

00381

2 ej.
2

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMPARACION ALTITUDINAL DE ALGUNOS CARACTERES DEL
COMPLEJO Sceloporus grammicus (SAURIA,
IGUANIDAE) EN LA SIERRA DE TEPOZTLAN,
MORELOS

T E S I S

Que como parte de los requisitos
para optar por el grado de:

Doctor en Ciencias (Biología)

Presenta

HECTOR GADSDEN ESPARZA

MEXICO, D. F.

1987

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

I N D I C E

| | |
|---|----|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| INTRODUCCION | 3 |
| Justificación | 12 |
| Tesis | 13 |
| Objetivos | 13 |
| AREA DE ESTUDIO | 14 |
| Ubicación | 14 |
| Fisiografía | 14 |
| Clima | 14 |
| Vegetación | 14 |
| MATERIAL Y METODO | 16 |
| A. CARACTERES TIPOLOGICOS | 16 |
| Análisis estadístico | 18 |
| B. CARACTERES CARIOLOGICOS | 18 |
| Preparación e interpretación de cariotipos | 19 |
| C. CARACTERES ALDENZIMATICOS | 20 |
| Análisis electroforético | 20 |
| Análisis estadístico | 21 |
| D. COMPARACION INTERPOBLACIONAL DE ECTOPARASITOS .. | 21 |
| RESULTADOS | 23 |
| A. CARACTERES TIPOLOGICOS | 23 |
| Análisis univariado | 23 |
| Análisis multivariado | 24 |
| B. CARACTERES CARIOLOGICOS | 26 |
| C. CARACTERES ALDENZIMATICOS | 27 |
| Patrones de variabilidad | 27 |
| Estructura poblacional | 30 |

| | |
|---|----|
| D. ECTOPARASITOS | 31 |
| DISCUSION | 32 |
| A. CARACTERES TIPOLOGICOS | 32 |
| B. CARACTERES CARIOLÓGICOS | 34 |
| Procesos de especiación cromosómica probables en el complejo <u>Sceloporus grammicus</u> | 40 |
| C. CARACTERES ALDENZIMATICOS | 43 |
| D. ECTOPARASITOS | 47 |
| CONCLUSIONES | 50 |
| TABLAS | 53 |
| FIGURAS | 71 |
| LITERATURA CITADA | 80 |

RESUMEN

El presente estudio fue realizado a tres diferentes altitudes de la Sierra de Tepoztlán, Mor. Comparaciones de variabilidad aloenzimática, cariológica y morfológica, así como de especies de ectoparásitos, dentro y entre tres muestras poblacionales de Sceloporus grammicus, sugieren que las dos poblaciones localizadas a menor altura (1950 y 2,400 m.s.n.m.) pertenecen a S. grammicus ($2n=31 \sigma$, 32φ), mientras que la otra población de mayor altitud (3050 m.s.n.m.), parece ser que presenta una diferenciación abrupta en los caracteres arriba mencionados y es muy probable que pertenezca a la especie derivada S. palaciosi ($2n=33 \sigma$, 34φ), o al menos a una especie in statu nascendi. Se discuten los posibles modos de especiación que han originado esta divergencia, contrastando la especiación geográfica convencional (determinista) vs. la especiación estasisipátrica (estocástica). Se concluye que hasta el momento no se tienen ni las suficientes evidencias empíricas, ni modelo-teóricas para correlacionar satisfactoriamente los cambios que están operando a distintos niveles de organización con respecto a los mecanismos probables de especiación en esta clase de organismos. Se sugiere que la investigación de zonas de hibridación (SXF6), y la comparación con otros estudios similares en este complejo de lagartijas podría mejorar y clarificar este problema.

ABSTRACT

The present study was realized at three different altitudes of the Tepoztlan mountains, Morelos. Comparisons of allozymatics, karyological and morphological variabilities, as well as ectoparasite species for intra and inter population samples, suggest that the two low altitude populations belong to S. grammicus ($2n = 31 \sigma, 32 \rho$). The high altitude population, on the other hand, changes abruptly in this characteristics, and it seems, that must belong to another, derivate species S. palaciosi ($2n = 33 \sigma, 34 \rho$), or at least to a different species in statu nascendi.

The process that would have originated this splitting are discussed in terms of conventional geographic (determinist) and stasipatric (stochastic) modes of speciation. It is concluded, however, that the amount of empirical evidence available is not enough for the establishment of relations between the changes at different organization levels and the probable mechanisms of speciation. It is suggested that the research of hybridization zones, and the comparison with other similar studies with these lizards could improve and clarify this problem.

INTRODUCCION

La historia geológica de México, nos permite analizar los grandes cambios topográficos que se han llevado a cabo en esta región del Continente Americano y que han conducido actualmente, a presentar una gran diversidad climática y fisiográfica. Estos cambios geológicos han repercutido en la flora y la fauna; con respecto a esta última, el territorio de México ha persistido por muchos millones de años, como corredor para la migración de especies animales, de un gran centro de distribución hacia otro, dando a estos migrantes refugio, aislamiento y gran cantidad de habitats, lo que ha conducido a una gran diversificación faunística que actualmente se presenta (Casas y McCoy, 1979).

En relación a la Herpetología, los cambios geológicos también han tenido su efecto en la gran diversidad que se observa en la actualidad. Con respecto a los reptiles hasta el presente se han descubierto 1210 especies y subespecies (Smith y Smith, 1976b) predominando el género Sceloporus con 113 especies y subespecies (Smith y Smith, 1976a), algunas de éstas con una amplia distribución, tal como ocurre con el complejo grammicus que ocupa el tercer lugar en cuanto extensión geográfica dentro del género, ya que se distribuye desde el oeste y sur de Texas, hasta el sur de Oaxaca (Smith, 1939). El complejo grammicus fue dividido en dos especies: Sceloporus heterolepis y Sceloporus gramicus, esta última con tres subespecies: S. g. gramicus, S. g. disparilis y S. g. microlepidotus (Smith y Laufe, 1945).

A partir de entonces, varios autores han argumentado, con diversas evidencias, que el complejo grammicus requiere de investigaciones más profundas que ayuden a definir su situación sistemática y filogenética (Smith 1946). Es así como Martin (1958)

observó que algunos ejemplares de Tamaulipas no encajaban dentro de la variación que se consideraba para la subespecie que se distribuye en ese estado, lo cual Webb (1969) apuntó con mayor precisión al indicar que S. grammicus de la Sierra de Tamaulipas era diferente, siendo apoyado por Sites y Dixon (1981) al postular una nueva subespecie para esta área denominándola S. g. tamaulipensis.

Una variación cromosómica extensiva ha sido observada en el complejo grammicus. Hall (1973, 1980, 1983) describió siete diferentes razas cromosómicas distribuidas parapátricamente a lo largo del rango de esta especie. Hall y Selander (1973) mencionan que esta diversidad de variantes cromosómicas incluyen variantes individuales, polimorfismo, y la fijación de diferentes modificaciones Robertsonianas en poblaciones con distribución parapátrica o alopátrica. Así mismo Hall y Selander (op.cit.) y Sites (1983) han observado que el número cromosómico varía mucho dentro del complejo grammicus, variando entre $2n = 31$ (citotipo ancestral) hasta $2n = 46$. El mecanismo que propone Hall (op. cit.) para explicar este amplio margen, es el modelo de especiación cromosómica en "cascada", que se da por una serie de fisiones en los macrocromosomas del citotipo ancestral para derivar en poblaciones de un alto número diploide.

Según Hall y Selander (1973) la disposición de datos sobre variación cariológica, distribución geográfica y ecológica de las diversas poblaciones, sugiere que el taxon definido morfológicamente S. grammicus por Smith (1939) y Smith y Laufe (1945), actualmente representa varias semiespecies o especies crípticas en estados tempranos de diferenciación. Hall y Selander (op. cit.) mencionan que a pesar de no haber barreras ecológicas o geográficas entre muchas de las cariotípicamente diferentes poblaciones de grammicus se observa que no hay evidencia de simpatria o de intergradación.

través de cambios clinales dentro de las frecuencias de tipos cromosómicos, pero de cualquier manera, hay varios contactos parapátricos, todos en zonas muy estrechas de hibridación que sugieren inferioridad adaptativa de los híbridos y la posibilidad de que algunas poblaciones de S. grammicus en realidad sean especies biológicas, con ausencia de mecanismos de aislamiento precopulatorios. El mecanismo en el que se apoyan Hall y Selander (op. cit.) para fundamentar su tesis es el de especiación estasispátrica (White, 1968) en la cual las fisiones y fusiones cromosómicas fijadas que distinguen los diferentes citotipos, presumiblemente disminuyen la fecundidad o viabilidad de los cromosomas heterocigotos dentro de zonas estrechas de hibridación parapátrica. King (1981, 1984) también sugiere que el cambio cromosómico puede estar causalmente relacionado a especiación en este complejo. El clásico caso de "especiación" cromosómica en insectos está provisto por la radiación del grupo vistica de saltamontes (White et al., 1964; 1967; 1969; White, 1968).

De acuerdo con Templeton (1979) y White (1978) los rearrreglos cromosómicos son fijados por deriva genética en pequeñas poblaciones. Lara (1983), fundamentándose en el estudio de Hall y Selander (op. cit.) y aunado a un análisis morfométrico y de polidiploidización en diversas poblaciones dentro de la distribución de S. g. microlepidotus (que se distribuye fundamentalmente a lo largo del eje neovolcánico transversal de México, Smith (1939)) propone dos nuevas especies, la primera es Sceloporus anahuacus que fue descrita con ejemplares de elevaciones altas, relativas a bosques de pino seco en varias montañas, y se extiende principalmente al este y sur de la Ciudad de México. Las poblaciones del oriente corresponden al citotipo denominado por Hall "P1", caracterizado por un cariotipo $2n = 31 \sigma \ 32 \text{♀}$ y $2n = 32 \sigma \ 33 \text{♀}$ teniendo seis pares de macrocromosomas meta o submetecéntricos, y siendo polimórfico para una fisión del par de macrocromosomas 1 (P1). La segunda especie, Sceloporus palacioci, fue descrita de algunos de las mismas o adyacentes montañas del este, sur y oeste de la Ciudad de México, y está mayormente confinada a más densos bosques

húmedos de abetos, más que habitats de pino abierto. Las poblaciones de S. palaciosi corresponden al citotipo designado por Hall "F6", el cual está fijado para una fisión del par 6 de macrocromosomas y tiene un cariotipo $2n = 33 \sigma \ 34 \text{♀}$ (Sites *et al.*, 1987a). De acuerdo con Hall (1980), el citotipo P1 (S. anahuacus) está limitado a la zona de los 3200 m hacia arriba, hasta la línea de árboles y parece estar rodeado abajo por F6 (S. palaciosi), el cual se extiende por todos los bosques de abeto, entre los 2400 y 3200 m. Abajo de los 2400 m se encuentra otro citotipo, el "estandar" o clase S, caracterizado por un invariante cariotipo $2n = 31 \sigma \ 32 \text{♀}$. Así, F6 es "sandwiched" entre S y P1 y forma una zona híbrida estrecha con el último en esas montañas (Hall y Solander, 1973).

Diversos estudios actuales como los de Sites *et al.* (1987a), parecen corroborar que S. palaciosi es realmente una especie, y es muy probable que ésta haya derivado de una raza cromosómica con citotipo ancestral ($2n = 31 \sigma \ , \ 32 \text{♀}$) a través de una fisión cromosómica en el par sexto de los macrocromosomas para su posterior fijación.

En contraposición a lo anterior Sites y Dixon (1981) concluyen que debido a una mayor "área de intergradación" y a la marcada variación clinal de caracteres merísticos y morfométricos, S. g. disparilis no puede ser distinguido morfológicamente de S. g. microlepidotus y se toma como sinonimia. Estos mismos autores proponen una nueva subespecie denominada S. g. tamaulipenses que presenta escamas mayores y, consecuentemente, un mucho menor número de escamas dorsales y también menor número de escamas alrededor medio del cuerpo. Esta nueva subespecie también es distinta en dos aloenzimas. Así mismo Sites (1982) sugiere que el aislamiento geográfico, más que barreras cromosómicas al flujo genético, es la causa primaria de diversificación morfológica en S. grammicus. Los patrones de varia-

ción de aloenzimas son consistentes con esta interpretación y ambos datos en conjunto sugieren que la evolución cromosómica en este complejo puede estar ocurriendo determinísticamente en las poblaciones mas que estocásticamente.

