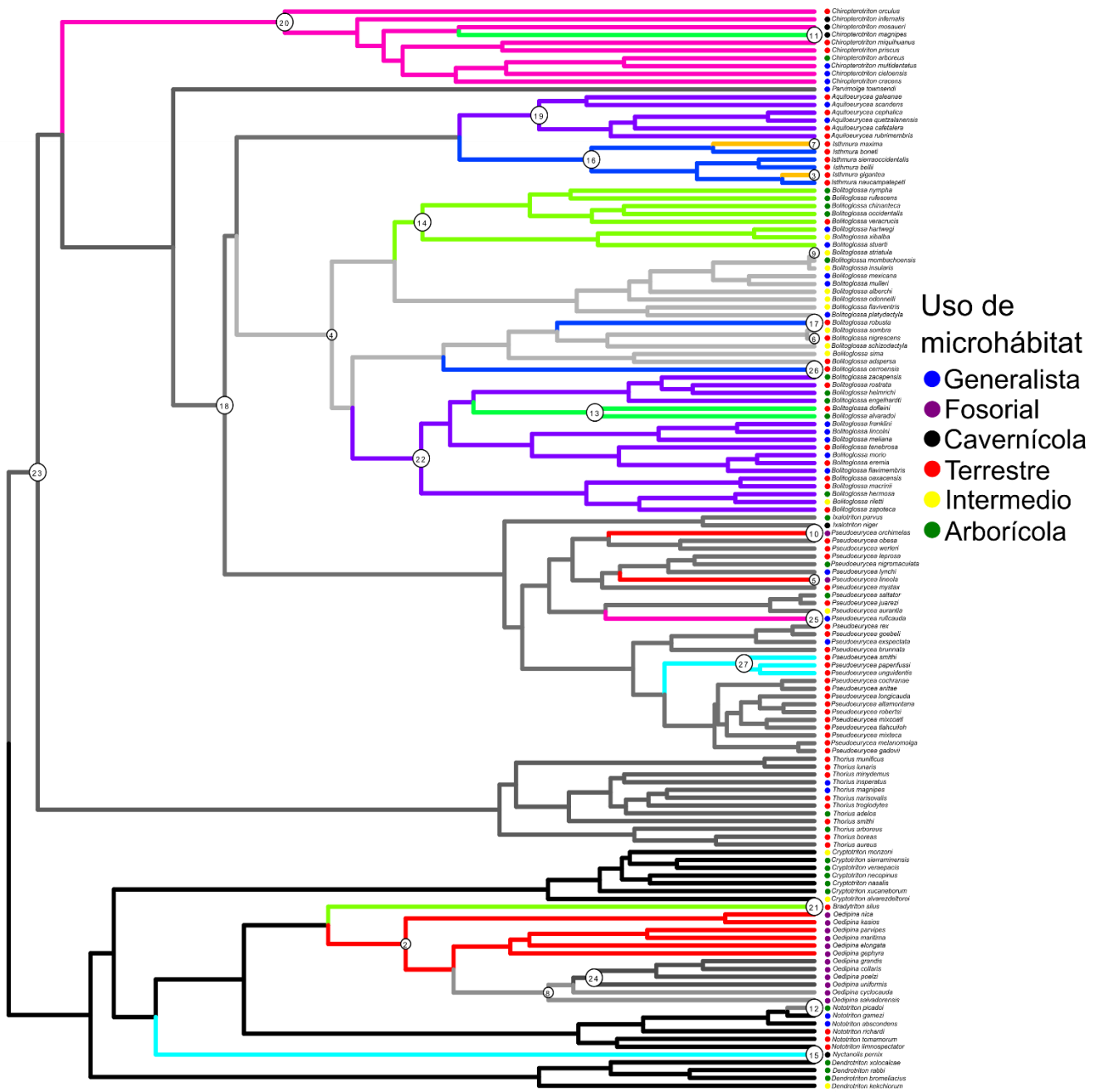
**Figura 5.-** Distribución del morfoespacio de PC2 y PC3 de los géneros de la tribu Bolitoglossini. Cada color representa los catorce géneros de esta tribu. El eje X corresponde a la cantidad de membrana interdigital, con especies con más membrana a la derecha, y el eje Y al tamaño de la cola y el ancho de la pata, con especies con colas largas y patas angostas hacia abajo.

En la Figura 5 se muestra el morfoespacio representado por el PC2 y el PC3. Este análisis omite el efecto del tamaño total de la salamandra presente en el PC1. En esta figura existe mayor solapamiento de las especies que en la Figura 4, con algunos géneros mostrando formas del cuerpo similares. El eje X explica la cantidad de membrana interdigital, donde salamandras con ausencia de esta se encuentran en

la parte izquierda y con mayor cantidad de esta estructura en la parte derecha. El eje Y explica el tamaño de la cola donde los valores pequeños representan mayor longitud de esta y viceversa. Este eje también explica el ancho de la pata. El género *Oedipina* se presenta casi en su totalidad en la parte inferior derecha del morfoespacio y comparte espacio con *Pseudoeurycea lineola* y *Pseudoeurycea orchimelas*. Todas estas poseen las colas más largas del análisis. El resto de las especies del género *Pseudoeurycea* se encuentra en su mayoría en la parte superior izquierda, cercano a *Cryptotriton*, *Nototriton*, *Dendrotriton* e *Ixalotriton parvus*. Tres especies de *Isthmura* se encuentran en la parte media de la figura y están cercanas a *Bolitoglossa*, *Chiropterotriton* e incluso con salamandras miniatura como *Thorius*, y *Nototriton*. *Nyctanolis pernix*, la única especie de este género se agrupa con especies de *Nototriton* y *Pseudoeurycea*. *Ixalotriton niger* se encuentra cercano con *Nototriton limnospectator*; esta especie es la que posee los miembros, cola, cabeza y patas más grandes de las seis especies del género. Cabe mencionar que *I. niger* y *Nyctanolis pernix* se encuentran relativamente cercanas.

En la parte superior derecha se encuentran gran parte de las especies de *Bolitoglossa* que poseen membrana interdigital y comparten espacio con *Chiropterotriton magnipes* y *Bradytriton silus* que carece de membrana, pero presentan los dedos juntos. *Bolitoglossa* es el género que ocupa gran espacio en la Figura 5, teniendo valores extremos que indican la cantidad de membrana interdigital. *Bolitoglossa occidentalis* y *B. mexicana* presentan los valores de sinuosidad más bajos (1.41; valores bajos de sinuosidad indican más membrana interdigital), solo superados por *B. odonnelli* (1.38) y *B. platydactyla* (1.4). Mientras que los valores de *Bolitoglossa franklini* (2.38) y *B. lincolni* (2.39) son mayores por poseer poca membrana interdigital. Tenemos también diferencias radicales en el tamaño de la cola (TL) donde *Bolitoglossa robusta* tiene 89.6 y *B. rufescens* 21.0 y valores de ancho de la pata (RFW) de 9.0 en *B. robusta* y 3.1 en *B. rufescens*. Todas las demás especies de *Chiropterotriton* están cercanas y compartiendo espacio con *Cryptotriton*, *Dendrotriton* y algunas especies de *Aquiloerycea*.

### 6.3.- Análisis de SURFACE



**Figura 6.-** Filogenia resultante del análisis de SURFACE con el uso de microhábitat en salamandras pletodóntidas Neotropicales. Las ramas con el mismo color indican regímenes convergentes, ramas en escala de gris indican regímenes no convergentes y ramas en negro indican regímenes ancestrales. Los números en las

ramas indican los cambios de régimen que fueron añadidos en la fase “forward”. Los círculos de color indican el uso de microhábitat de cada especie.

El análisis de SURFACE identificó 27 cambios de régimen y ocho regímenes convergentes. Cinco regímenes muestran falta de correlación con el microhábitat, ya que las especies en estos ocupan diferentes microhábitats. En los tres regímenes convergentes (color rojo, azul y naranja) restantes hay correspondencia con el uso de microhábitat. Dos de estos tienen correspondencia con microhábitats terrestres y el otro con el uso de microhábitat fosorial.

En el género *Isthmura* encontramos dos regímenes diferentes que corresponden al microhábitat terrestre de todos sus miembros, en uno están las dos especies más grandes de este género y en este análisis (*Isthmura máxima* e *I. gigantea* en color naranja). *Isthmura máxima* e *I. gigantea* son especies que presentan cola y miembros largos, cabeza y patas anchas, y un valor de sinuosidad medio (2.5 y 2.7 respectivamente). El otro régimen (azul) incluye el resto de las especies de *Isthmura* donde también se encuentran *Bolitoglossa robusta* y *B. cerroensis*. Los miembros de este régimen son menores en tamaño al anterior, pero son de las especies más grandes en el análisis y comparten características como miembros largos, patas y cabezas anchas, con valores de sinuosidad parecidos; aquí *Isthmura naucampatepetl* destaca en el grupo con un valor de mayor de sinuosidad (menor membrana interdigital).

*Oedipina* contiene un régimen convergente y un régimen no convergente. El subgénero *Oeditriton* (*O. nica* y *O. kasios*) y el subgénero *Oedopinola* (*O. parvipes*, *O. marítima*, *O. gephyra* y *O. elongata*) están bajo el mismo régimen (rojo) compartido con *Pseudoeurycea lineola* y *P. orchimelas*. *Pseudoeurycea lineola* y *P. orchimelas* no son especies hermanas, es decir que este régimen está en tres puntos diferentes en la filogenia y tiene correspondencia con la categoría fosorial en el uso de microhábitat. Estas dos especies presentan la cabeza, miembros y patas más pequeñas que cualquier especie de su género. En este régimen las especies son similares teniendo cuerpos elongados, colas largas y miembros cortos. Las seis

especies restantes del género *Oedipina* (subgénero *Oedipina*) están en un régimen no convergente.

En uno de los regímenes convergentes resultantes del análisis encontramos a todas las especies del género *Chiropterotriton* (con excepción de *Chiropterotriton magnipes*) en color rosa. Las tres especies terrestres, tres generalistas, dos cavernícolas y una arborícola de *Chiropterotriton* comparten régimen con *Pseudoeurycea ruficauda*, una especie generalista y la *Pseudoeurycea* más pequeña en este análisis.

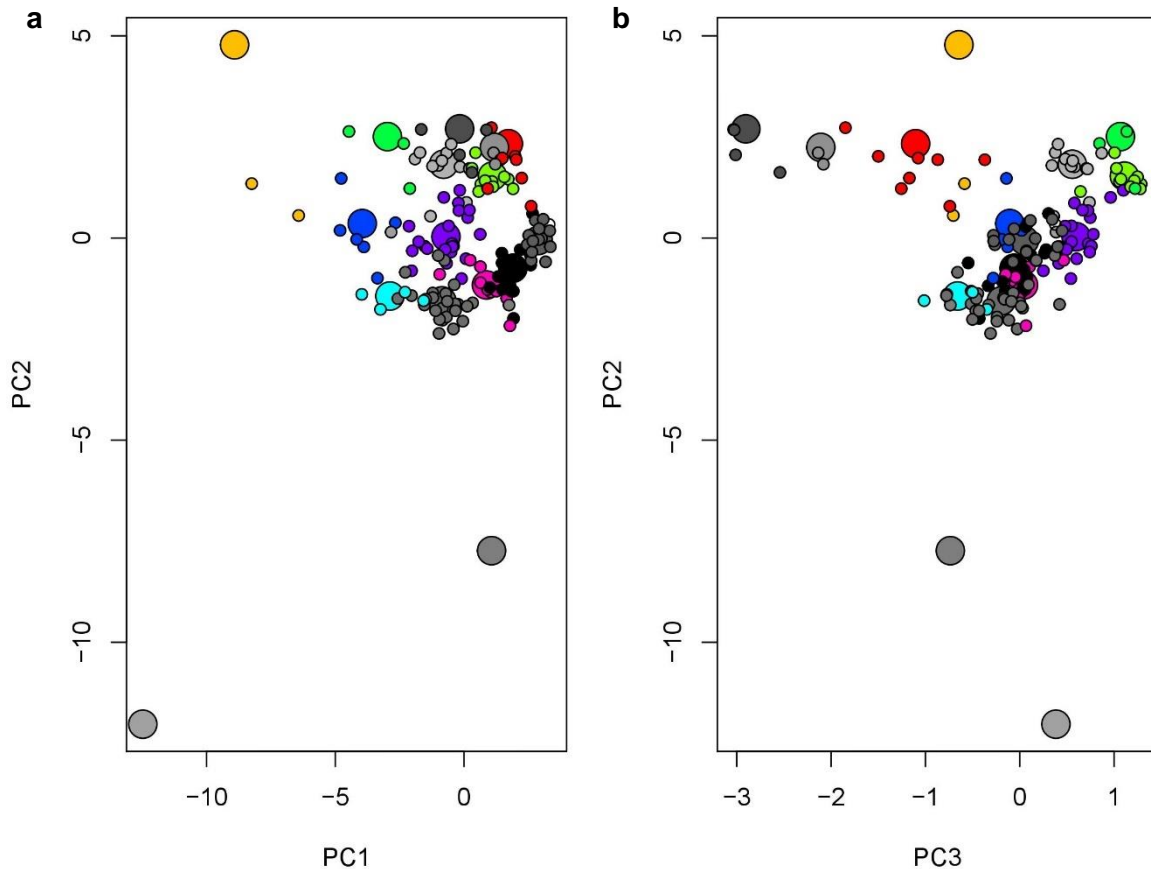
*Chiropterotriton magnipes* se encuentra agrupado en otro régimen (verde) con *Bolitoglossa dofleini* y *B. alvaradoi*. Estas últimas tres especies difieren en el tamaño, pero comparten algunos rasgos como miembros largos, patas muy anchas, porcentajes de membrana interdigital muy altos y tamaños del cuerpo (SVL) desde grandes a muy grandes (entre los 12 más altos de todas las especies). *Chiropterotriton magnipes* es cavernícola, *B. alvaradoi* es arborícola y *B. dofleini* ocupa microhábitats terrestres y arborícolas.

El género *Bolitoglossa* cuenta con cinco regímenes, cuatro convergentes y un régimen no convergente. Dieciséis especies de *Bolitoglossa* comparten un régimen (morado) con todo el género *Aquiloerycea*, siendo el régimen con el mayor número de especies. En él encontramos especies con diferentes valores en el tamaño del cuerpo, así como en la medición de sinuosidad, en ambos géneros. Por ejemplo, *Bolitoglossa zapoteca* es una especie grande (SVL = 65.8) y comparte régimen con *Aquiloerycea quetzalanensis* (SVL = 38.1), una especie relativamente pequeña. Este régimen se caracteriza por tener valores de sinuosidad moderados como *Aquiloerycea scandens* (2.7) y *Bolitoglossa helmrichi* (1.64) que tiene relativamente poca membrana si la comparamos con otras especies de su género. El régimen contiene a todas las especies de los subgéneros *Magnadigita* y *Oaxakia*, los subgéneros con menos membrana interdigital del género *Bolitoglossa*. Este régimen no tiene correspondencia con una sola categoría de uso de microhábitat ya que tiene cuatro (terrestre, generalista, intermedio y arborícola) repartidos en los dos géneros.



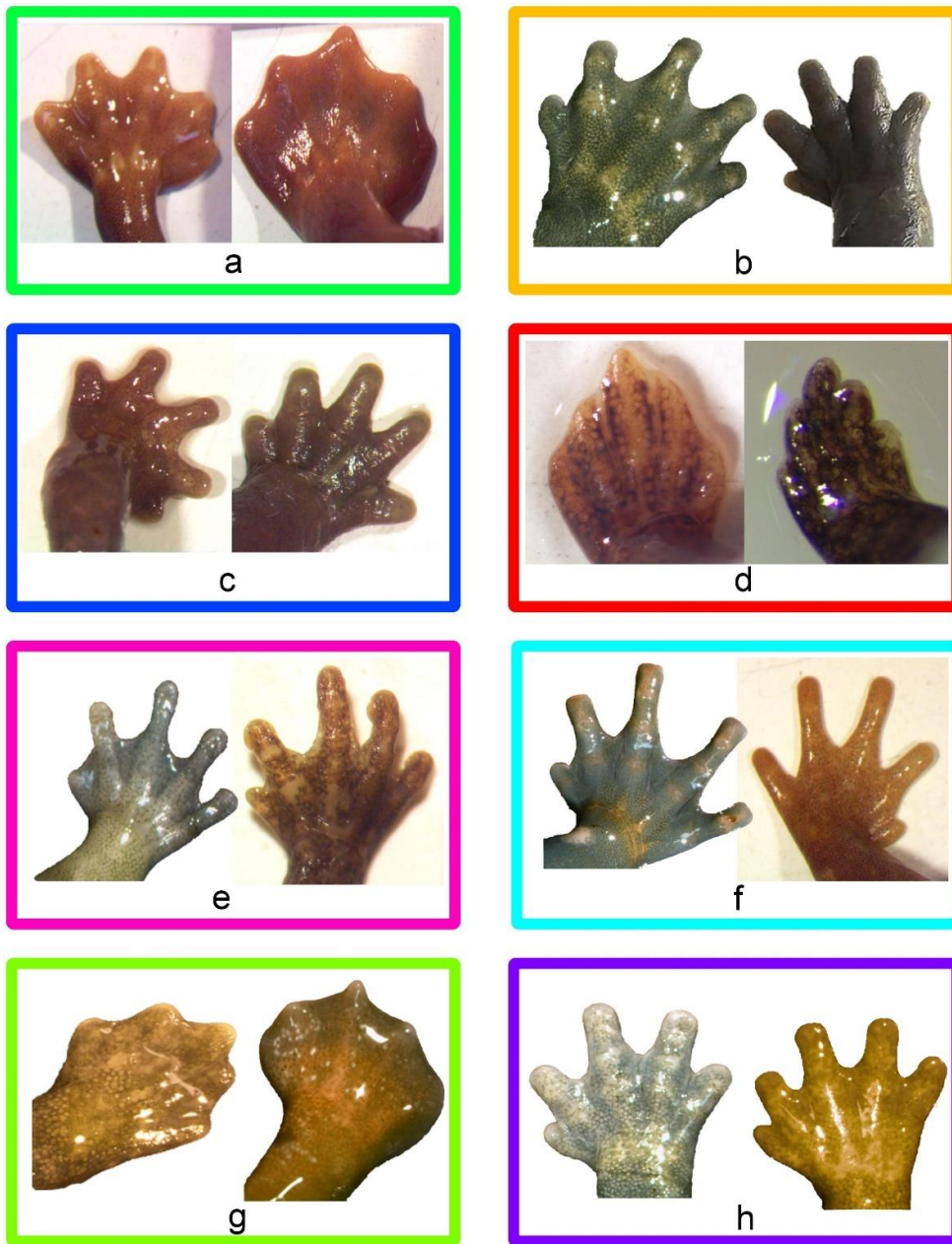
*Bolitoglossa nympha*, *B. rufescens*, *B. chinanteca*, *B. occidentalis*, *B. veracruzis*, *B. hartwegi*, *B. xibalba* y *B. stuarti*, todas de talla pequeña (siendo de las especies más pequeñas en este género incluidos en el análisis) y con dígitos completamente palmeados, se encuentran en un mismo régimen (amarillo) compartido con *Bradytriton silus*. Las especies bajo este régimen tienen colas y miembros relativamente cortos y valores de porcentaje altos de membrana interdigital parecidos. El régimen incluye cuatro *Bolitoglossa* arborícolas, dos generalistas, una terrestre, una intermedia y *Bradytriton silus* que es terrestre. Catorce especies de *Bolitoglossa* ocupan un régimen no convergente e incluye especies de tamaño pequeño y mediano con valores altos de porcentaje de membrana interdigital.