Por otra parte Sites (1983) sugiere que ciertos polimorfismos con inversiones pericéntricas pueden no resultar en formación de gametos aneuploides debido a una posible supresión de los mecanismos de recombinación. Si datos adicionales muestran que esta interpretación es correcta, luego la negatividad del heterocigoto pudiera estar compensada por esta clase de rearrreglos en S. grammicus. Cole (1970) ha mostrado la producción de gametos normales en dos diferentes citotipos de S. clarki.

El mismo Sites (1983) y Porter y Sites (1985) mencionan que la distribución y frecuencia de los polimorfismos dentro de las poblaciones, sugiere que los heterocigotos pueden no ser apreciablemente menos viables o menos adecuados que los homocigotos, y probablemente no son responsables para promover divergencia genética y especiación en este grupo. Tanto inversiones pericéntricas como heterocigotos Robertsonianos ocurren en diferentes poblaciones, esto sugiere que ambas pueden funcionar para prevenir recombinación y disrupción de grupos que estén en encadenamiento. Otros rearrreglos pueden haber sido establecidos vía una serie de eventos ortoselectivos en respuesta adaptativa a los más recientes habitats. Esto podría sustentarse en el hecho de que los factores medioambientales tienen influencia en gran parte en las estrategias adaptativas de los reptiles, como se ha podido constatar en los aspectos reproductivos (Licht, 1967; Licht, 1971; Licht, 1972; Licht 1973). Lo anterior ha influido particularmente en que los diversos elementos medioambientales tengan influencia en el modo reproductivo de Sceloporus, que ha llevado selectivamente a adoptar la viviparidad para poder habitar las regiones templadas (Guillete y Casas, 1980).

Un estudio más reciente de numerosas muestras incluyendo un análisis estadístico de 14 poblaciones cromosómicamente polimórficas (Porter y Sites, 1986), indica que en todas las muestras la frecuencia de los polimorfismos está conformada bajo las expectativas de Hardy-Weinberg. Esto sugiere que los cromosomas heterocigotos son aproximadamente neutrales en sus efectos de adecuación.

Por otro lado Sites y Greenbaum (1983) efectuaron un agrupamiento de datos basándose sobre la máxima similitud genética de los S. grammicus examinados y no resultaron en agrupamientos discretos de muestras por citotipos. Estos datos, con la presencia de los mismos alelos en la mayoría de las muestras, sugieren que las diferencias cromosómicas no reducen efectivamente el flujo genético entre estos citotipos. En apariencia, el aislamiento alopatrico, más que la fijación de fisuras en los macrocromosomas, es el factor primario que promueve la diferenciación genética en S. grammicus, y que el flujo genético entre citotipos $2n = 32$, $2n = 34$ y $2n = 36$ distribuidos continuamente sobre la Meseta Mexicana es extensivo. Parámetros aloenzimáticos para estos citotipos no sugieren estructuras poblacionales subdivididas y son inconsistentes con la tesis de especiación estasiopátrica.

La estructura poblacional es a menudo citada como una determinante mayor de las formas de especiación (Wright, 1940; Mayr, 1954; Templeton, 1980a, 1980b, 1981, 1982), y los modos hipotetizados de especiación mediados cromosómicamente para S. grammicus, requieren una estructura poblacional "Wrightiana" extensivamente subdividida, para permitir una probabilidad razonable de fijación de un rearrreglo cromosómico fuertemente ventajoso (Hall, 1983; Wright, 1941). En tales poblaciones la reproducción interna y la deriva genética podrían tener un papel mayor en determinar el destino de un rearrreglo que está mal adaptado en la condición heterociga (Hedrick, 1981), y una vez en un simple demo, un nuevo rearrreglo podría propagarse a otros demos por eventos de extinción y recolonización (Lande, 1979, 1985). Estudios previos de genética poblacional, sugieren que al menos en una parte de la extensión donde se distribuye

S. grammicus, ésta no tiene la estructura poblacional requerida que permita la fijación del tipo de rearrreglos que pudieran funcionar como mecanismos de aislamiento en zonas híbridas (Sites y Greenbaum, 1983; Thompson y Sites, 1986; Sites et al., 1987b).

Por otra parte, una línea de investigación que no ha sido explotada en el complejo S. grammicus es la relación ectoparásito-huésped y su especificidad como indicadora de divergencia evolutiva. Cuando el parásito vive sobre el huésped y la infestación del primero, se establece por contacto directo con sus respectivos huéspedes y esto se desarrolla a través de numerosas generaciones, las adaptaciones de los ectoparásitos, se relacionarán con las de sus huéspedes, hablándose entonces de una evolución paralela. Esto convierte a los ectoparásitos en buenos indicadores filogenéticos (Vercammen-Grandjean, 1966). Los huéspedes cercanos desde el punto de vista taxonómico, albergarán las mismas especies de parásitos, o al menos especies muy cercanas filogenéticamente hablando; es decir, que sus parásitos son estenoxenos (Fain, 1975), por lo tanto esta correlación nos puede ayudar a utilizar un parámetro indicador de la cercanía filogenética en el grupo de lacertilios que nos interesa en esta investigación.

Como se puede ver por todo lo anteriormente dicho, se dista mucho de tener definidas las relaciones sistemáticas y filogenéticas del complejo grammicus, y en el presente persiste el dilema entre la línea de especialistas que apoyan la tesis de especiación estasiopátrica por una parte (White 1978; Hall y Selander, 1973), y por otra la línea de especialistas que sostienen la antítesis de especiación alopátrica (Mayr, 1970; Sites, 1980; Sites y Dixon, 1981; Sites y Greenbaum, 1983). Lo cual demanda estudios a distintos niveles y desde diversos ángulos en el complejo grammicus.

Por otra parte Bush (1975a), Bush et al., (1977) y Wilson et al. (1975), particularmente observaron que una rápida evolución mor

fológica (pero no bioquímica) esta asociada con una rápida evolución cromosómica. Aparte se han propuesto obvios y controversiales modelos de especiación por partenogénesis y poliploidía, otros autores han propuesto una multitud de modelos menos fáciles de definir para la especiación no alopátrica (ej., Bush, 1969, 1974, 1975b; Ehrlich y Raven, 1969; Endler, 1973; Murray, 1972; Todd, 1970; Wallace, 1959, etc.). De este modo se presentan distintas semblanzas y torres de Babel de diferentes y frecuentemente inconmensurables intentos para explicar la especiación y su significado en la evolución.

Esta situación anterior semejan la crisis, la cual Kuhn cree que precede a un cambio revolucionario en el paradigma de una comunidad científica. Ghiselin (1974) y otros han observado que la biología evolutiva presenta ahora una fase de crisis (Kuhn, 1962) que es muy similar en su desarrollo histórico al que se dio antes de que Ch. Darwin publicara "El Origen de las Especies" en 1859, o antes de que Dobzhansky (1937), Huxley (1940, 1942), Mayr (1942), y Simpson (1944) consiguieran el consenso de ideas conocidas como la "Teoría Sintética de la Evolución". Estas pasadas crisis fueron ambas concernientes primariamente (pero no exclusivamente) con mayores revisiones en el entendimiento de los mecanismos por los cuales las especies evolucionan a través del tiempo (ejemplo; anagénesis; White, 1978). La presente crisis está reflejada por la confusión de artículos citados en las introducciones relacionadas primariamente al problema de la especie (ej., cladogénesis; White, op. cit.). ¿A qué concepto de especie actualmente se refiere (ej. Hull, 1976)? ¿Cómo están formadas esas especies? Los problemas filosóficos los cuales sirven de base a esas cuestiones y las hacen tan difíciles de contestar también envuelven al todo de la biología evolutiva.

El aparato de ideas sobre la especie y especiación ya propuesto, y los problemas obvios que se suscitan al contestar estas cues-

tiones, sugieren algo más que un análisis Kuhniano. Más que eso se está necesitando un esquema heurístico más eficiente para rechazar propuestas no realistas o patentemente no científicas (Hall, 1983).

JUSTIFICACION

Se ha observado por diversas colectas que dentro del área de distribución de S. g. microlepidotus, éste varía mucho en tamaño y patrones de coloración dependiendo de la altitud y la latitud donde se han capturado en el norte del estado de Morelos, y también en otros sitios fuera del mismo. Pero una tendencia más o menos generalizada es que a menor altitud se han encontrado las poblaciones más grandes en tamaño corporal y a mayor altitud las más pequeñas en promedio. Esto llevó a cuatro cuestionamientos fundamentales relacionados con esta investigación:

- a) ¿Qué tan probable será que se presente una variación clinal en caracteres tipológicos (morfometría y foliación)?
- b) ¿Serán correspondientes estas similitudes o diferencias tipológicas con similitudes o diferencias en el número cromosómico y sus probables polimorfismos?
- c) ¿Y las similitudes o diferencias cariológicas correspondrán con similitudes o diferencias aloenzimáticas?
- d) ¿Las especies de ectoparásitos que infestan a S. grammicus a diferentes altitudes son las mismas?

TESIS

- 1.- Es más probable que no se encuentre correspondencia entre el conjunto de datos morfológico, cariotípico, y aloenzimático entre las distintas poblaciones de S. grammicus. Por ejemplo, sería factible encontrar entre distintas poblaciones, no cercanas, diferencias morfológicas, mismo número cromosómico, y un elevado grado de similitud genética. Otro ejemplo, sería la posibilidad de tener entre diferentes poblaciones cercanas, diferencias morfológicas, diferencias cromosómicas y un elevado grado de similitud genética, etc. En cualquier combinación se tendrá un coeficiente de similitud genético elevado.
- 2.- En cuanto a las especies de ectoparásitos que infestan a diferentes poblaciones de S. grammicus, es altamente probable de que sean las mismas, puesto que los parásitos evolucionan más lentamente que sus huéspedes (Fain, 1975).

Las dos tesis anteriores se apoyan en la línea de investigadores (Sites, 1982; Sites y Greenbaum, 1983 et al), que postulan que el aislamiento alopátrico, más que el citogenético debido a rearrreglos cromosómicos, ha sido principalmente el responsable para la divergencia en S. grammicus.

OBJETIVOS

Intentar, en mayor o menor grado, de corroborar o refutar las dos tesis propuestas, para esto se compararán algunos caracteres tipológicos (merísticos y morfométricos), cariológicos, aloenzimáticos y de ectoparásitos dentro y entre tres poblaciones de S. grammicus en la Sierra de Tepoztlán, Morelos.

AREA DE ESTUDIO

Ubicación.- El área de interés para esta investigación se encuentra situada en la región central del norte del estado de Morelos y sureste del Distrito Federal colindando esta última con el estado de México (Figura 1). Esta superficie se sitúa entre los paralelos $19^{\circ}00'$ y $19^{\circ}05'$ lat. N., y los meridianos $98^{\circ}55'$ y $99^{\circ}05'$ long. W, y se encuentra dentro de la denominada provincia biótica "Volcánica Transversa" (Moore, 1945), entre los 1950 y 3050 msnm.

Fisiografía.- La región central del norte del estado de Morelos y sureste del Distrito Federal forman parte del Eje Neovolcánico transversal de origen Pleistocénico Superior y esta comprendida dentro de la formación geológica de Tepoztlán (Rzedowsky, 1981).

Clima.- El clima que predomina según el sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (1973), es del tipo CW_2 (W)big que corresponde a un templado subhúmedo, con lluvias en verano y un porcentaje de lluvia invernal menor de 5 mm. Se le localiza al norte del estado en las partes más elevadas en las Sierras de Chichinautzin y Tepoztlán. La precipitación media anual es mayor de 800 mm., con una mayor incidencia pluvial en julio, con valores entre 150 y 160 mm., y la menor en marzo con menos de 5 mm. La temperatura media anual varía entre 18 y 20 °C, siendo mayor el mes más cálido, con temperaturas de 15 a 20 °C, y el más frío enero, con temperaturas que van de 7 a 12 °C.

Vegetación.- En las tres localidades donde se trabajó se pueden apreciar tres diferentes tipos de vegetación:

En la localidad 1 cerca del poblado de Tlanepantla (Ver localidades en la Tabla 1) se encuentra un bosque perturbado de Quercus. Este tipo de Enciner prospera en altitudes que oscilan entre 2350 y 3100 m, sobre suelos profundos o someros, en áreas en que llueve 700 a 1200 mm en promedio anual. Los árboles dominantes son Q. laeta, Q. deserticola, Q. crassipes y Q. obtusata. (Rzedowsky y Rzedowski, 1979).

La localidad 2 en el poblado de Felipe Neri se encuentra rodeado de un bosque aciculiesclerofilo. Este tipo de vegetación se ha establecido entre los 1800 y 2400 msnm, sobre suelos profundos o someros, en áreas donde llueve entre 700 y 1200 mm anuales. Esta clase de bosque es muy común en el municipio de Tlanepantla y se compone de Pinus lawsoni, P. leiophylla, P. occarpa, P. pringlei, P. teocote, Quercus mexicana, Q. crassipes y Q. macrophylla (SARH., 1979).

La localidad 3 cercana al CICyTEC, se halla en un bosque de Pinus, predominando P. montezumae. Entrán en su composición otras especies de Pinus, así como algunas de Quercus (Rzedowski y Rzedowski, 1979) y se encuentra muy cercano a un bosque de Abies religiosa.

MATERIAL Y METODO

Para la realización de esta investigación se llevaron a cabo cuatro actividades fundamentales:

A. Caracteres tipológicos.- Este punto se realizó colectando, durante los meses de enero-septiembre de 1985, muestras de Sceloporus grammicus de tres localidades en la región central del norte del estado de Morelos y sureste del Distrito Federal (Figura 1). Cada localidad fue representada por muestras de 52, 54 y 49 individuos (localidades 1, 2 y 3 respectivamente). Los animales colectados se depositaron en la Colección Herpetológica del Instituto de Biología de la UNAM (LHIB) (Tabla 1). Para incrementar el tamaño de las muestras de una localidad (1) se revisaron algunos ejemplares de la colección mencionada.

La colecta de los iguánidos se llevó a cabo mediante ligas, pinzas o manualmente, a cada uno de los ejemplares se le midió la longitud hocico-cloaca (LHC) en mm. y el peso total en gr., para posteriormente sacrificarlos colocándolos en un ambiente saturado de cloroformo, seguidamente se fijaron en formol al 10%, preservándose finalmente en alcohol al 70%.

Cada individuo fue sexado (el macho posee las escamas postanales agrandadas) y la edad se estableció en base a la longitud hocico cloaca (LHC), tomando en consideración el rango de Sites (1982), que oscila entre 25.0 - 39.9 mm LHC para juveniles y de - 40 mm LHC para adultos. Estos límites definidos anteriormente, permiten el conocimiento de la variación geográfica en el tamaño de cuerpo y juzgar la madurez sexual en esta especie (Davis y Smith, 1953; Guillette y Casas - Andreu, 1980).

Por otro lado, se llevó a cabo la comparación de todos los ejemplares con los que se efectuó el estudio tipológico con los paratipos (colección del LHI8 y en la colección Herpetológica, Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, con las siglas MZHRL) y los Holotipos (colección del MZHRL) de Sceloporus palaciosi y Sceloporus anahuacus.

La tipología de las tres poblaciones fue caracterizada considerando lo siguiente:

Cinco variables morfométricas fueron medidas en mm: longitud hocico cloaca (LHC) (desde la punta del hocico al margen anterior de la cloaca), longitud de la cabeza (LC) (desde la punta del hocico al margen posterior de la Interparietal), anchura de la cabeza (AC) (a nivel del margen anterior del oído), longitud femoral (LF) (de la ingle a la rodilla) y longitud tibia (LT) (base de la rodilla al talón).

Doce variables merísticas fueron registradas: escamas dorsales (DDR) (del margen posterior de la interparietal a la base de la cola, que se marca por la inserción de las patas), escamas medias del cuerpo (EMC) (exactamente el punto medio entre las patas anteriores y posteriores), escamas supraoculares mediales (SPM) (las que se encuentran en contacto con las escamas de los semicírculos supraorbitales), escamas supralabiales (SPL) (Número de escamas en el borde labial superior), infralabiales (IFL) (Número de escamas en el borde labial inferior), escamas sublabiales (SBL) (las escamas comprendidas como labiomentales), escamas mentonales (EM) (las que se encuentran entre el tercer par de sublabiales), número de poros femorales (PF) (tomando en consideración las dos extremidades posteriores), escamas rodeando la interparietal (ERIP) (todas las que se encuen-

tran alrededor), escamas entre la rostral y frontonasal media (ERF) (pares de escamas entre la rostral y frontonasal media), escamas postmentonales (EP) (número total de escamas postmentonales), escamas frontal y frontonasal media en contacto o separadas (F/FN) (en contacto 1 y separadas 2).

Análisis estadístico.- Después de obtener los datos pertinentes con las variables propuestas anteriormente se capturaron exclusivamente los datos de los adultos en una de las terminales de la computadora BOURROGHS 7800 del CUC en la Unidad de Procesamiento de Datos del Instituto de Biología de la UNAM. Paso seguido, se procedió a realizar un análisis estadístico univariado y multivariado con el programa SPSS (Nie, 1975). Las pruebas univariadas utilizadas incluyen, el procedimiento de Análisis de Varianza (ANDEVA), con las opciones de pruebas de rango múltiple de Duncan, Student-Newman-Keuls y Tukey. Para establecer las relaciones interpopulacionales considerando simultáneamente todas las características significativamente diferentes, se efectuó el análisis multivariado (MANOVA), incluyendo la elaboración de un mapa territorial con funciones canónicas discriminantes, un gráfico esparcido de todos los grupos, así como los estadísticos de F y su significancia entre pares de muestras poblacionales.

B. Caracteres cariológicos.- Esta parte del trabajo se llevó a cabo capturando vivos lacertilios de las tres poblaciones de S. grammicus en los meses de julio y diciembre de 1985 (Fig. 1). Cada localidad fue representada por muestras de 19, 11 y 13 individuos (localidades 1, 2 y 3 respectivamente). Los ejemplares cariotipados y las preparaciones cariológicas, se encuentran depositadas en la colección del LHIE. Así mismo, algunos ejemplares cariotipados se encuentran depositados en Monte L. Bean Life Science Museum en Brigham Young University (BYU) (Table 1).

Preparación e interpretación de cariotipos.- Los cariotipos fueron preparados utilizando una modificación de los métodos de Baker et al (1982). Los adultos y juveniles grandes fueron estresados por una inyección en una pata con una solución de azúcar-levadura (Cole y Leavens, 1971) 24 a 36 horas antes de ser sacrificados. Las lagartijas fueron incubadas bajo la luz hasta antes de que ellas fueran muertas. Una solución de 0.05% de colchicina (aproximadamente 0.2 ml. por adulto) fue inyectada dentro de la cavidad corporal 1 a 5 horas antes de ser sacrificadas. Los huesos de las patas fueron removidos y macerados en 4 a 6 ml de 0.075 M KCl. La suspensión resultante de células de médula de hueso fue incubada a la temperatura del cuarto por 30 min, después del cual 1 a 2 ml de fijador (3 partes de metanol, 1 parte de ácido acético) fue añadido.

Las células fueron luego centrifugadas a 800 rpm. por 1 a 3 min. y resuspendidas en 4 a 6 ml de fijador fresco. Las células generalmente requieren dos o tres cambios de fijador fresco para producir cromosomas bien esparcidos. La suspensión celular fue luego goteada sobre portaobjetos limpios, y estos fueron flameados para secarlos y teñirlos en una solución de 5% de Giemsa en fosfato buffer (Baker et al, 1982) por 10 a 15 minutos. Los cromosomas meióticos en diacinesis fueron obtenidos de machos reproductivamente activos utilizando el mismo procedimiento con tejido testicular.

Los cariotipos fueron generalmente determinados del examen de un mínimo de cinco células de cada individuo (Porter y Sites, 1986). Cuando fue posible, ambas células mitótica y meiótica fueron examinadas y, en algunos casos, más de cinco células fueron examinadas. Los cromosomas fueron fotografiados con un fotomicroscopio Zeiss utilizando un rollo Kodak plus x pan.

Los macrocromosomas fueron numerados del más grande al más pequeño acorde a Hall (1973) y Sites (1983). Todos los rearrreglos fijados fueron interpretados en el camino más parsimonioso como fisiones, asumiendo un número mínimo de rearrreglos (Porter y Sites, 1986). Por parte de los microcromosomas, la morfología fue más difícil de resolver.

C. Caracteres aloenzimáticos.- Esta sección se efectuó con la colecta de 57 lagartijas vivas de las tres poblaciones naturales del complejo S. grammicus (Fig. 1) durante los meses de octubre, noviembre y diciembre de 1985. Las localidades exactas y tamaño de muestra colectada para cada población son enlistadas en la tabla 1. Cada individuo fue procesado para la obtención de datos aloenzimáticos. Todos los ejemplares fueron preparados como pruebas y están depositados en la colección científica de BYU.

Análisis Electroforético.- Las lagartijas fueron muertas introduciéndolas en un refrigerador Revco a -80°C . Después se les extrajeron varios tejidos e inmediatamente éstos también se congelaron en un refrigerador a -80°C para su posterior análisis electroforético. Inicialmente se extrajeron de dos ejemplares los siguientes tejidos: cerebro, corazón, músculo, intestino, estomago, hígado, riñón y testículos. Lo anterior se hizo con la finalidad de detectar densidad de proteínas en los diferentes tejidos con las pruebas de MUB'S y CA2 a la luz ultravioleta (Sites, comunicación personal). Los tejidos seleccionados para los corrimientos electroforéticos fueron: hígado, riñón y músculo, los cuales fueron homogenizados como lo describe Thompson y Sites (1986). El procedimiento de electroforésis en gel de almidón se llevó a cabo siguiendo los procedimientos de Sites y Greenbaum (1983), y se resolvieron

33 productos proteínicos. Las técnicas de tinciones histoquímicas que se aplicaron, son las de Harris y Hopkinson (1976) o Selander et al (1971), y las combinaciones específicas de los buffers en los que los productos de los genes fueron resueltos están enlistados en la tabla 2.

Los números de la comisión de enzimas (CE) y la nomenclatura siguen las recomendaciones del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de Bioquímica (1984), y los prefijos de los loci y abreviaturas siguen las recomendaciones de Murphy y Cræbtree (1985).

Análisis Estadístico.- Los datos aloenzimáticos fueron registrados como locus genotípicos individuales y analizados con el programa BIOSYS-1 de Swofford y Selander (1981). Medidas de variabilidad computadas para cada población incluyen, promedio de heterocigocidad por locus (\bar{H} , conteo directo), porcentaje de loci polimórficos (P), y media del número de alelos por locus (\bar{A}). La distancia genética y coeficientes de similitud de Hillis (1984), Nei (1972, 1978) y Rogers (1972) fueron calculadas para todos los pares de combinaciones dadas de las muestras, y con todas esas matrices se efectuó un análisis de cluster por el algoritmo UPGMA de Sneath y Sokal (1973). Los estadísticos - F de Wright (1965, 1978) (F_{IS}, F_{IT}, y F_{ST}) fueron calculados para todos los loci variables, así mismo cada población fue probada conforme a las expectativas de Hardy-Weinberg (apareamiento al azar), utilizando el factor de corrección de Levene, y la heterogeneidad de frecuencia - alelos entre las muestras fue evaluada por el método de contingencia de Ji-cuadrada de Workman y Niswander (1970).