Las seis especies de *Nototriton* se dividen en dos regímenes, una especie bajo régimen no convergentes y cinco en regímenes ancestrales. *Nyctanolis pernix* está en el mismo régimen (verde cian) con *Pseudoeurycea smithi*, *P. papenfussi* y *P. unguidentis*. Estas tres especies de *Pseudoeurycea* están entre los valores más altos de SVL, TL, y HLL de todo el género. Si bien *Nyctanolis pernix* tiene la cola significativamente más larga, comparte valores de sinuosidad altos (patas con los dígitos separados y bien definidos) y SVL muy parecidos con las *Pseudoeurycea*. La correspondencia en este régimen es parcial porque *Pseudoeurycea papenfussi* se puede encontrar en grietas (microhábitat similar a cuevas) y *Nyctanolis pernix* es capaz de salir de las cuevas y trepar árboles. *Parvimolge townsendi* está en un régimen no convergente junto con otras salamandras miniatura como todas las especies de *Thorius*. Todas las especies de *Cryptotriton* y *Dendrotriton* están bajo el régimen ancestral.



**Figura 7.-** Posición de los óptimos (círculos grandes) resultantes del análisis de SURFACE en comparación con los valores promedio de los rasgos de las especies (círculos pequeños). El color compartido representa los regímenes convergentes. Círculos en color gris representan regímenes no convergentes.

En la Figura 7 (a y b) observamos el óptimo en color naranja representado por las dos especies más grandes del análisis, *Isthmura máxima* e *I. gigantea*, separados del resto de los círculos. El círculo azul, con el resto de las especies de *Isthmura* y dos especies grandes de *Bolitoglossa* se encuentra relativamente separados. El círculo rojo que contiene a seis especies de *Oedipina* y a *Pseudoeurycea lineola* y *P. orchimelas* está alejado en la figura b, en comparación con la figura a donde no difiere mucho su posición respecto a los óptimos de color gris y lima.



**Figura 8.-** Fotografías de patas traseras de salamandras representando ejemplos de cada régimen. Los diferentes colores muestran los ocho regímenes convergentes en el análisis de SURFACE. (a) *Chiropterotriton magnipes* y *Bolitoglossa alvaradoi* (b) *Isthmura máxima* e *I. gigantea* (c) *Bolitoglossa cerroensis* e *Isthmura belli* (d) *Oedipina marítima* y *Pseudoeurycea lineola* (e) *Chiropterotriton cracens* y *Pseudoeurycea ruficauda* (f) *Nyctanolis pernix* y *Pseudoeurycea papenfussi* (g) *Bradytriton silus* y *Bolitoglossa occidentalis* (h) *Aquiloerycea galeanae* y *Bolitoglossa morio*.

## 7.- DISCUSIÓN

La similitud morfológica que hay en diferentes especies de organismos y su relación con el ambiente donde se desarrollan ha sido estudiado ampliamente (McGhee, 2011), incluidas las salamandras Neotropicales (Wake, 1991). Son diversos los estudios donde se analiza la morfología de salamandras Neotropicales y debido a que en este grupo hay especies que comparten características del cuerpo similares que se relacionan con el hábitat que ocupan, se ha propuesto la existencia de ecomorfos. En este trabajo, se utilizaron datos morfológicos para representar el morfoespacio que ocupan los 14 géneros de salamandras Neotropicales. También se probó la existencia de morfotipos convergentes usando los datos morfológicos y la filogenia de este grupo. Los resultados demuestran que hay convergencia morfológica en la tribu Bolitoglossini y que los diferentes grupos convergentes pueden tener ausencia de correlación, correlación parcial y/o completa con el microhábitat donde se encuentran.

La membrana interdigital es un rasgo morfológico que participa en la locomoción en superficies verticales en salamandras Neotropicales y que se originó independientemente en diferentes especies de este grupo. Es fundamental conocer cómo este rasgo participa en distintos usos de microhábitat en diferentes especies. Es interesante como la mayoría de las especies de *Bolitoglossa* que tienen valores menores o cercanos a  $\pi/2$  ( $\approx 1.56$ ) son generalistas, intermedios y arborícolas, lo que podría indicar que la membrana ayuda a las salamandras a trepar (bajo estas tres categorías de microhábitat) (Wake y Lynch, 1976; Alberch, 1981). Sin embargo, especies como *Bolitoglossa dofleini* (1.5) y *B. veracruzis* (1.54) tienen membrana interdigital y están en la categoría de Terrestre (*B. veracruzis* también puede trepar sobre rocas). Es importante mencionar que *Bolitoglossa dofleini* tiene dimorfismo sexual considerable. Las hembras alcanzan los 114 mm de SVL y los machos 70 mm de SVL. Este rasgo, junto que los machos tienen miembros relativamente más largos, podría ser clave para el uso de microhábitat distinto entre machos y hembras. Raffaëlli (2007) menciona que las hembras prefieren ambientes terrestres a diferencia de los machos que suelen ser intermedios El uso de microhábitat

terrestres se presenta también en *B. adspersa* (1.9) pero su valor de sinuosidad es mucho mayor. Alberch (1981) ejemplifica a *Bolitoglossa rostrata* y *B. morio* como salamandras sin membrana interdigital. Es de suponer que las especies sin membrana (valores mayores de sinuosidad) como *B. rostrata* (2.37) y *B. morio* (2.26) son terrestres, pero solo la primera lo es, mientras que *B. morio* es una especie que puede trepar en bromelias (generalista). Entonces, este rasgo que provee la habilidad de trepar en distintas superficies no es indispensable para especies generalistas con valores de sinuosidad altos.

### Ocupación del morfoespacio

El morfoespacio que muestran la Figura 4 y Figura 5 provee de información sobre los géneros y las especies que presentan mayor similitudes o diferencias morfológicas. En estas figuras no hay distinción morfológica entre grupos que ocupan diferentes microhábitats. Solo con la posible excepción del espacio donde están las especies gigantes del género *Isthmura* (*I. máxima*, *I. gigantea*, *I. boneti*, *I. sierraoccidentalis* y *I. bellii*) y *Bolitoglossa robusta* (la *Bolitoglossa* más grande) que están restringidas a la parte media e izquierda de la Figura 4 y donde todas sus especies están bajo la categoría de terrestre. Por otro lado, en la parte derecha de la Figura 4 encontramos a especies de tamaño reducido que podemos considerar miniatura ( $\leq 35$  mm) de acuerdo con la clasificación de Rovito *et al.* (2015). La reducción del tamaño del cuerpo ha evolucionado de manera repetida en salamandras Neotropicales, presentándose en *Thorius* y *Parvimolge* (Hanken, 1984) y en especies de *Oedipina*, *Cryptotriton*, *Nototriton*, *Dendrotriton*, *Chiropterotriton* y *Bolitoglossa* (Rovito *et al.*, 2015). Si bien *Thorius* es la salamandra miniatura que presenta mayor variación en su medida de longitud hocico cloaca (SVL) que va desde 16.5 mm en *T. arboreus* hasta 35 mm en *T. aureus*, no es el género de salamandras miniatura que ocupa mayor espacio en la Figura 4 y todas las especies de este género están restringidas en la parte derecha. *Nototriton* contiene especies que superan el límite para considerarlas miniatura, como *Nototriton major* y *N. brodiei*, pero no fueron incluidas en el estudio. Aun así, es el

género de salamandras de tamaño pequeño que ocupa mayor espacio en la Figura 4 y puede explicarse en gran medida a que este linaje presenta especies con patas pequeñas como *N. richardi* (RFW de 0.92) y *N. limnospectator* con un tamaño superior (RFW de 2.04). Este espacio no está restringido a un solo microhábitat, porque contiene especies arborícolas, intermedias, generalistas y terrestres.

Darda y Wake (2015) también mencionan que el género *Chiropterotriton* es uno de los géneros con mayor diversidad morfológica en las salamandras pletodóntidas Neotropicales, ya que contiene especies con poca membrana interdigital, cuerpos y miembros pequeños y especies con membrana interdigital, cuerpos y miembros largos. No obstante, *Bolitoglossa* supera a *Chiropterotriton* en diversidad morfológica en los dos análisis de PCA, por características previamente mencionadas. *Bolitoglossa* es el género de salamandras Neotropicales que contiene mayor número de especies (132 especies) en la familia Plethodontidae (AmphibiaWeb, 2018) y resulta de gran interés por su morfología. Este género tiene rasgos característicos del grupo, como reducción y pérdida de falanges y patas con membrana interdigital (característica compartida con *Chiropterotriton magnipes*). Esta característica está asociada con hábitos arborícolas se encuentra también en la salamandra miniatura *Bolitoglossa rufescens*, sin embargo, el rasgo se generó por pedomorfosis (Alberch y Alberch, 1981; Parra *et al*, 2004). En la Figura 4 *Bolitoglossa rufescens* está cercana a *B. xibalba* (intermedia), *B. hartwegi* (generalista) y *B. chinanteca* (arborícola) y sirven para ejemplificar que características morfológicas semejantes participan de distintas formas en el uso de microhábitats diferentes, lo que lo convierte en un grupo que es difícil encontrar asociación entre la morfología y un microhábitat específico gracias al gran número de especies y la amplia diversificación que ha tenido para adaptarse a distintos microhábitats. Otras salamandras que ocupan mayor morfoespacio que *Chiropterotriton* son especies de talla pequeña de los géneros *Cryptotriton* y *Nototriton*. Si bien el tamaño total de las siete especies de *Cryptotriton* no difiere demasiado, si lo hace el tamaño de sus miembros, el ancho de las patas y el valor de sinuosidad. *Cryptotriton monzoni* y *C. alvarezdeltoroi* son especies Intermedias y se alejan del resto que son arborícolas (salvo *C. necopinus* que está relativamente

distante). En *Nototriton* observamos algo similar, con diferencias en el tamaño de la cola, el ancho de la pata y también el valor de sinuosidad y sin ningún agrupamiento entre especies que comparten el mismo microhábitat.

En el trabajo de Adams *et al* (2009) utilizan siete variables para cuantificar la variación morfológica en 190 especies de salamandras pletodóntidas. Los autores incluyen mediciones como SVL, TL, HLL, la medición del ancho del cuerpo y la longitud del hocico al ojo (estas dos últimas no incluidas en este trabajo) y no incluyen ninguna medición de las patas, como el ancho o la sinuosidad. El PCA resultante de su estudio muestra a casi todas las especies de *Oedipina* alejadas del resto de las especies. Si bien, en mi primer PCA encontramos a *Bolitoglossa* compartiendo espacio con la mayoría de las *Oedipina* (debido a la medición de sinuosidad), es claro que estas especies se separan del resto de los géneros analizados. Esto es más evidente en el segundo PCA, con todas las especies fosoriales separadas de la mayoría de los géneros, con mayor especialización a este microhábitat en especies de *Oedipina*, *P. lineola* y *P. orchimelas*. *Oedipina* ha sido reconocido como el género más especializado de la familia Plethodontidae (Brame, 1968). Este presenta rasgos especializados al microhábitat fosorial compartido con otros organismos como los reptiles. Reptiles fosoriales pueden carecer de extremidades o estas son reducidas, ya que no participan en la locomoción como en mamíferos fosoriales. Incluso hay especies de reptiles que tienen mayor número de vertebras asociadas con la elongación del cuerpo (como el caso de *Oedipina*) (Wu, *et al.* 2015). El morfoespacio que ocupan las especies fosoriales es amplio, por lo tanto, podemos considerar que la gran variación morfológica dentro de este ecomorfo estaría relacionada con el nivel de especialización en este microhábitat. Especies que tendrían la capacidad de escarbar más que otras, podrían tener cuerpos más alargados y/o miembros de menor tamaño o diferir en otros rasgos asociados a un estilo de vida subterráneo.

## Convergencia morfológica y su relación con el uso del microhábitat

En los resultados de SURFACE solo seis especies del género *Pseudoeurycea* pertenecen a regímenes convergentes, mientras que el resto pertenecen a regímenes no convergentes. Este análisis muestra a todas las salamandras fosoriales divididas en un régimen convergente y un régimen no convergente, es claro que el régimen convergente sí está correlacionado con el microhábitat. Las especies bajo este régimen presentan adaptaciones morfológicas que indican el microhábitat que habitan. Por ejemplo, Parra y Wake (2001) mencionan la similitud morfológica en el cuerpo alargado de salamandras fosoriales en los géneros *Oedipina* y *Pseudoeurycea*, que, si bien poseen parecido morfológico externo, difieren en el número de vertebras. El género *Oedipina* posee de 18 a 22 vertebras, mientras que *Pseudoeurycea lineola*, *P. orchimelas* y *P. orchileucos* poseen 14 vertebras, el mismo número que todas las otras salamandras Neotropicales. Para tener una morfología elongada, estas especies de *Pseudoeurycea* evolucionaron vertebras más largas, mientras que en *Oedipina* aumentó el número de vertebras para llegar a la misma morfología por una ruta independiente. Estas presentan cuerpos delgados y alargados, patas muy pequeñas con dígitos cortos, cabezas pequeñas, miembros cortos y delgados; esta última característica es compartida con otros anfibios como ranas (Vidal y Keogh, 2015) e incluso reptiles (Pianka, 1973). La combinación de estos rasgos morfológicos en las salamandras fosoriales es única en especies Neotropicales (Parra y Wake, 2001). En otras palabras, todas las especies fosoriales presentan formas del cuerpo particulares que demuestran que este ecomorfo presenta características que pueden estar fuertemente restringidas por el microhábitat. Que organismos diferentes compartan las mismas restricciones produce las mismas variaciones morfológicas, entonces puede conducir a convergencia (Losos, 2011).

Los otros dos regímenes convergentes donde todos sus miembros pertenecen a la categoría de microhábitat terrestre es el del género *Isthmura*. *Isthmura maxima* e *I. gigantea*, las dos especies más grandes del análisis y del género pertenecen a un régimen y las cuatro especies restantes pertenecen a otro junto con *Bolitoglossa*



*robusta* y *B. cerroensis*. *Bolitoglossa robusta* (SVL = 87.3) es la especie más grande del género, sin embargo, *Isthmura boneti* (SVL = 91.9) la supera en tamaño. El parecido en la forma de las patas es claro en la **Figura 8 b**, en las que todas las especies de mayor tamaño tienen patas más robustas y dedos más cortos en comparación con **Figura 8 c**. Que el género *Isthmura* este dividido en dos regímenes convergentes tiene sentido porque sus dos miembros más grandes tienen valores de SVL y TL significativamente más altos que los otras especies, sin dejar de lado el parecido morfológico de las patas. *Isthmura maxima* tiene valores de SVL = 120.7 y TL = 117.4; *I. gigantea* de SVL = 106.3 y TL = 104.1 e *I. boneti*, la tercera más grande, tiene valores de SVL = 91.1 y TL = 78.91.