D. Comparación interpoblacional de ectoparásitos.- Esta parte se realizó con la mayoría de los ejemplares de S. grammicus co-

lectados durante los meses de enero-septiembre de 1985 en el inciso número 1. Cada localidad fue representada por muestras de 53, 52 y 37 ejemplares de lagartijas (localidades 1, 2 y 3 respectivamente). Los ejemplares capturados (huéspedes) están en el LHIB (Tabla 1). Cuando se capturaban los iguánidos se depositaban inmediatamente en una bolsa de plástico individual cada uno de ellos. Posteriormente se introdujeron las lagartijas en un congelador, para después someterlas a un examen minucioso para la extracción, con la ayuda de pinzas, de todos los ectoparásitos. Estos se colocaron en frascos con alcohol de 70^o debidamente etiquetados, de manera que quedaran separados por regiones corporales del huésped. Luego los ectoparásitos se determinaron por medio de claves (Hoffmann, 1969; Cunliffe, 1949; Lane, 1954; Davidson, 1958; Jenkins, 1949). Las preparaciones de ectoparásitos determinadas, se encuentran depositadas en el LHIB y en el Laboratorio de Acarología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (LAFC).

RESULTADOS

A. Caracteres tipol6gicos.-

Análisis univariado.- Estadísticos básicos (análisis univariado ANDEVA - opciones de rango múltiple de Duncan, Student Newman - Keuls y Tukey) fueron calculados para cada sexo entre todas las muestras, para evaluar patrones de variación geográfica en 6 caracteres morfométricos y 12 merísticos en S. grammicus.

Para machos 7 caracteres merísticos (EMC, SPL, IFL, SBL, ERIP, ERF y F/FN) variaron tan poco que ellos no fueron de valor en definir tendencias geográficas. También dos caracteres morfométricos (AC y LF) y tres merísticos (SPM, EM y EP) mostraron al parecer patrones azarosos y discordantes de variación. Por consiguiente, en los machos únicamente tres caracteres morfométricos (LHC, LC y LT) y dos merísticos (DOR y PF) se mostraron significativos, y al parecer nos indican dos patrones no azarosos de variación. (Tabla 4), es importante hacer notar que estos patrones de variación corresponden a dos clases de citotipos (Fig. 4).

Por otro lado, en las hembras dos caracteres morfométricos (LHC y LT) y ocho merísticos (DOR, SPL, IFL, SBL, EM, PF, EP y F/FN) variaron tan poco que ellos no fueron de valor en definir tendencias geográficas. Así mismo, los restantes caracteres morfométricos (LC, AC y LF) y merísticos (EMC, SPM, ERIP y ERF) señalan al parecer patrones muy azarosos y discordantes de variación (Tablas 5 y 6).

Si se toman en consideración los cinco variables significativas (LHC, LC, LT, DOR y PF) de machos, se tienen los siguientes datos: $F_{exp} = 6.43$ ($p \leq 0.002$) LHC; $F_{exp} = 10.23$ ($p \leq 0.0001$) LC; $F_{exp} = 6.17$ ($p \leq 0.003$) LT; $F_{exp} = 12.11$ ($p = 0.000$) DOR; y $F_{exp} = 11.74$

($p = 0.000$) PF (Tabla 3). En todas estas variables si existe diferencia significativa entre la varianza de las muestras. Para determinar entre que pares de muestras se tienen diferencias significativas claras, se seleccionó la prueba de rango múltiple de Tukey, que separó en todos los casos arriba mencionados la muestra poblacional 3 de la 1 y 2 ($p = 0.05$) (Tabla 4 y Fig. 4). Los machos de las localidades 1 y 2 presentan claramente una mayor media (pero similar entre ambas localidades) que los de la localidad 3 para las cinco características mencionadas. Además las localidades 1 y 2 pertenecen al citotipo primitivo S ($2n=31$), mientras que la 3 presenta el citotipo derivado F6 ($2n=33$) (Fig. 4 y Figs. 5 y 6).

Si se toman en cuenta las características morfométricas y merísticas aludidas anteriormente, parece ser que hay un cambio abrupto y no clinal al pasar de las localidades 1 y 2 a la 3. Así mismo, en el desarrollo de esta investigación, se observó que la muestra poblacional 3 está claramente diferenciada en algunos caracteres aloenzimáticos de la 1 y 2 (Fig. 7 y Tabla 9).

Análisis multivariado.- En el análisis con funciones canónicas discriminantes (MANOVA), se tomaron en cuenta exclusivamente el conjunto de todas las variables morfométricas y merísticas significativamente diferentes interpoblacionalmente para adultos.

Las estadísticas de F arrojan los siguientes resultados: Los pares de muestras significativamente mas diferentes son el 3-1 con una $F_{exp} = 19.20$ ($p = 0.0000$) y el 3-2 con $F_{exp} = 10.95$ ($p = 0.0000$) (Tabla 7).

En la clasificación de resultados del análisis discriminante, se puede ver que en las predicciones de los miembros de los

grupos para la muestra 1 con 52 casos, el 80.8% de los casos se agrupa dentro del grupo 1, y el 13.5% cae dentro del 2. En la muestra 2 con 52 casos, el 61.5% se conjunta en el grupo 2, y el 25% esta dentro del 1. Para la muestra 3 con 49 casos, el 85.7% se unifica en el grupo 3, mientras que el 12.2% cae en el 2. Estos resultados nos señalan que hay un mayor solapamiento de datos entre las muestras 1 y 2, que entre los pares 2-3 y 1-3. En especial el último par esta muy diferenciado (Tabla 8).

El mapa territorial con funciones canónicas discriminantes utiliza el centroide grupo, que es la señal media discriminante para cada grupo sobre las funciones respectivas. Los centroides resumen las localizaciones de los grupos en el (reducido) espacio definido por las funciones discriminantes, los asteriscos representan los centroides grupos y los números significan casos del grupo con el correspondiente número (Nie, 1975). Se puede observar en el mapa territorial (Fig. 2), que el par 1-2 se encuentra muy cercano a un centroide grupo. Luego el par 3-2 esta más alejado de los centroides grupos y por último el par 3-1 es el más alejado de ellos. Los resultados anteriores nos indican una vez más que las muestras 3 y 1 son las mas diferenciadas, seguidas del par 3-2 y por último el 2-1 que es el menos diferenciado.

Con respecto al gráfico esparcido de todos los grupos con funciones canónicas discriminantes (Fig. 3), se ve que las muestras 1 y 2 aunque tienen cierto grado de diferenciación, también presentan un solapamiento de datos de consideración. En este gráfico se nota la ausencia del grupo 3, que nos está indicando una diferenciación grande con respecto al 2 y 1 por lo que fue discriminado.

B. Caracteres cariológicos.- En esta parte de la investigación, 43 lagartijas de S. grammicus en total fueron cariotipadas de las tres localidades conocidas (Tabla 1 y Fig. 1). Ninguna zona de hibridación o intergradación fue detectada. Ni variaciones de microcromosomas dentro o entre los citotipos se pudieron observar, el tamaño de los microcromosomas más pequeños se aproxima a los límites de la resolución óptica. Sin embargo, en la localidad 3 se identificó el citotipo F6 ($2n = 33 \text{♂}$, 34♀) fijado para toda la muestra poblacional, mientras que en las localidades 1 y 2 se encontró el citotipo estándar S ($2n = 31 \text{♂}$, 32♀) en las muestras analizadas (Figs. 5 y 6).

Normalmente los integrantes del citotipo S, tienen seis pares de macrocromosomas biarmados, en los cuales los pares 1, 5 y 6 son ligeramente submetacéntricos. El par 2 es solo ligeramente más pequeño que el uno, pero este es conspicuamente submetacéntrico, y el par 3 y 4 son metacéntricos y casi idénticos en tamaño. La morfología de los microcromosomas es menos fácil de comprobar, pero los primeros tres pares parecen ser meta- o submetacéntricos, y los últimos seis pares parecen submetacéntricos o acrocéntricos. Las hembras tienen un par adicional de microcromosomas, los cuales se han inferido a ser homólogos al cromosoma biarmado Y en machos (Sites, 1983). Este citotipo S, parece ser el ancestral en el complejo S. grammicus y es similar al cariotipo que ha sido propuesto como ancestral para toda la familia Iguanidae (Hall, 1973; Bickham, 1984), sin embargo Cole (1970) y King (1981) difieren de opinión al respecto.

Por otro lado, el citotipo F6 presumiblemente derivó de la forma estándar S por la fijación de una fisión céntrica del par 6. Los machos y las hembras típicamente tienen 10 macrocromosomas submeta- o metacéntricos y 4 acrocéntricos, y 19 y 20 microcromosomas, respectivamente (Sites, 1983). F6 está continuamente distribuido en

los bosques húmedos de la región central de la Sierra Volcánica transversal, desde el oeste de Michoacán hasta el lado este del Valle de México (Hall, 1973).

Se han encontrado algunos contactos geográficos entre las clases S y F6 del norte de Cuernavaca (aún no estudiados en detalle). Lagartijas heterocigotas para las condiciones cromosómicas fijadas entre sus respectivas poblaciones "puras", fueron obtenidas en las zonas de contacto y representan presumiblemente híbridos entre las poblaciones puras (Hall, 1973). Aun esta por determinarse la anchura de estos contactos geográficos.

C. Caracteres aloenzimáticos.

Patrones de variabilidad.- De las 33 loci resuletos en S. grammicus, 17 fueron monomórficos para el mismo electromorfo en todas las tres poblaciones, incluyendo Ldh-A, Ldh-B, M-Acon-A, M-Sod-A, S-Icdh-A, Est-4, Pep-A, -B, -C, -D, -F y -S, Ap-A, Ck-A, Gp-1, Pgdh-A, S-Mdh-A. La frecuencia de electromorfos para los 16 loci polimórficos están dados en la tabla 9.

La población del CICYTEC (Muestra 3) estaba fijada o cercanamente fijada para electromorfos que estaban en baja frecuencia o ausentes en las otras muestras en cinco loci, incluyendo S-Aat-A, S-Sod-A¹, S-Sod-A², Iddh, y en menor grado, Est-1. Según Sites et al (1987a), los dos loci supranadantes SOD parecen ser el resultado de un evento regional de duplicación.

Una segunda mayor diferencia entre la muestra 3 y las otras dos ocurrió en el locus G3pdh. Este locus se ve que ha sido duplicado en dos de las tres muestras de S. grammicus que se análi-

zaron. Sites et al (op.cit.) designaron a esos loci como G3pdh-B¹ y G3pdh-B² en orden decreciente de movilidad anodal. La población del CICyTEC tiene solamente un locus para esta enzima, y expresó una única isoenzima con la misma movilidad como la isoenzima G3pdh-B² en las dos restantes muestras.

Casi todos los individuos de esas dos muestras restantes presentaron patrones isoenzimáticos de tres-bandas esperados para un evento de duplicación en una enzima dímero. Variación aloenzimática fue encontrada únicamente en el locus G3pdh-B², y el individuo heterocigoto que la presentó tuvo el patrón isoenzimático de cinco-bandas. El locus duplicado G3pdh-B¹ fue registrado sin variación electromórfica en las muestras 1 y 2, y apuntado como genotipo AA para todos los individuos. Todos los integrantes de la localidad 3 fueron registrados como BB, que nos indica una ausencia de del locus AA en esta población. La diferencia fijada en G3pdh-B¹ en la tabla 9; es un locus más que una diferencia aloenzimática (Sites et al, op.cit.)

Aparentemente otra mayor discontinuidad electromórfica se dio en el locus Pnp-A. Tanto la muestra 3 de mayor altitud, como la 1 de menor, muestran una frecuencia muy similar en los electromorfos "a" y "b", mientras que la muestra 2 presenta en esos mismos electromorfos una frecuencia considerablemente distinta (Tabla 9).

Así mismo, también otra discontinuidad mayor electromórfica se tiene en apariencia en el locus Pgm-A. La muestra de más baja elevación presenta una cercana fijación para el electromorfo "a", mientras que las muestras 2 y 3 exhiben en los electromorfos "a" y "b" diferencias en frecuencias de consideración. La muestra 2 también contiene un alelo "c" en una baja frecuencia de 0.037 (Tabla 9).