Todas las especies de *Chiropterotriton* (excepto *C. magnipes*) están bajo el mismo régimen junto a *Pseudoeurycea ruficauda*. Esta especie generalista es la *Pseudoeurycea* más pequeña y presenta rasgos morfológicos parecidos a *Chiropterotriton*, como del ancho de la cabeza (HW) y la proporción de membrana interdigital (Fa/Ta), al igual que miembros esbeltos y cola relativamente larga. En este régimen esta *Chiropterotriton infernalis* y *C. mosaueri*, especies que habitan en cuevas; *C. orculus*, *C. miquihuanus* y *C. priscus* que son especies terrestres; *C. multidentatus*, *C. cieloensis* y *C. cracens* que son especies generalistas; y *C. arboreus*, una especie arborícola. Entonces tenemos ausencia de correlación con el microhábitat debido a las cinco categorías bajo este régimen. Las especies de *Chiropterotriton* y *Dendrotriton* que viven en bromelias son ejemplos de convergencia en las observaciones de Dawley (2017), quien indica que son especies con colas largas, miembros bastante cortos y cuerpos con forma esbelta. De hecho, todas las especies de estos géneros fueron clasificados como *Chiropterotriton* durante mucho tiempo debido a su similitud morfológica (Wake y Elias, 1983). La similitud morfológica se observa en el primer PCA con *Chiropterotriton cieloensis* (generalista) y *C. arboreus* (arborícola) compartiendo morfoespacio con *Dendrotriton xolocalcae* (arborícola), no obstante, el parecido morfológico que hay en estas especies no se ve reflejado en los resultados de SURFACE

En el análisis osteológico de Darda y Wake (2015) discuten el parecido morfológico de cuatro especies del género *Chiropterotriton* con otras salamandras pletodóntidas Neotropicales. En mi análisis se incluyeron dos de estas especies: *Chiropterotriton magnipes* y *C. priscus*. El análisis osteológico confirma el parecido morfológico, por ejemplo, de *Chiropterotriton magnipes* con especies de *Bolitoglossa*. Esto es consistente con el morfoespacio compartido que ocupan estas especies en los PCAs. El primer PCA muestra a *Chiropterotriton magnipes* junto a especies relativamente grandes y con membrana interdigital de *Bolitoglossa*. En el segundo, incluso sobrelapa con varias *Bolitoglossa* de tamaño pequeño. *Bolitoglossa mexicana* que está cercana a *Chiropterotriton magnipes* en el primer PCA y *B. rufescens* en el segundo, son ejemplos extremos del tamaño de patas con membrana interdigital nombrados por Darda y Wake (2015). Los resultados de SURFACE en el régimen que ocupan *Chiropterotriton magnipes*, *Bolitoglossa dofleini* y *B. alvaradoi*, muestra ausencia de correlación con el uso de microhábitat. Las dos especies de *Bolitoglossa* tienen cuerpos más grandes que *C. magnipes*, pero las tres especies tienen patas anchas con porcentajes de membrana interdigital altos y miembros largos. Como se mencionó anteriormente, *Bolitoglossa dofleini* ocupa dos microhábitats, *B. alvaradoi* es arborícola, a diferencia de *C. magnipes* que es cavernícola.

Darda y Wake (2015) también mencionan las diferencias en el cuerpo de *Chiropterotriton priscus*, siendo una especie terrestre atípica del linaje con el cuerpo relativamente robusto y extremidades cortas. A diferencia de lo que mencionan, esta especie se encuentra en el mismo régimen con las otras especies del género en los resultados de SURFACE. Rabb (1956) hace la descripción de esta especie y menciona que es muy parecida a *Aquiloerycea cephalica* y *A. galeanae*, también terrestres. Este parecido morfológico se ven reflejado en el primer PCA, donde *Chiropterotriton priscus* se aleja de la mayoría de las especies del género y está cercano a *Aquiloerycea cephalica* y *A. galeanae*. Vale la pena mencionar que *Pseudoeurycea mystax* (otra especie terrestre) también está cercana a las antes mencionadas y aproximadamente en medio de todas esta *Chiropterotriton infernalis*, una especie cavernícola con valores de sinuosidad menores. La morfología atípica

descrita anteriormente en *C. priscus* puede no reflejarse en los resultados de SURFACE por dos razones. Puede deberse a que 1) la disparidad de los miembros de esta especie (descritos como cortos comparados con el resto del género) fue sobrevalorada, ya que los miembros no difieren significativamente con otros miembros del género o 2) que en las mediciones que tomé no consideré el ancho del cuerpo, y esta última sería clave para que SURFACE lo capturara como una especie con morfología atípica y colocarlo en un régimen distinto. La primera razón es de considerar si tomamos en cuenta que todas las variables morfológicas (aparte de la longitud del miembro trasero) en *C. priscus* son parecidas al resto de las especies del género y que no hay datos sobre el ancho del cuerpo.

Dieciséis especies de *Bolitoglossa* y el género *Aquiloerycea* comparten el mismo régimen. Si bien la mayoría de las especies de este régimen tienen cantidades de membrana interdigital moderadas, algunas especies como *Bolitoglossa helmrichi* y *B. flavimembris* tienen valores bajos de sinuosidad. En los ejemplos de la **Figura 8 h** se muestra que este régimen se caracteriza por tener patas anchas y dígitos robustos, sin dejar de mencionar que son especies de tamaño pequeño y mediano. Ocho especies de *Bolitoglossa* (*Bolitoglossa nympha*, *B. rufescens*, *B. chinanteca*, *B. occidentalis*, *B. veracruzis*, *B. hartwegi*, *B. xibalba* y *B. stuarti*, siendo de las especies más pequeñas en este género) están en el mismo régimen con *Bradytriton silus*, todas estas muestran los dígitos palmeados (**Figura 8 g**). El parecido morfológico de *Bolitoglossa* con *Aquiloerycea* y *Bradytriton silus* detectado por SURFACE no está reportado en investigaciones morfológicas previas. Debido a que no contemplé rasgos como el ancho de la cola, que es un rasgo importante en la diagnosis de *Bradytriton silus* (Wake y Elias, 1983) y que la forma y tamaño de la pata son rasgos con importancia considerable en el análisis, es probable que SURFACE haya detectado mayor parecido morfológico del que realmente presentan. Utilizar otros programas para detectar convergencia confirmaría si en verdad estos géneros presentan parecido morfológico y si pueden formar parte de los morfotipos convergentes que no fueron señalados en el pasado sin análisis estadísticos.

Es inesperado encontrar a *Nyctanolis pernix* e *Ixalotriton niger* en distintos regímenes en el análisis de SURFACE. Estas especies son morfológica y ecológicamente muy parecidas. Ambas presentan cuerpos esbeltos, dígitos largos y bien diferenciados sin membrana interdigital, cola y miembros largos y las dos son cavernícolas en la categoría de uso de microhábitat. Incluso en la descripción de *Ixalotriton niger* (Wake y Johnson, 1989) la consideran idéntica morfológicamente a *Nyctanolis pernix*, solo presentando diferencias en huesos de la maxila y en la coloración. *Nyctanolis pernix* está bajo el mismo régimen con *Pseudoeurycea smithi*, *P. papenfussi*, y *P. unguidentis*, mientras que *Ixalotriton niger* está en un régimen no convergente. Las tres especies de *Pseudoeurycea* son similares a *Nyctanolis pernix* en el cuerpo grande, miembros y colas largas, y en los valores de sinuosidad altos (sin membrana interdigital). Este régimen muestra usos de microhábitat compartidos entre dos especies. Las tres *Pseudoeurycea* usan el mismo microhábitat terrestre, a diferencia de *N. pernix* que es cavernícola. Sin embargo, *Nyctanolis pernix* puede salir de las cuevas y *Pseudoeurycea papenfussi* se encuentra en laderas rocosas (Parra et al, 2004), un microhábitat que podría tener semejanzas con las cuevas.

El hecho de que estas dos especies (*I. niger* y *N. pernix*) se encuentran en regímenes distintos puede deberse a que no son tan parecidos como lo vemos a simple vista. Esto lo confirma el análisis de PCA. Aunque no están bastante distantes en el morfoespacio representado por PCs 1,2, y 3, las diferencias en los rasgos no los muestran cercanos en la **Figura 4**, incluso en la **Figura 5** (donde no se toma en cuenta el tamaño del cuerpo) no están cercanos. Las dos especies difieren en el tamaño del cuerpo (SVL), la longitud de los miembros y cola, el ancho de la cabeza, el ancho de las patas y en el valor de sinuosidad. Todos estos valores son más altos en *Nyctanolis pernix* que en *Ixalotriton niger*. En este caso, el análisis cuantitativo de sus rasgos morfológicos y el uso de métodos estadísticos no permite demostrar que ejemplos propuestos como convergencia en el pasado basados en morfología general no necesariamente son sustentados estadísticamente cuando se considera la morfología de más especies del grupo.

El caso es similar con todas las especies de salamandras miniatura como *Thorius*, *Dendrotriton*, *Nototriton*, *Cryptotriton* y *Parvimolge townsendi* que comparten los valores más pequeños de SVL y que están en regímenes ancestrales y regímenes no convergentes. *Dendrotriton* es un género con colas largas, extremidades bastante cortas y cuerpos delgados y carece de elementos del esqueleto como los prefrontales (Wake y Lynch, 1976). Las salamandras del género *Nototriton* tienen cuerpos delgados, cabezas angostas y colas largas que exceden la longitud hocico cloaca (SVL), varias de sus especies tienen las fosas agrandadas y sus extremidades son cortas y delgadas con las patas reducidas y los dedos juntos (sindáctilos) (Good y Wake, 1993). A diferencia de *Nototriton*, *Cryptotriton* presenta los dedos separados y algunas especies tienen los nostrilos ovalados, y comparte características como miembros cortos y cola larga. *Parvimolge townsendi* es también miniatura y no carece de huesos prefrontales, sus miembros son cortos y el cuerpo, al igual que su cráneo es robusto (Rovito, *et al.* 2015), con nostrilos prominentes y redondos. *Thorius* destaca sobre las otras por carecer de dientes maxilares en la mayoría de sus especies, presentar osificación en elementos del esqueleto que en otras salamandras son cartílago, órganos olfativos y vomeronasales prominentes. Los rasgos utilizados aquí pudieron no representar diferencias para que SURFACE estableciera regímenes convergentes entre estos géneros (todas las especies de *Dendrotriton* y *Cryptotriton* están en regímenes no convergentes, *Nototriton* tiene una especie en régimen no convergente y cinco en regímenes ancestrales, *Parvimolge townsendi* en régimen no convergente al igual que todas las especies de *Thorius*) y el hecho de que estén en diferentes regímenes (ancestrales y no convergentes) sugiere que no existe un solo morfotipo miniatura.