Los otros loci variables pueden ser agrupados dentro de dos

categorías basadas sobre los patrones globales de variabilidad. Un grupo incluye loci caracterizados por fijación o una alta frecuencia de un simple electromorfo a través de todas las muestras, con electromorfos alternos segregando una muy baja frecuencia en una o dos muestras poblacionales. Los loci que exhiben este patrón incluyen M-Aat-A, G3pdh-B¹, G3pdh-B², S-Sod-A¹, S-Sod-A², Gpi-A, Mpi-A, Gtdh-A, y S-Aat-A. A menudo esta variación fue debido a un simple individuo heterocigoto dentro de una muestra. Otros cinco loci, incluyendo Iddh, Cat-A, Est-1, α Gluc-A, y Xdh-A, mostraron considerablemente más variación, ambas en términos del número de poblaciones segregando electromorfos alternos, y/o el número total de electromorfos alternos.

La tabla 10 resume tres diferentes estimas de variabilidad genética, incluyendo el número promedio de alelos por locus (\bar{A}) el % de loci polimórficos (P) y el promedio de heterocigocidad por locus (\bar{H}) calculado por conteo directo. Los valores para \bar{A} muestran poca variación entre las muestras, fluctuando de 1.2 a 1.4, mientras que los valores de P oscilan de 12.1 a 27.3. Los valores de heterocigocidad fluctúan de 0.036 a 0.074.

La frecuencia de poco más del 60% de electromorfos muestra estadísticamente significancia de heterogeneidad entre muestras (Tabla 11), en algunos casos esto es debido a la variación en una o dos poblaciones, mientras que en seis loci la heterogeneidad es debida enteramente o casi enteramente a la diferencia de la muestra 3 (S-Aat-A, S-Sod-A¹, G3 pdh-B¹, S-Sod-A², Est-1 y Iddh).

La tabla 12 presenta comparaciones a manera de pares de dos distancias genéticas (Nei, 1978; Hillis, 1984) estimadas a par-

tir de las frecuencias aloenzimáticas que se encuentran en la tabla 9. Se obtuvieron dos valores D de Nei, 0.006 y 0.182, siendo éste último el registrado en la comparación de la muestra del CICyTEC (No. 3) con respecto a las otras dos poblaciones. Esas relaciones son visualmente desplegadas en el dendograma UPGMA presentado en la Fig. 7. Como se esperaba, la muestra del CICyTEC fue la más diferente, y se ramificó desde temprano de las restantes OTUS. Una segunda y mucho menor dicotomía entre los grupos 1 y 2 de menor elevación y del mismo citotipo S, presentaron niveles bajos de divergencia (Tabla 12, Fig. 7).

Estructura poblacional.- Las pruebas de Ji cuadrada para la desviación de la frecuencia de genotipos de las expectativas de Hardy-Weinberg mostraron que la muestra 1 se conformó bajo las proporciones de cruce-azarosa en todos los loci variables. El número de loci variables en esa población fue de 5. Las restantes dos muestras se caracterizaron por al menos en un locus mostrando desviación significativa de las expectativas de cruce-azarosa, y esas se resumen en la tabla 13. La mayoría de esas desviaciones se dieron en la forma de ligeras deficiencias de heterocigotos, como en Pgm-A, Est-1 y Cat-A, o con ausencia de ellos, como se observó en el único caso de α -Gluc-A.

La tabla 14 resume los valores de FIS, FIT, y FST para todos los loci polimórficos. Las estadísticas de F fueron calculadas a través de las tres muestras. Estas estadísticas están jerarquizadas (Wright, 1978; Hartl, 1980), en donde FIS da la desviación promedio de las proporciones genotípicas de la muestra, de las expectativas de cruce-azarosa, FIT da el coeficiente promedio de reproducción interna (inbreeding) de un individuo relativo al total de la población, y FST refleja el nivel de subestructuración dentro del total de la población. Los valores de FST fluctúan entre 0 (comple

ta panmixia) a 1.0 (poblaciones fijadas para electromorfos alternos), mientras que los valores de FIS y FIT pueden ser ambos positivos (deficiencia heterocigota) o negativos (exceso de heterocigotos). Los valores de FIS oscilan de -0.019 a 0.597, pero el promedio es de 0.050 y sugiere en conjunto solamente una ligera deficiencia en heterocigotos. Los valores de FST mostraron extensiva heterogeneidad interloci, fluctuando de 0.012 a 1.000, con un promedio de 0.565. Este valor sugiere un nivel considerable de subdivisión y bajos niveles de flujo génico. Estos resultados son paralelos a los de las pruebas de contingencia de Ji cuadrada (Tabla 11). Los valores de FIT son generalmente altos y positivos, como el promedio obtenido 0.586, pero según Sites *et al* (1987a), dada la extensión de heterogeneidad en frecuencias de electromorfos entre las muestras y un alto valor de índice de fijación FST, el valor promedio FIT probablemente este reflejando un efecto Wahlund en el cual la posible fusión de poblaciones pueda haber reducido la frecuencia de genotipos homocigos.

D. Ectoparásitos.- En esta parte del trabajo, 142 lagartijas en total pertenecientes al complejo S. grammicus fueron examinadas de las tres localidades (Tabla 1 y Fig. 1) para extraerles todos los ectoparásitos. Posteriormente estos últimos se determinaron encontrándose las siguientes especies de ácaros: la muestra de la localidad 3 de CICyTEC presentó Hirstiella pelaezi (Pterygosomatidae), que no se encontró en las otras dos localidades. A su vez, la muestra 1 de Tlanepantla presentó Geckobiella texana (Pterygosomatidae), que no se halló en las muestras de las otras dos localidades (Tabla 15).

Por otra parte, el ácaro Entrombicula alfreddugesi (Trombiculidae) se colectó en las muestras de las tres localidades de interés para este estudio.

DISCUSION

A. Caracteres tipológicos.- El tratamiento estadístico univariado de diversas características merísticas y morfométricas en machos de S. grammicus, mostraron una divergencia significativa entre el citotipo primitivo estándar con $2n = 31 \text{ ♂}$ (localidades 1 y 2) y el citotipo F6 derivado del anterior (Hall, 1973; Hall y Selander, 1973) con $2n = 33 \text{ ♂}$ (localidad 3) (Fig. 1). La muestra poblacional en esta última localidad del CICyTEC, presentó diferencias significativas en tres características morfométricas (LHC, LC y LT) y dos merísticas (DDR y PF). Así mismo, el análisis con funciones canónicas discriminantes (MANOVA) tanto de caracteres merísticos como de morfométricos en conjunto para adultos, corrobora la tendencia univariada en la cual la muestra de la localidad 3 fue globalmente la más divergente con respecto a las otras dos (Fig. 2, Fig. 3 y Tabla 8).

Estos resultados anteriores no parecen compaginar con otros estudios que muestran una extensiva divergencia cromosómica intraespecífica en ausencia de cambio morfológico (Baker et al., 1972; Baker, 1979). Así mismo, no parecen necesariamente inconsistentes con las expectativas de varios modelos de evolución cromosómica. La diferenciación parece abrupta y no clinal entre las muestras de las localidades 1 y 2 con respecto a la 3 en las características mencionadas, aunque faltarían detectar en localidades intermedias zonas de hibridación e investigarlas. Es probable que en la población del CICyTEC el rearreglo cromosómico original F6 y su posterior fijación en todos los integrantes de la población, haya traído como consecuencia cambios fenotípicos debidos a la alteración de sistemas regulatorios promoviendo la divergencia en S. grammicus.

Evidencias aloenzimáticas y de ectoparásitos de esta investigación aunadas a las arriba mencionadas, hacen sospechar que la divergencia manifestada en la población del CICyTEC, probablemente se deba al efecto de un fenómeno de especiación estasisipátrica derivándose inicialmente de manera estocástica y rápida en pequeños demos marginales a partir de poblaciones estandar, favoreciendo la cruce-interna (inbreeding) para fijar el rearreglo cromosómico heterocigoto inicialmente mal adaptado. Naturalmente con esto último se penetra en el terreno de la especulación porque no se tienen datos del tamaño efectivo de las poblaciones y de la vagilidad de S. grammicus (Sites, 1982).

Sin embargo el modelo de evolución estasisipátrico (White, 1978a) o algunas de sus modificaciones, como el "proceso en cadena" de White (1978b), o el modelo en "cascada" de Hall (1983), podrían predecir que los taxa derivados serían geográficamente internos a la distribución cariotípica ancestral. La distribución geográfica conocida en la actualidad para el complejo S. grammicus, se ve que esta más estrechamente adecuada a las expectativas de este modelo, y todas las evidencias sugieren que la mayoría, si no todos los citotipos derivados, se originaron en alguna parte interna al rango del citotipo "estandar" (Porter y Sites, 1986).

También hay que tomar en cuenta que en otras localidades donde se distribuye el complejo grammicus, se ha observado poca diferenciación morfológica entre diferentes citotipos (Sites, 1982). Incluso se ha llegado a sugerir que los rearreglos cromosómicos en evolución podrían ser considerados como cambios neutrales, que simplemente acompañan a la especiación (Busch, 1981; Sites, 1983).

Otra alternativa a considerar, sería que una separación espacial menor, asociada con una diferencia ecológica pronunciada, puede dar una base más efectiva para la especiación, que un aislamiento geográfico considerable sin mucha diferencia ecológica (Wright, 1978). Esto último es importante puesto que las poblaciones del complejo S. grammicus estudiadas en este trabajo presentan entre sí condiciones ecológicas significativamente distintas, sin un aislamiento geográfico ni fisiográfico de consideración que pudiera aparentemente evitar en un grado de consideración la migración interpoblacional, lo que podría conducir a cambios evolutivos determinísticos en las poblaciones dirigidos por selección natural.

B. Caracteres cariológicos.- Antes de tratar el posible significado evolutivo de la variación cromosómica interpoblacional encontrada entre las muestras del complejo S. grammicus, es necesario mencionar algunas fuentes posibles de error en el conjunto de datos. En primera instancia, es probable que muchos rearrreglos cromosómicos permanezcan sin detectarse y que algunos cariotipos tengan rearrreglos más complejos que los asumidos en este trabajo. Las técnicas de bandedo - G en otros organismos, han puesto de manifiesto la subestimación de la variación cromosómica detectada por técnicas cariotípicas convencionales, y es probable que también sea el mismo caso en S. grammicus (Porter y Sites, 1986).

Una segunda vía de error podría manifestarse al reunir muestras de una sola localidad en un período de varias colectas estacionales, o de reunir muestras de localidades cercanas. Esto se deriva del hecho que Porter y Sites (op. cit.) han registrado variación en la frecuencia de rearrreglos en cuatro poblaciones de las cuales han obtenido muestras por más de un año, y proponen que algunas fluctuaciones pueden deberse a los pequeños tamaños de las muestras. Muestreos posteriores podrían llegar a indicar que los

polimorfismos Robertsonianos fluctúan más o menos al azar, esto podría apoyar la tesis de que esas clases de rearrreglos son selectivamente neutrales respecto a sus efectos meióticos (Sites, 1983; Porter y Sites, 1985).

Por otro lado, los resultados de este trabajo del análisis cariotípico en S. grammicus nos indican que la muestra poblacional del CICyTEC (localidad 3) presenta el citotipo "F6" en todos sus integrantes, es decir parece que este rearrreglo está fijo en toda la población, mientras que todos los individuos de las otras dos muestras de Tlanepantla y Felipe Neri (localidades 1 y 2 respectivamente) tienen el citotipo S o "estándar".

Anteriormente se han detectado algunos contactos geográficos entre los citotipos S y F6 en el norte de Cuernavaca (Hall, 1973), obteniéndose heterocigotos que aparentemente representan híbridos entre las poblaciones puras, pero aún falta determinar la amplitud de esas zonas de hibridación y el análisis de datos meióticos.

Como ya se había mencionado el citotipo S parece que es el más primitivo no únicamente en el complejo grammicus, sino para toda la familia Iguanidae, y presumiblemente el citotipo "F6" se derivó de esa forma primitiva "estándar" (Hall, 1973; Bickham, 1984).

Hall (1973, 1980) juzga que dado su rango actual, y diversidad ecológica, el S. grammicus estándar pudo haber estado ampliamente disperso en la Meseta Mexicana, antes que su evolución cariotípica comenzara y generalmente alcanzando elevaciones no muy altas, exceptuando en tres volcanes, al este del Valle de México que están periféricamente aislados, y que se encontraban deshabitados por citotipos cromosómicos derivados. Hall encontró varias poblaciones en

esas zonas de altitud elevada que presentaban cariotipos estandar pero las consideró como un citotipo separado "P1" caracterizado por un complemento macrocromosomal casi completamente biarmado, pero siendo polimórfico para una fisión del par 1. Esta raza fue restringida a elevaciones altas (arriba de los 3200 m) en bosques de pino.

Recientemente se ha demostrado que hay otras poblaciones de altitud elevada, con cariotipos esencialmente iguales a los de la raza "estandar" o S que se encuentra en el piso del Valle de México. Sin embargo, esas poblaciones situadas en las partes elevadas, son más similares entre sí morfológicamente que las poblaciones S de baja altitud, y comprenden el taxon Sceloporus anahuacus últimamente descrito por Lara-Góngora (1983). De cualquier manera, un estudio electroforético reciente mostró que las poblaciones S de altitudes bajas y altas, incluían al "P1" de Hall y tenían en común 37 de 38 loci resueltos. De esta manera, se consideró que el citotipo "P1", representa únicamente una población polimórfica del citotipo S colectivamente representando una ligera divergencia del pool-genético que está muy estrechamente relacionada a las poblaciones más ampliamente extendidas de baja elevación. Por lo tanto, la asignación de esas poblaciones al taxon específico designado por Lara-Góngora (1983) puede haber sido prematuro (Sites et al, 1987a).

Por otra parte, las poblaciones del citotipo F6 son intermedias entre las poblaciones S de alta y baja elevación en muchas montañas, muestran diferencias alélicas fijas en varios loci proteínicos, y tienen solamente un único locus G3-PDH como también resultó en el análisis electroforético de este trabajo en la población del CICyTEC situada a los 3050 m, que parece pertenecer al taxon Scoloporus palaciosi, o al menos a una semiespecie o subespecie distinta (Tabla 9, Tabla 12 y Fig. 7).

En las elevaciones altas S y F6 parecen estar confinadas a las mas distintas comunidades de plantas, bosque de pino abierto contra bosque húmedo de abeto respectivamente, y es probable que los rangos de ambos, hayan cambiado considerablemente con esas comunidades de plantas, en respuesta a las condiciones climáticas cambiantes. Si esto es verdad, podría implicar que la divergencia entre S. grammicus y S. palaciosi puede haber ocurrido en alopatria (Sites et al., op. cit.).

El rango geográfico de S. palaciosi dado por Lara-Góngora (1983), fue de las elevaciones más altas en las sierras del Ajusco, Ocuilan y Nevada, de los 2700 m a la línea de árboles y parece preferir los bosques húmedos y densos de Abies religiosa. Este incluye diferentes localidades en el Distrito Federal y el Estado de México, así como una en el de Michoacán y otra en el de Morelos. Esas localidades corresponden a las áreas donde se encontró el citotipo F6 registrado por Hall (1973, 1980).

En esta investigación también fue encontrado F6 en la localidad 3 situada al sur-oeste del Distrito Federal, limitando con los estados de México y Morelos (Tabla 1 y Fig. 1). A su vez, Hall y Selander (1973) lo registraron entre el oeste de Michoacán y el Valle de México. También poblaciones aisladas del mismo citotipo son conocidas del Nevado de Colima en el sur de Nayarit y de unas pocas localizadas más lejanamente y dispersas en el norte de los estados de Querétaro, San Luis Potosí, Nuevo León y Tamaulipas (Hall y Selander, op. cit.; Sites, 1983). Pueden ser muestreadas otras poblaciones a través del rango de distribución conocido del citotipo F6, para hacer más estudios morfológicos, de bandeos cromosómico y bioquímicos para determinar el rango completo tanto geográfico como altitudinal de S. palaciosi, y establecer si el citotipo F6 es o no una única unidad monofilética (Sites et al., op. cit.).

Por otra parte, Hall y Selander (op. cit.) mostraron que el flujo génico parece estar restringido a través de la zona híbrida entre P1XF6, en los picos del este del Valle de México, pero no fueron registrados datos meióticos, así que la causa de la fertilidad reducida en F1, y la retrocruza de individuos en esta zona es desconocida (Sites et al, op. cit.)

El asumir un fuerte efecto desventajoso en los heterocigotos cromosómicos es la premisa fundamental de muchos modelos de especiación. La información más relevante para evaluar esta posibilidad podría ser precisamente la producida por datos meióticos individuales de híbridos o de retrocruza obtenidos de zonas de contacto parapátrico entre dos poblaciones diferenciadas cromosómicamente. Si los individuos heterocigotos para uno o más rearreglos, segregan una alta proporción de gametos aneuploides, esto podría ser una desventaja, y la zona híbrida pudiera funcionar como una barrera al flujo genético entre las poblaciones puras. Dos tipos adicionales de evidencias pueden clarificar indirectamente la cuestión de baja dominancia de los heterocigotos en zonas híbridas:

- 1) los efectos meióticos de los heterocigotos cromosómicos mantenidos dentro de poblaciones que se encuentren fuera de las zonas híbridas, y
- 2) la frecuencia de los polimorfismos cromosómicos en esas poblaciones. Si los rearreglos cromosómicos postulados a funcionar como mecanismos de aislamiento son fuertemente desventajosos, luego estos podrían ser escasos como polimorfismos en poblaciones que no estén envueltas en hibridización. Esto se debería al hecho de que esos rearreglos serían seleccionados en contra tan rápido como ellos se originaran como heterocigotos,

y en una población grande serían eliminados muy rápidamente. En una población pequeña con cruce interna, un rearreglo podría ser eliminado o fijado al azar en pocas generaciones. Así a pesar del tamaño poblacional, los polimorfismos cromosómicos podrían ser raros fuera de las zonas híbridas (Sites, 1986).

Sin embargo, la distribución y frecuencia intramuestral de polimorfismos Robertsonianos en parte del rango de S, F6 y F5 + 6 del norte de México, sugiere que los heterocigotos cromosómicos no son fuertemente desventajosos (Sites, 1983).

Un estudio más reciente con muestras grandes, que incluyó un análisis estadístico de catorce poblaciones, cromosómicamente polimórficas, mostró que en todas las muestras la frecuencia de los polimorfismos, se conformaron bajo las expectativas de Hardy-Weinberg. Esto sugirió que los heterocigotos cromosómicos son cercanamente neutrales en sus efectos de adecuación (Porter y Sites, 1986).

Estudios meióticos de una población altamente polimórfica, mostraron que individuos heterocigotos para una o dos fisiones en macrocromosomas pueden segregar gametos normales, y esto sugiere una vez más, que los rearreglos no tienen los efectos meióticos necesarios para restringir el flujo genético a través de zonas híbridas (Porter y Sites, 1985). Así el polimorfismo pudiera llegar a establecerse en poblaciones panmicticas si los rearreglos fueran neutrales o positivamente heteróticos en estado heterocigo, y de esta manera no tener la necesidad de que se presente una fuerte heterosis negativa, con una estructura poblacional "Wrightiana" (Sites et al. 1987b).

Procesos de especiación cromosómica probables en el complejo

Sceloporus grammicus.- Desde la propuesta inicial de White (1968) en torno a la hipótesis de especiación estasipátrica, mucho interés ha sido enfocado hacia el probable papel que los rearrreglos cromosómicos juegan en la iniciación del proceso de especiación. Actualmente hay muchas hipótesis de especiación cromosómica, y frecuentemente ellas son tan vagas o generales que no pueden formular predicciones precisas. Muchos de los modelos se fundamentan en que cuando un nuevo rearrreglo produce una condición heterocigota, este es fuertemente desventajoso o negativamente heterocigótico. Esto significa que causará problemas en la meiosis, y por consiguiente será seleccionado en contra. La única vía para que un rearrreglo pudiera ser fijado, es que éste sea semi-estéril (una esterilidad absoluta impediría el transporte para pasar el rearrreglo), y que se presente en una población suficientemente pequeña de manera que la deriva y la cruce-interna fijen el nuevo rearrreglo en la condición homocigota a pesar de la selección en contra del heterocigoto (Hedrick, 1981). Una vez fijada, tal modificación puede aislar el rearrreglo cariotípicamente derivado del ancestral en una zona híbrida estrecha.

Todos los modelos que asumen una fuerte desventaja en un rearrreglo heterocigoto, toman como un requisito el "cuello de botella" en la densidad poblacional, para la fijación y en consecuencia posiblemente ocurran únicamente en especies con una estructura poblacional grandemente fragmentada en la cual muchos demos son pequeños, tienen cruce-interna, y están efectivamente aislados unos de otros por pérdida de intercambio genético (estructura poblacional Wrightiana).

Recientemente Templeton (1980a, 1981) ha elaborado una aproximación genética poblacional al problema de la especiación, y

caracterizó estructuras poblacionales en términos de niveles esperados de divergencia genética (medida por un coeficiente de distancia D) bajo diferentes grados de subdivisión.

Las poblaciones grandemente subdivididas, se espera que tengan relativamente mayores valores de D entre demos, por sus niveles muy bajos de flujo genético. E inversamente, las poblaciones que presentan más cruza externas, se espera que tengan bajos valores de D , debido a los efectos homogenizadores del flujo génico. La aproximación de la arquitectura genética de Templeton ofrece un método independiente para el estudio de las hipótesis de especiación cromosómica.

Muy recientemente, Sites y Moritz (1987) han ampliado el trabajo de Templeton, y han tomado en consideración otras correlaciones genético poblacionales, tratando de producir inferencias para varios tipos de hipótesis de especiación cromosómica (Tabla 16). Se puede ver que las clases de modelos 1-4 son muy parecidos en sus requerimientos cromosómicos y de estructura poblacional, y difieren sobre todo en su contexto geográfico, la forma en la cual un rearrreglo nuevo es propagado tras la fijación, y el número de rearrreglos desventajosos necesarios para establecer una barrera aisladora en una zona híbrida. Los modelos conjuntados en las clases 5 y 6, difieren de los otros en que los rearrreglos pueden ser casi neutrales, y llegan a ser negativamente heteróticos únicamente bajo contacto secundario con un distinto fondo genético. Esas dos clases también son distintas en su estructura poblacional permisible de los grupos 1-4. Por último, el modelo de coadaptación es exclusivo en el sentido de que la barrera al flujo genético, es resultado de un cambio en los patrones de recombinación meiótica y la posterior

perturbación de segmentos cromosómicos coadaptados.

La mayoría de esos modelos requieren de bastante información empírica, antes de que ellos puedan ser plenamente confirmados o rechazados, y en muchos de estos modelos aun los fundamentos teóricos necesitan también un desarrollo importante para hacer a éstos mas probables y con mayor poder predictivo (Sites, 1986).

Patton y Sherwood (1983), en la evaluación de patrones de evolución cromosómica y especiación en roedores, sintetizan tres componentes críticos a demostrar en los modelos de especiación (incluyendo los de especiación cromosómica en cascada y en cadena) estasiopátrica que serían:

- 1) los efectos negativamente heteróticos para un rearrreglo determinado o un conjunto de rearrreglos,
- 2) una estructura poblacional y/o régimen de selección necesario para permitir la fijación de tales rearrreglos, y
- 3) mecanismos que generen rearrreglos cromosómicos múltiples.

De estos tres componentes, solamente el tercero parece haber sido encontrado en el complejo S. grammicus, y aun aquí son desconocidos los mecanismos exactos que causan la diversidad cariotípica, de manera que todavía no se pueda establecer, como el cambio cromosómico está relacionado a los patrones y procesos de especiación en este complejo (Sites, 1986; Porter y Sites, 1986).

C. Caracteres aloenzimáticos.- Los modelos de especiación es tasipátrica (incluyendo el de proceso en cadena y el de cascada) re quieren una estructura poblacional demasiado subdividida o "Wrightiana", que se caracteriza por demos muy pequeños, que tengan cruza-interna, y que se encuentren espacialmente aislados, de manera que el intercambio de individuos por generación, sea lo suficientemente mínimo para permitir amplias fluctuaciones por el error de muestreo. Dados niveles adecuados de variabilidad genética en la población ancestral (Templeton, et al. 1981), esta clase de estructura poblacional podría ser muy distinta de una caracterizada por demos más grandes con cruza al azar y mayores niveles de flujo genético. En particular, una estructura poblacional "Wrightiana" pre dice tener bajos niveles de heterocigosidad genética (H), pocos ale los por locus (A), y altos valores de distancia genética entre demos (D), debido a la fijación por deriva de alelos alternos en distintos demos.