### **Diversidad morfológica en el uso de microhábitat**

La variación morfológica de las salamandras dentro de las mismas categorías de uso de microhábitat es considerable. Por ejemplo, el tamaño del cuerpo difiere por completo en especies generalistas como en *Bolitoglossa platydactyla* (SVL = 65.0), *Pseudoeurycea lynchi* (SVL = 45.8) y *Nototriton abscondens* (SVL = 29.1) y en

salamandras terrestres esto es más evidente con *Isthmura máxima* con 120.7 de SVL y *Thorius minydemus* con 18.7 de SVL. En ambas clasificaciones de microhábitat hay salamandras de gran tamaño y este rasgo está relacionado con el espacio disponible, que es mucho mayor en especies que están en el suelo comparado con especies que viven en bromelias. La variación morfológica en especies arborícolas como *B. alvaradoi* (SVL = 70.8) y *Dendrotriton bromeliacius* (SVL = 29.6) puede deberse a la diferencia en el uso de matas de musgo o de bromelias que estaría relacionado con diferencias en el grado de arborealidad (Vidal y Keogh. 2015). Especies cavernícolas como *Chiropterotriton magnipes* difiere en la cantidad de membrana interdigital que *Ixalotriton niger* y *Nyctanolis pernix*. Mientras que *Chiropterotriton magnipes* tiene mucho mayor membrana que le permite trepar en superficies verticales, las otras dos especies carecen de esta. Otra salamandra pletodóntida que carece de membrana y que tiene la capacidad de trepar es *Aneides*. En su análisis osteológico, Wake (1963) describió la falange terminal de este género como aplanada y expandida, adaptación para escalar. Es probable que *Ixalotriton niger* y *Nyctanolis pernix* (al carecer de membrana) presenten características similares a *Aneides*. Esto implica que diferentes formas del cuerpo, como la membrana interdigital y las falanges terminales expandidas, cumplen la misma función. Si consideramos las diferencias morfológicas en un rasgo como la pata (con o sin membrana) y que esta tiene la misma función en diferentes ambientes, es difícil encontrar correspondencia con un solo microhábitat, esto se dificulta aun mas con la integración de más rasgos.

Incluso en especies fosoriales vemos esta variación. *Pseudoeurycea lineola* es la *Pseudoeurycea* fosorial más grande (SVL = 35.2) y es de menor tamaño que la *Oedipina* de menor tamaño (SVL = 37.3). Este género alcanza los 81.2 de SVL en *Oedipina collaris*. En otros grupos animales observamos lo contrario, con rasgos distinguibles entre distintos ecomorfos. Las mediciones de la masa del cuerpo en miembros de la familia Felidae estudiados por Cuff *et al.* (2015), encuentran diferencias significativas entre los que llaman ecomorfos de gatos grandes y ecomorfo de gatos pequeños. Siendo un rasgo que determina las presas que pueden cazar. En peces Davis y Betancur (2017) estudian la forma del cuerpo de

peces del suborden Therapontoidei. Estos presentan diferentes formas del cuerpo adaptadas a distintos tipos de alimentación (pueden ser bentónicos, herbívoros y carnívoros) y hay clara separación en el morfoespacio (que incluye mediciones del cuerpo, intestino y dientes) entre diferentes ecomorfos. La variación del tamaño y forma del cuerpo en salamandras fosoriales es importante y basándonos solo en este, se puede hipotetizar que, aparte de tener cuerpos y colas extremadamente largas, no hay un tamaño y forma determinado para las especies que utilizan este microhábitat.

Especies que se encuentran en simpatria presentan características morfológicas que podrían contribuir a la partición de nicho y por lo tanto a la disminución de la competencia dentro del mismo microhábitat. Wake *et al.* (1992) encuentran que especies simpátricas presentan diferencias morfológicas y en el uso de microhábitat. Por ejemplo, *Aquiloerycea cephalica* es encontrada debajo de rocas y troncos en áreas abiertas, mientras que *Pseudoeurycea leprosa* prefiere las raíces y madera en áreas boscosas. Ambas especies difieren significativamente en los valores SVL, TL y de sinuosidad. *Aquiloerycea cephalica* es más grande y con mayor membrana que *Pseudoeurycea leprosa*, debido a esto, están en regímenes diferentes en los resultados de SURFACE. Podemos encontrar diferencias morfológicas en especies microsimpátricas como *Chiropterotriton magnipes* y *C. mosaueri*, que se pueden encontrar en la misma cueva (y que están en diferentes regímenes). Ambas son las especies más grandes del género, sin embargo, *Chiropterotriton magnipes* tiene el cuerpo más grande y valores de sinuosidad significativamente más bajos (mayor membrana interdigital) que *C. mosaueri*. Esta adaptación de *Chiropterotriton magnipes* le permite trepar de forma vertical (Jaekel y Wake, 2007) y podría contribuir a alcanzar lugares distintos (por ejemplo, para atrapar presas) a los que alcanza *C. mosaueri*. Al igual que en especies de *Bolitoglossa*, encontramos especies que habitan en mismo microhábitat difieren en morfología. Entonces podemos hipotetizar que las diferencias morfológicas en especies simpátricas como *Chiropterotriton magnipes* y *C. mosaueri* representan diferencias en el estilo de vida dentro del mismo microhábitat cavernícola y que la clasificación de microhábitat puede ser incompleta. Determinar el grado de

especialización de las salamandras al microhábitat (como que tanto pueden trepar en una cueva o en un ambiente arborícola) proporcionaría una mejor clasificación del uso de microhábitat y la correspondencia de los morfotipos convergentes con estos ambientes no estaría restringida.

Los resultados de SURFACE muestran especies previamente tratadas como ejemplos de convergencia morfológica, en distintos regímenes, como el caso de *Ixalotriton niger* y *Nyctanolis pernix*, mientras que especies con poco parecido morfológico se encuentran bajo el mismo régimen convergente. Esto indica que el poder de análisis de este programa (al menos en este grupo de salamandras) podría estar limitado en parte por las variables morfológicas tomadas en cuenta, sin embargo, la elección de estas incluyo variables que están relacionadas con el estilo de vida de estos organismos. El hecho de que SURFACE mostró regímenes convergentes en todas las salamandras gigantes y ninguno en salamandras miniatura, puede indicar una sobreestimación en la identificación de los óptimos en el primer grupo. Programas como bayou demuestran que pueden producir óptimos más realistas que SURFACE y que poseen un acercamiento más conservador (Uyeda y Harmon, 2014). Utilizar este método y comparar los resultados con SURFACE podría establecer si las salamandras miniatura pueden o no estar en regímenes convergentes.

Finalmente, la elección de las variables morfológicas y las categorías de uso de microhábitat son esenciales para realizar este tipo de análisis. Por ejemplo, podemos ampliar el número de mediciones como el ancho del cuerpo (que no incluí en este trabajo) que podría ser importante para marcar aún más diferencia entre las especies. En el caso de las categorías de microhábitat Bille (2000) encontró que *Pseudoeurycea leprosa* tiene preferencia por dos diferentes microhábitats de acuerdo con la temporada del año, encontrada en troncos en la temporada húmeda y encontrada en el suelo en la época seca. Si bien estos dos microhábitats son terrestres, es probable que especies de la zona Neotropical puedan presentar cambios sutiles en categoría de uso de microhábitat. Dado que hay especies de salamandras que pueden tener preferencia por diferentes microhábitats podemos



asignar nuevas categorías donde se incluyan, por ejemplo, todas las salamandras trepadoras (cavernícolas, generalistas y arborícolas). Esto nos daría más información sobre como la misma forma del cuerpo puede presentarse en diferentes ambientes e identificar las especies con mejor capacidad de tolerar el cambio de condiciones que hay en diversos microhábitats.

## 8.- CONCLUSIONES

Este estudio confirmó la existencia de morfotipos convergentes en las salamandras Neotropicales y su correlación parcial con el microhábitat donde se encuentran. Los casos donde los morfotipos convergentes tienen correspondencia con el microhábitat muestran características particulares del grupo. Por ejemplo, salamandras con los cuerpos grandes y robustos y patas que tienen poca membrana interdigital se encuentran en los ecomorfos terrestres y, por otro lado, las con miembros cortos y pequeños con cuerpos delgados y colas extremadamente largas se encuentran en ecomorfos fosoriales. El morfoespacio resultante de este trabajo demuestra que no hay agrupamientos de salamandras Neotropicales que ocupan el mismo microhábitat (salvo casos en salamandras gigantes y fosoriales) y que las diferencias en los rasgos morfológicos de las especies pueden ser sutiles o completamente distintas dentro de especies que ocupan diferentes microhábitats. Los morfotipos convergentes resultantes del análisis de SURFACE que tienen relación parcial con el microhábitat son interesantes, porque podemos predecir que una especie pertenece a un microhábitat particular por la forma del cuerpo, sin embargo, esta especie puede tener la capacidad de explorar un hábitat diferente. Por lo tanto, considerar que las todas las especies de las salamandras Neotropicales que usan el mismo microhábitat tienen una forma y estilo de vida particulares puede estar limitado. Salamandras arborícolas y cavernícolas pueden presentar diferentes morfologías, lo que indica que no hay una forma del cuerpo particular para estos dos microhábitats o que el grado de especialización es diferente en especies que ocupan el mismo microhábitat.

## **9.- PERSPECTIVAS**

Futuras investigaciones pueden dirigirse a considerar otros factores que podrían estar participando en determinar el tamaño y forma de este grupo y cómo es que estos están compartidos en salamandras de diferentes especies. Por ejemplo, tomar en cuenta la variación morfológica de las especies simpátricas y determinar si estas variables son diferentes entre organismos que habitan en un mismo sitio, brindaría información sobre la estructura de la comunidad. Si bien se ha propuesto que las salamandras Neotropicales son depredadores generalistas, determinar si hay diferencias en el tipo de alimentación en los ecomorfos sugeriría diferencias fisiológicas y de comportamiento en organismos convergentes. Otro enfoque interesante es determinar cuáles son las especies que pueden desplazarse en diferentes microhábitats y cuales son exclusivas de un sitio. Con esto se puede generar un panorama diferente en las categorías de microhábitat y relacionarlo con aspectos evolutivos. Investigar la tasa de evolución de rasgos en salamandras especialistas de un microhábitat y en las salamandras que están mejor adaptadas a ocupar diferentes microhábitats, nos ayudaría a hipotetizar y comparar cuales son los rasgos morfológicos que están bajo fuertes restricciones causadas por el ambiente que ocupan.

## 10.- BIBLIOGRAFÍA

Adams, D. (2000). "Divergence of trophic morphology and resource use among populations of *Plethodon cinereus* and *P. hoffmani* in Pennsylvania". The Biology of Plethodontid Salamanders. New York, EU. Springer. 3: 383-394.

Adams, D. C., Berns, C.M., Kozak, K. H. & Wiens, J.J. (2009). "Are rates of species diversification correlated with rates of morphological evolution?". Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 276: 2729–2738.

Adams, D. y Nistri, A. (2010). "Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: Plethodontidae)". BioMed Central Evolutionary Biology. 10: 216.

Alberch, P. (1981). "Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*". I. Function. Evolution. 35: 84-100.

Alberch, P. y Alberch, J. (1981). "Heterochronic mechanism of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander, *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae)". Journal of Morphology. 167: 249-264.

Arbuckle, K. y Speed, M. P. (2016). "Analyzing convergent evolution: A practical guide to methods". Evolutionary Biology. Springer, Cham. 23-36.

Bartoszek, K., Piennar, J., Mostad, P., Andersson, S. y Hnasen, T. (2012). "A phylogenetic comparative method for studying multivariate adaptation". Journal of Theoretical Biology. 314: 204-215.

Blackith, R. (1957). "Polymorphism in some Australian locust and grasshoppers". Biometrics. 13: 183-215.

Blankers, T., Adams, D. y Wiens, J. (2012). "Ecological radiation with limited morphological diversification in salamanders". Journal of Evolutionary Biology. 25: 634-646.

Bille, T. (2000). "Microhabitat utilization of the Mexican salamander, *Pseudoeurycea leprosa*". Journal of Herpetology. 34: 588-590.

Bookstein, F. (1986). "Size and shape for landmark data in two dimensions". Statistical Science. 1: 181-242.

Bravo, G., Remsen, J. y Brumfield, R. (2014). "Adaptive processes drive ecomorphological convergent evolution in antwrens (Thamnophilidae)". Evolution. 68-10: 2757-2774.

Brame, A. H. (1968). "Systematics and evolution of the mesoamerican salamander genus *Oedipina*". Journal of Herpetology. 2: 1-64.

Butler, M. y King, A. "Phylogenetic comparative analysis: A modeling approach for adaptive evolution". The American Naturalist. 6: 683-695.

Butler, M. A., Sawyer, S. A. y Losos, J. B. (2007). "Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards". Nature. Vol. 447.

Bumpus, H. C. (1898). "The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow *Passer domesticus*". Biological Lectures Marine Biological Laboratory of Wood's Holl. 11:209-226.

Carr, D. (1996). "Morphological variation among species and populations of salamanders in the *Plethodon glutinosus* complex". Herpetologica. 52: 56-65.

Carvalho B., I., Hoogmoed, M. y Neckel, S. (2015). "Taxonomy and distribution of the salamander genus *Bolitoglossa* Duméril, Bibron y Duméril, 1854 (Amphibia, Caudata, Plethodontidae) in Brazilian Amazonia". Zootaxa. 3686: 401-431.

Chamumont, F., Dallongeville, S., Chenouard, N., Hervé, N., Pop, S., Provoost, T., Meas, V., Pankajakshan, P., Lecomte, T., Montagner, Y., Lagache, T., Dufour, A. y Olivo, J. (2012). "Icy: an open bioimage informatics platform for extended reproducible research". Nature Methods. 9. 690-696.

Citadini, J. M., Brandt, R., Williams, C. R. y Gomes, F. R. (2018). "Evolution of morphology and locomotor performance in anurans: relationships with microhabitat diversification". Journal of Evolutionary Biology. 31:371-381.

Cooper, N., Thomas, G., Venditti, Chris, Meade A. and Freckleton, R. (2016). "A cautionary note on the use of Ornstein Uhlenbeck models in macroevolutionary studies". Biological Journal of the Linnean Society. 118: 64-77.

Couette, S., Escarguel, G. y Montuire, S. (2005). "Constructing, bootstrapping, and comparing morphometric and phylogenetic trees: a case study of New World monkeys (Platyrrhini, Primates)". Journal of Mammalogy. 86:773-781.

Darda, D. y Wake, D. (2015). "Osteological Variation among Extreme Morphological Forms in the Mexican Salamander Genus *Chiropterotriton* (Amphibia: Plethodontidae): Morphological Evolution and Homoplasy". PLoS ONE. 10(6).

Darwin, C. (1859). "On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. John Murray Publishers. London, UK.

Davis, A. y Betancur, R. (2017). "Widespread ecomorphological convergence in multiple fish families spanning the marine-freshwater interface". Proceedings of the Royal Society series B. 284.

Dawley, E. M. (2017). "Comparative Morphology of Plethodontid Olfactory and Vomeronasal Organs: How Snouts Are Packed". Herpetological Monographs. 31:169-209.

DeGusta, D. y Vrba, E. (2005) "Methods for inferring paleohabitats from discrete traits of the bovid postcranial skeleton". Journal of Archaeological Science 32, 1115-1123.

Edwards, A. W. y Cavalli-Sforza, L. (1964). "Reconstruction of evolutionary trees". Systematics Association Publication. pp. 67-76.

Francis, E. T. (1934). "Anatomy of the salamander". Oxford University Press. Oxford. Londres. 381.

Felsenstein, J. (1973). "Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters". American Society of Human Genetics. 25:471-492.

Garland, T. y J. B. Losos. (1994). "Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles". In Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology P.C. Wainwright and S. Reilly, 240-302.

Griffen, B. y Mosblack, H. (2011). "Predicting diet and consumption rate differences between and within species using gut ecomorphology." Journal of Animal Ecology 80: 854-863.

Griffith, O. W., Blackburn, D. G., Brandley, M. C., Van Dyke, J. U., Whittington, C. M. y Thompson, M. (2015). "Ancestral state reconstructions require biological evidence to test evolutionary hypotheses: a case study examining the evolution of reproductive mode in squamate reptiles". Journal of Experimental Zoology. 324 B: 493-503.

Good, D. y Wake, D. (1993). "Systematic Studies of the Costa Rican Moss Salamanders, Genus *Nototriton*, with Descriptions of Three New Species". Herpetological Monographs. 7:131-159.

Hairston, N. G. (1949). "The local distribution and ecology of the plethodontid salamanders of the Southern Appalachians. Ecological monographs. 19: 47-73.

Hanken, J. (1984). "Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation". Biological Journal of the Linnean Society. 23: 55-75.

Hansen, T. F. (1997). "Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation". Evolution. 51:1341-1351.

Hinderstein, B. (1971). "The desmognathine jaw mechanism (Amphibia: Caudata: Plethodontidae)". Herpetologica. 27: 467-476.