En este estudio se obtuvieron resultados que en principio parecen acordes con las expectativas de una población "Wrightiana", obteniéndose en promedio bajos niveles de heterocigosidad genética (\bar{H}), y pocos alelos por locus (\bar{A}) (Tabla 10).

Así mismo las estimaciones de distancias genéticas D (Tabla 12), no parecen ser inconsistentes con las predicciones de una población "Wrightiana". Se registraron dos valores D de Nei, 0.006 y 0.182, siendo este último el valor obtenido al comparar la población del CICyTEC F6 en relación a las otras dos poblaciones S. La población del CICyTEC tiene un valor de D significativamente más grande que el que presentan Felipe Neri y Tlanepantla. Esto último se puede visualizar patentemente con el dendograma de la Fig. 7, que segrega a la población del CICyTEC de las otras dos. Sin embargo es muy difícil determinar exclusivamente con estos hechos,

el grado taxonómico preciso de divergencia evolutiva entre la población del CICYTEC, y las otras dos. De cualquier manera, si nos guiamos en la escala de valores D determinada por Ayala (1975), la población del CICYTEC podría caer dentro del rango de las subespecies o especies incipientes. Lo anterior hay que tomarlo con cautela, puesto que el mismo Ayala (op. cit.) menciona varios ejemplos en donde se observa poca diferenciación genética entre especies o especies incipientes, que supuestamente se originaron por mecanismos de especiación cuántica (llamada también especiación rápida y especiación saltacional), como los propuestos por algunos modelos de especiación estasiopátrica.

Con las estadísticas de F (Wright, 1965) también se proveen diferencias entre los dos tipos de estructura poblacional mencionados anteriormente; tanto los valores de F_{ST} (la varianza estandarizada de la frecuencia de alelos) como los de F_{IS} (el coeficiente promedio de cruce-interna individual) se espera que sean más altos para una estructura poblacional "Wrightiana" que para una panmictica (Sites y Moritz, 1986). De manera que con esos elementos genéticos se podría tener un indicio de una estructura poblacional "Wrightiana" para S. grammicus, si ésta esté especiando por algunos de los mecanismos mencionados anteriormente.

Un primer estudio extensivo de variación enzimática en S. grammicus, se enfocó sobre varias poblaciones de tres citotipos distintos (S, F6 y F5 +6) en la región central del norte de México y sur de Texas (Sites y Greenbaum, 1983). La mayor parte de las muestras compartieron los mismos alelos en los loci enzimáticos polimórficos, y hubo poca evidencia de divergencia genética drástica entre los tres citotipos. Además, los valores de D y F_{ST} entre las muestras fueron muy bajos, indicando que el flujo genético fue relativamente alto entre los demos.

Sin embargo, un reciente estudio electroforético en algunas poblaciones del complejo S. grammicus en el centro de México, indicaron un fuerte nivel de subdivisión presentando altos valores de FST, pero no se ha podido determinar si esto se debe a una diferente estructura poblacional o a factores geográficos extrínsecos (Sites, 1986).

Por otra parte, en esta investigación el valor promedio FST de 0.565 (Tabla 14), podría caer dentro de la categoría de Wright (1978) de altos niveles de subdivisión poblacional. Si el flujo genético es poco común entre los demos, y si los demos particulares son lo suficientemente pequeños, de manera que el error de muestreo llegue a ser un elemento de principal importancia, entonces los rearrreglos cromosómicos desventajosos pueden llegar a fijarse con frecuencia (Hedrick, 1981). De cualquier forma el valor de FIS es muy cercano a 0, y sugiere que las tres muestras se acercan a las condiciones de cruce al azar en la mayoría de los loci.

La tabla 13 nos muestra que cuatro loci (Pgm-A, Cat-A, Est-1 y α -Gluc-A) se desvían de las proporciones de Hardy-Weinberg en la vía de deficiencias de heterocigotos.

Una posible explicación para interpretar estos resultados, sería que la deficiencia no es forzosamente producto de la cruce-interna; ésta podría deberse a un efecto de Wahlund, y no necesariamente interpretarlo como un apoyo de amplias cruces-intradémicas. Aún si el tamaño de la población es pequeño, no necesariamente la cruce-interna debe seguirle (Patton y Feder, 1981).

Por otro lado, en esta investigación no se han tomado en consideración los efectos de las variables ecológicas y parámetros

del nicho sobre los niveles de heterozigosidad (Nevo et al., 1984), y la posible influencia de la selección sobre enzimas polimórficas individuales (Watt, 1985). Ambos factores podrían ser de igual o mayor importancia que la estructura reproductora, y los niveles de fragmentación poblacional, influyendo en la frecuencia de aloenzimas.

También hay que tomar en cuenta que la distinción hecha por Templeton, entre población panmíctica y "Wrightiana", en realidad nos muestra los extremos de un continuo en la estructura de las poblaciones.

Las especies que presentan bajos niveles de heterozigosidad (\bar{H}) como en el presente trabajo, no tendrán la suficiente variabilidad para fijar aloenzimas alternas en loci enzimáticos polimórficos, aun con la más extrema estructura poblacional "Wrightiana" (Sites et al., 1987b).

Muy recientemente Sites y Greenbaum (1986), han intentado incrementar la predictibilidad de algunos rasgos cromosómicos transilenciosos en poblaciones, por medio de simulaciones en computadora fijando rearrreglos cromosómicos de varios grados de desventaja, variando los tamaños de cuello de botella poblacional y las frecuencias de los rearrreglos. Un conjunto de datos aloenzimáticos de Sites y Greenbaum (1983) fué introducido en veinte poblaciones originales, y a diez réplicas de esas se les permitió que se expandieran y se contrajeran para cien períodos de reproducción. Esas simulaciones mostraron que bajo ciertas condiciones que maximizan la probabilidad de fijación, un distinto perfil electroforético (valores de D y FIS) se generó y fue con claridad más grandemente "Wrightiano" que el conjunto de datos empíricos original. El

perfil electroforético vino a ser menos diferente cuando el tamaño del cuello de botella poblacional se aumentó, proponiendo que algunas poblaciones moderadamente fragmentadas podrían permitir la fijación de rearrreglos con un amplio rango de efectos en la fecundidad, y así algunos tipos cromosómicos transilenciosos podrían ser indistinguibles dados los niveles de heterozigosidad introducidos de S. grammicus. Por consiguiente se requerirá de bastante trabajo para aumentar la testabilidad, de muchas de las tesis de especiación cromosómica que se han propuesto hasta el momento.

D. Ectoparásitos.— La localidad del CICyTEC situada a los 3050 m (citotipo F6), presentó Hirstiella pelaezi sobre S. grammicus, y no se halló en las dos localidades restantes. A su vez, la localidad de Tlanepantla que se encuentra a los 1950 m (citotipo S), presentó Geckobiella texana, que no se encontró en las otras dos localidades.

De cualquier manera, estas dos especies de ácaros es muy probable que puedan vivir, en huéspedes de cualquier población del complejo referido, ya sea que fueran del taxon S. grammicus o de alguna otra especie filogenéticamente cercana puesto que no son muy estenoxenas. Se ha observado que H. pelaezi es muy frecuente y abundante en Sceloporus (Hoffmann, 1969), inclusive se ha colectado sobre Crotaphytus collaris. Con respecto a G. texana se ha podido coleccionar en Iouana, Phrynosoma y sobre todo en Sceloporus.

Las dos especies de ácaros mencionadas, viven como ectoparásitos sobre el huésped en cada una de las diferentes etapas de su ciclo de vida. Incluso en lagartijas que tenían dos semanas de muertas; se encontró G. texana, y también se ha observado que no hay una migración inmediata de estos ácaros, de las lagartijas muertas a las lagartijas vivas (Goodwin, 1954).

Por otra parte, la localidad tipo de H. pelaezi se encuentra localizada en México, D. F. a los 2200 m (Cunliffe, 1949), que es una altitud muy similar en la que se encontró G. texana en Tlanepantla Morelos, por tanto es probable que las poblaciones del huésped que ahora corresponden a S. grammicus, hayan estado y estén actualmente aisladas ecológicamente, de las poblaciones de la que ahora es la probable especie S. palaciosi (no parece haber un aislamiento fisiográfico de importancia entre las diversas poblaciones del complejo grammicus en estas localidades), y que este aislamiento haya promovido con el tiempo la divergencia evolutiva que se detecta actualmente en el iguánido, impidiendo a su vez la dispersión de G. texana y H. pelaezi, que como se mencionó anteriormente, son especies que desarrollan todo su ciclo de vida sobre el huésped, y dependen grandemente de éste para su dispersión, por tanto es probable que ese aislamiento les haya confinado a ciertos lugares, al menos en las localidades referidas a este estudio. Si esto es verdad, entonces el huésped podría estar sujeto a cambios evolutivos más determinados por el medio ambiente que a fenómenos estocásticos.

Por otro lado, es importante indicar que las condiciones fisiológicas y ecológicas son muy diferentes en México, D. F. en relación a Tlanepantla, Morelos, aunque las altitudes sean muy similares y quizá entonces otra alternativa sería que G. texana no pudiera desarrollar su ciclo de vida adecuadamente a los 3000 m en la Sierra de Tepoztlán, y a la inversa H. pelaezi no lo pudiera llevar a cabo a los 2000 m en esa misma sierra.

Naturalmente para aceptar cualquiera de estas dos posibilidades, o refutarlas ambas y proponer alguna otra alternativa, se requeriría de colectas más sistemáticas altitudinales y latitudinales de ectoparásitos en el complejo S. grammicus y también en otras

especies de Sceloporus pertenecientes a otros grupos de lacertilios. Algo muy interesante sería coleccionar ectoparásitos en las zonas de hibridación entre diferentes citotipos del complejo grammicus, como por ejemplo F6 XS y comparar los resultados con colecciones en poblaciones que presenten citotipos puros.

Por último, el ácaro Entrombicula alfreddugesi se presentó en las muestras de las tres localidades, lo cual era de esperarse debido a que es ampliamente eurixeno, y se ha encontrado sobre anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Los reptiles, especialmente las serpientes y las tortugas parecen ser los huéspedes naturales más importantes (Jenkins, 1949). E. alfreddugesi exclusivamente infecta a sus huéspedes en etapa larval, y se ha observado que las larvas pueden vivir en condiciones naturales sin un huésped animal por más de un mes. (Jenkins, 1948).

Por las características mencionadas anteriormente esta especie presenta una amplia distribución geográfica, y no depende tanto de relativamente pocos huéspedes para su distribución como sucede con G. texana y H. pelaezi.

CONCLUSIONES

En los resultados de esta investigación dentro del complejo S. grammicus, se encontró una correspondencia paralela entre el conjunto de datos morfológico, cariotípico y aloenzimático, en cuanto a diferenciación significativa de la muestra poblacional del CICyTEC, con respecto a las muestras de las otras dos localidades. Por tanto, la primera tesis propuesta inicialmente se ve refutada, puesto que es factible, en algunos casos, detectar diferencias interpoblacionales paralelas a diferentes niveles de organización, a través de los distintos parámetros utilizados, como en el presente trabajo.

Por otra parte, en cuanto a la segunda tesis propuesta relacionada con los ectoparásitos que infestan a S. grammicus, se observó que no necesariamente las diferentes poblaciones de ese huésped presentan las mismas especies de ectoparásitos. Aun estando las localidades relativamente cercas unas de otras, este tipo de huésped puede llegar a tener distintas especies de ectoparásitos, lo que nos podría probablemente aportar un indicio in directo de algún tipo de aislamiento entre las poblaciones de S. grammicus. Por tanto, también se refutó aunque parcialmente, la segunda tesis que se propuso originalmente, esto se debe a que una especie muy eurixena de ectoparásito, se registró en las tres poblaciones del huésped.