- Ingram, T. y Kai, Yoshiaki. (2014). "The geography of morphological convergence in the radiations of Pacific *Sebastes* rockfishes". The American Naturalist. Vol. 184(5).
- Jaekel, M. y Wake, D. B. (2007). "Developmental processes underlying the evolution of a derived foot morphology in salamanders". PNAS. 104: 20437-20442.
- Kahrl, A. F., Ivanov, B. M., *et al.* (2018) "Ecomorphological Variation in Three Species of Cybotoid Anoles." Herpetologica 74: 29-37.
- Karr, J. R. y James, F. C. (1975). "Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities". Ecology and evolution of communities. Boston: Harvard University Press. P. 191-258.
- Kozak, K., Mendyk, R. y Wiens, J. (2009). "Can Parallel Diversification Occur in Sympatry? Repeated Patterns of Body-Size Evolution in Coexisting Clades of North American Salamanders". Society for the Study of Evolution. 63: 1769-1784.
- Kozak, K., Larson, A., Bonett, R. y Harmon, L. (2005). "Phylogenetic analysis of ecomorphological divergence, community structure, and diversification rates in dusky salamanders (Plethodontidae: *Desmognathus*)". Evolution. 59: 2000-2016.
- Lande, R. (1976). "Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution". Evolution. 30:314-334.
- Losos, J.B. (2011). "Convergence, adaptation, and constraint". Evolution. 65:1827-1840.
- Losos, J. B. (1990). "Ecomorphology, performance capability, and scaling of west Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis". Ecological Monographs 60: 369-388.
- Machado, A. L., Araujo, F., Oliveira, R., Ferreira, A. y Santos, N. (2015). "Ecomorphology and resource use by dominant species of tropical estuarine juvenile fishes". Neotropical Ichthyology.
- Mahler, D. L., Ingram, T., Revell, L. J. and Losos, J. B. (2013). "Exceptional convergence on the macroevolutionary landscape in island lizard radiations". Science 341: 292-295.



Manjarrez, J., Macías, C. y Drummond, Hugh. (2017). "Morphological convergence in a Mexican garter snake associated with the ingestion of a novel prey". Ecology and Evolution. 7:7178–7186.

McCranie, J. y Townsend, J. (2011). "Description of a new species of worm salamander (Caudata, Plethodontidae, *Oedipina*) in the subgenus *Oedopinola* from the central portion of the Cordillera Nombre de Dios, Honduras". Zootaxa.

McEntire, Kira. (2016). "Arboreal ecology of Plethodontidae: A review". The American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Copeia. 104(1): 124-131.

McGhee, G. (2011). "Convergent evolution. Limited forms most beautiful". Cambridge. The MIT Press. Vienna Series in Theoretical Biology.

Mueller, R., Macey, R., Jaekel, M., Wake, D. y Boore, J. (2004). "Morphological homoplasy, life history evolution, and historical biogeography of plethodontid salamanders inferred from complete mitochondrial genomes". PNAS. 101: 13820-13825.

Muschick, M., Indermaur, A. y Salzburger, W. (2012). "Convergent evolution within an adaptive radiation of cichlid fishes". Current Biology. 22: 2362-2368.

Nicholson, K. E., Crother, B. I., Guyer, C. y Savage, J. M. (2012). "It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae)". Zootaxa. 3477. 1-108.

Ornelas, F. (1998). "Filogenias y método comparativo: Identificación y evaluación de hipótesis evolutivas y establecimiento de criterios para conservar especies en riesgo." Acta Zoológica Mexicana. 74:5-42.

Parra, O. G., García, P., Hanken, J. y Wake, D. B. (2004). "A new species of arboreal salamander (Caudata: Plethodontidae: *Pseudoeurycea*) from the mountains of Oaxaca, Mexico". Journal of Natural History. 38:2119-2131.

Parra, O., García, P. M. y Wake, D. B. (2004). "Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae) and its evolutionary and biogeographical implications". Biological Journal of the Linnaean Society. 81: 325–346.

Parra, O. y Wake, D. 2001. "Extreme morphological and ecological homoplasy in tropical salamanders". Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 98: 7888-7891.

Pere Alberch, (1980). "Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa* I. Function" Museum of Vertebrate Zoology and Department of Zoology, University of California, Berkeley. California. Evolution. 35:84-100.

Pianka, E. (1973). "The structure of lizard communities". Annual Review of Ecology and Systematics. 4:53-74.

R Core Team. (2018). "R: A Language and Environment for Statistical Computing". R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

Rabb, G. B. (1956). "A new plethodontid salamander from Nuevo Leon, Mexico". Fieldiana- Zoology. Chicago. 39:11-20.

Raffaëlli, J. (2013). "Les urodèles du monde". Penclen Edition.

Rand, A. S. y Williams, E. E. (1969) "The anoles of La Palma: aspects of their ecological relationships". Breviora. 327:1-19.

Rohlf, J. F. (1990). "Morphometrics". Annual Reviews of Ecology and Systematics. 21:299-316.

Rovito, S. M., Parra, G., Recuero, E. and Wake, D. B. (2015). "Diversification and biogeographical history of Neotropical plethodontid salamanders". Zoological Journal of the Linnean Society. 175: 167-188.

Schulte, J. A., Losos, J., Cruz F. and Nuñez, H. (2003). "The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropicurinae: Liolaemini)". Journal of Evolutionary Biology. 17: 408-420.

Serb, J., Alejandrino, A., Otárola-Castillo, E. y Adams, D. (2011). "Morphological convergence of shell shape in distantly related scallop species (Mollusca: Pectinidae)". Zoological Journal of the Linnean Society. 163: 571-584.

Shepard, D., Irwin, S. y Burbrink, F. (2011). "Morphological Differentiation in Ouachita Mountain Endemic Salamanders". Herpetologica. 67(4) 355 – 368.

Shoup, D. E. and Hill, L. G. (1997). "Ecomorphological diet predictions: an assessment using inland silverside (*Menidia beryllina*) and longear sunfish (*Lepomis megalotis*) from Lake Texona. Hydrobiologia 350: 87-98.

Stamatakis, A. (2014). "RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies". Bioinformatics. Oxford, England. 30(9), 1312-3.

Swartz, M., Freeman, P. and Stockwell, E. (2003). "Ecomorphology of bats: Comparative and experimental approaches relating structural design to ecology". Papers in Natural Resources. 10: 257–300.

University of California, Berkeley, Ca. (2018). "Amphibiaweb". Retrieved from [www.amphibiaweb.org](http://www.amphibiaweb.org).

Uyeda, J.C. y Harmon, L.J. (2014). "A novel Bayesian method for inferring and interpreting the dynamics of adaptive landscapes from phylogenetic comparative data". Systematic Biology. 902-918.

Van Der Klaauw, C. J. (1948). "Ecological studies and reviews. IV. Ecological morphology". Michigan, EU. Brill.

Vidal, M. y Keogh, J. S. (2015). "Convergent evolution across the Australian continent: ecotype diversification drives morphological convergence in two distantly related clades of Australian frogs". Journal of Evolutionary Biology. 28: 2136-2151.

Wake, D. B. (1963). "Comparative osteology of the plethodontid salamander genus *Aneides*". Journal of morphology. 113: 77-118.

Wake, D. B. (1966). "Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, Family Plethodontidae". Memoirs of the Southern California Academy of Science. 4:1-11.

Wake, D. B. (1987). "Adaptive radiation of salamanders in middle American cloud forests". Annals of the Missouri Botanical Garden. 47: 242-264.

Wake, D. B. (1991). "Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations?". The American Naturalist. 138(3): 543-567.

Wake, D. B. y Johnson, J. D. (1989). "A new genus and species of plethodontid salamander from Chiapas, Mexico". Contributions in Science. Los Angeles. 411: 1-10.

Wake, D. B. y Lynch, J. F. (1976). "The distribution, ecology and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America". Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin 25:1-65.

Wake, D. B., y P. Elias. (1983). "New genera and new species of Central American salamanders, with a review of tropical genera (Amphibia, Caudata, Plethodontidae)". Contribution in Science. Natural History Museum of Los Angeles County. 345:1-19.

Wake, D. B., Papenfuss, T. J. y Lynch, J. F. (1992). "Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala". Tulane Studies in Zoology and Botany. 303-319.

Webster, M. y Sheets, D. (2001). "A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics". The paleontological society papers. Vol. 16: 163-188.

Westneat, M. W., Alfaro, M. E., Wainwright, P. C., Bellwood, D. R., Grubich, J. R., Fessler, J. L., Clements, K. D. y Smith, L. L. (2005). "Local phylogenetic divergence and global evolutionary convergence of skull function in reef fishes of the family Labridae". Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.

Wines, J., Chippindale, P. y Hillis, D. (2003). "When are phylogenetic analyses misled by convergence? A case study in Texas cave salamanders". Society of Systematics Biologist. 52: 501-514.

Wilder, I. W. y Dunn, E. R. (1920). "The correlation of lunglessness in salamanders with a mountain brook habitat". Copeia. 84:63-68.

Williams, E. E. (1972). "The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis". Evolutionary Biology 6:47-89.

Wu, N., Alton, L., Christofer, C., Kearney, M. y White, C. (2015). "Morphology and burrowing energetics of semi-fossorial skinks (*Liopholis* spp.)". Journal of Experimental Biology. 2416-2426.