Por otro lado, una vez que se han detectado diferencias significativas interpoblacionales en S. grammicus, a través de diferentes parámetros, lo importante radicará en tratar de infe-

rir cuales han sido los mecanismos probables, que han promovido esa diferenciación partiendo de las evidencias empíricas disponibles. Y así mismo, determinar si esas diferencias registradas en la población del CICYTEC corresponden o no, a una sola unidad monofilética o al menos a una especie in statu nascendi.

En otros trabajos desarrollados en distintas localidades del complejo S. grammicus, la primera tesis propuesta si parece cumplirse. Es decir, se han detectado múltiples diferencias cariotípicas interpoblacionales (también intrapoblacionales), y al haber comparado aloenzimáticamente esas mismas poblaciones, se han registrado coeficientes de identidad genética elevados, lo que hace sospechar que existe un flujo genético amplio interpoblacional, que las mantiene dentro de una misma unidad taxonómica.

Esto último, ha llevado a considerar que probablemente se estén dando diversos cambios estocásticos a nivel cromosómico, sin que tengan ningún efecto en el plano de la adecuación. O sea, que tales modificaciones cromosómicas serían neutrales en los procesos de especiación. Si consideramos esta posibilidad, entonces no habría necesariamente una correspondencia paralela de cambios evolutivos que se están llevando a cabo a diferentes niveles de organización.

Los avances más recientes han mostrado algunas sorpresas dentro de citotipos de S. grammicus. Por ejemplo, las poblaciones S de elevación alta y baja que presentan la misma duplicación genética y son demasiado idénticas en los patrones aloenzimáticos, son muy divergentes en el ADN ribosomal.

Todo lo mencionado anteriormente, nos lleva a concluir que en el momento actual, no hay una forma satisfactoria de correlación

nar el cambio que está operando a distintos niveles, con respecto a los mecanismos probables de especiación en el complejo S. grammicus.

| Muestra | Morfología N | Cariotipos N | Electroforésis N | Ectoparásitos N (huésped) | Localidad y número de catálogo |
|---------|-----------------|-----------------|---------------------|------------------------------|---|
| 1 | 52 | 19 | 12 | 53 | Estado de Morelos: Municipio de Tlanepantla. 1 Km. N Tlanepantla, 1950 msnm. (H.G.E.009-015, I.B.H. 01946, H.G.E. 057-098, 0175-0185, CAP 1022-1029 (BYU38745), H.G.0231-0242). |
| 2 | 52 | 11 | 27 | 52 | Estado de Morelos: Municipio de Tlanepantla Km. 47 Felipe Neri, ca. Xochimilco-Oaxtepec, 2400 msnm. (H.G.E.039-056, 100-106, 124-150, 164-174, H.G. 0186-0212). |
| 3 | 49 | 13 | 18 | 37 | SE del Distrito Federal, limitando con los estados de México y Morelos cerca del CICyTEC, 8 Km. SW del Km 31 carretera Xochimilco-Oaxtepec, 3050 msnm. (H.G.E. 023-038, 107-111, CAP 1037-1048, H.G.E. 112-123, 151-163, H.G. 0213-0230). |

Tabla 1. Localidades y tamaños de muestras poblacionales para cada parámetro de este estudio en Sceloporus grammicus del norte de Morelos, México.

TABLA 2. Condiciones electroforéticas y de enzimas utilizadas en los estudios poblacionales del complejo *Sceloporus grammicus*. Nombres y números de la CI siguen al Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de Bioquímica (1984), los prefijos M- y S- indican loci mitocondrial y supernadante, respectivamente, y los símbolos de los tejidos son: R-riñón, H-hígado, y M-músculo esquelético.

| ENZIMA | Número de la Comisión de Enzimas | Locus | Tejido | Condiciones del Buffer 1 |
|-----------------------------------|----------------------------------|-----------------------|--------|--------------------------|
| Iditol deshidrogenasa | 1.1.1.14 | Iddh | H | A |
| L-lactato deshidrogenasa | 1.1.1.27 | Ldh-A | H | A |
| L-lactato deshidrogenasa | 1.1.1.27 | Ldh-B | H | A |
| Aconitato hidratasa | 4.2.1.3 | M-Acon-A | H | A |
| Fosfoglucomutasa | 5.4.2.2 | Pgm-A | H | A |
| Glicerol-3-Fosfato deshidrogenasa | 1.1.1.8 | G3pdh-B ¹ | H | A |
| Glicerol-3-Fosfato deshidrogenasa | 1.1.1.8 | G3pdh-B ² | H | A |
| Glucosa-Fosfato isomerasa | 5.3.1.9 | Gpi-A | H | B |
| Manosa-6-Fosfato isomerasa | 5.3.1.8 | Mpi-A | H | B |
| Glutamato deshidrogenasa | 1.4.1.2 | Gtdh-A | H | B |
| Aspartato aminotransferasa | 2.6.1.1 | S-Aat-A | H | C |
| Aspartato aminotransferasa | 2.6.1.1 | M-Aat-A | H | C |
| Superóxido dismutasa | 1.15.1.1 | M-Sod-A | H | C |
| Superóxido dismutasa | 1.15.1.1 | S-Sod-A ¹ | H | C |
| Superóxido dismutasa | 1.15.1.1 | S-Sod-A ² | H | C |
| Purina-Nucleosido fosforilasa | 2.4.2.1 | Pnp-A | H | C |
| Catalasa | 1.11.1.6 | Cat-A | H | D |
| Isocitrato deshidrogenasa | 1.1.1.42 | S-Icdh-A | H | D |
| Esterasas | ----- | Est-1-4 | H | E |
| Dipeptidasas | 3.4.13.11 | Pep (A,B,C,D, F,S) | H | E |
| Aminopeptidasa | 3.4.11.1 | Ap-A | H | E |
| α-D-glucosido glucohidrolasa | 3.2.1.20 | α-Gluc-A | R | A |

(Continúa Tabla 2)

| ENZIMA | Número de la Comisión de Enzimas | Locus | Tejido | Condiciones del Buffer 1 |
|----------------------------------|--|---------|--------|--------------------------------|
| Xantina deshidrogenasa | 1.1.1.204 | Xdh-A | R | A |
| Creatinina Kinasa | 2.7.3.2 | Ck-A | M | A |
| "Proteína General" | - - - - | Gp-1 | M | A |
| Fosfogluconato deshidrogenasa | 1.1.1.44 | Pgdh-A | M | A |
| Milato deshidrogenasa | 1.1.1.37 | S-Mdh-A | M | D |

IA: Tris-Citrato pH 8.0, 20 hrs. a 35 ma (Selander et al., 1971.); B: Fosfato-citrato pH 7.0, 20 hrs. a 35 ma (Selander et al., 1971); G: Borato Tris-verseno pH 8.0, 20 hrs. a 35 ma (Selander et al., 1971); D: Whitt - citrato pH. 8.0, 30 hrs a 75 ma (Whitt, 1970); E: Acido tris-hidroclórico pH 8.5, 8 hrs. a 250 V (Selander et al., 1971).

| VARIABLES | GL | | | SC | | | CM | | Fexp. | p |
|-----------|----|----|-----|---------|---------|---------|--------|-------|-------|--------|
| | EG | DG | TOT | EG | DG | TOT | EG | DG | EG | EG |
| LHC | 2 | 69 | 71 | 1056.81 | 5662.77 | 6719.59 | 528.40 | 82.06 | 6.43 | 0.002 |
| LC | 2 | 69 | 71 | 44.92 | 151.38 | 196.30 | 22.46 | 2.19 | 10.23 | 0.0001 |
| AC | 2 | 69 | 71 | 26.41 | 269.50 | 295.92 | 13.20 | 3.90 | 3.38 | 0.039 |
| LF | 2 | 69 | 71 | 38.44 | 276.94 | 315.38 | 19.22 | 4.01 | 4.78 | 0.011 |
| LT | 2 | 69 | 71 | 55.85 | 312.13 | 367.99 | 27.92 | 4.52 | 6.17 | 0.003 |
| DOR | 2 | 69 | 71 | 263.80 | 751.30 | 1015.11 | 131.90 | 10.88 | 12.11 | 0.000 |
| SPM | 2 | 69 | 71 | 9.76 | 85.88 | 95.65 | 4.88 | 1.24 | 3.92 | 0.024 |
| EM | 2 | 69 | 71 | 33.84 | 114.14 | 147.98 | 16.92 | 1.65 | 10.23 | 0.0001 |
| PF | 2 | 68 | 70 | 118.74 | 343.73 | 462.47 | 59.37 | 5.05 | 11.74 | 0.000 |
| EP | 2 | 69 | 71 | 7.13 | 40.85 | 47.98 | 3.56 | 0.59 | 6.023 | 0.003 |

TABLA 3. Análisis estadístico univariado (ANDEVA) de caracteres morfométricos y merísticos ($\sigma\sigma$) en tres muestras poblacionales de Sceloporus grammicus. Se tomaron en consideración exclusivamente las variables significativamente diferentes producto del ANDEVA.

CAUSAS: EG: entre grupos; DG: dentro de grupos; TOT: Total.

GL: grados de libertad; SC: suma de cuadrados; CM: cuadrados medios;
Fexp.: F experimental; p: probabilidad.

| VARIABLES | N | | | X | | | DS | | | ES | | | R | | | T Muestras signi- ficativamente diferentes. |
|-----------|----|----|----|-------|-------|-------|------|-------|------|------|------|------|-------------|-------------|-------------|--|
| | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | |
| LIIC | 24 | 20 | 28 | 60.71 | 61.75 | 53.37 | 9.10 | 10.93 | 7.42 | 1.85 | 2.44 | 1.40 | 46.25-78.35 | 46.00-77.30 | 40.20-67.00 | 3y1 y 2 |
| LC | 24 | 20 | 28 | 12.60 | 12.85 | 11.11 | 1.46 | 1.81 | 1.21 | 0.29 | 0.40 | 0.22 | 10.15-15.00 | 10.10-15.55 | 9.00-12.80 | 3y1 y 2 |
| AC | 24 | 20 | 28 | 11.16 | 11.64 | 10.20 | 2.14 | 2.32 | 1.50 | 0.43 | 0.52 | 0.28 | 8.60-15.20 | 8.00-15.30 | 7.20-12.25 | 3 y 2 |
| LF | 24 | 20 | 28 | 12.59 | 13.35 | 11.56 | 1.83 | 2.48 | 1.74 | 0.37 | 0.55 | 0.32 | 9.70-15.90 | 9.50-18.30 | 8.40-14.10 | 3 y 2 |
| LT | 24 | 20 | 28 | 12.45 | 12.43 | 10.64 | 2.27 | 2.34 | 1.81 | 0.46 | 0.52 | 0.34 | 9.75-16.40 | 8.60-16.10 | 7.80-13.30 | 3 y 1 y 2 |
| DoR | 24 | 20 | 28 | 74.87 | 73.00 | 70.39 | 3.94 | 2.75 | 3.03 | 0.80 | 0.61 | 0.57 | 68.00-85.00 | 68.00-79.00 | 65.00-75.00 | 3 y 1 y 2 |
| SPM | 24 | 20 | 28 | 10.16 | 10.85 | 11.00 | 1.00 | 1.49 | 0.86 | 0.20 | 0.33 | 0.16 | 8.00-12.00 | 9.00-14.00 | 10.00-12.00 | 3 y 1 |
| EM | 24 | 20 | 28 | 12.66 | 11.55 | 11.07 | 1.00 | 1.46 | 1.35 | 0.20 | 0.32 | 0.25 | 11.00-15.00 | 9.00-15.00 | 9.00-14.00 | 3 y 2 y 1 |
| PF | 23 | 20 | 28 | 32.65 | 32.10 | 29.78 | 2.22 | 2.44 | 2.11 | 0.46 | 0.54 | 0.39 | 29.00-38.00 | 28.00-37.00 | 26.00-34.00 | 3 y 1 y 2 |
| EP | 24 | 20 | 28 | 6.12 | 6.40 | 6.85 | 0.67 | 0.88 | 0.75 | 0.13 | 0.17 | 0.14 | 5.00-8.00 | 5.00-8.00 | 6.00-8.00 | 3 y 1 |

Tabla 4. Variación de caracteres morfométricos y merísticos (ϕ) en tres muestras poblacionales de Sceloporus grammicus, 1: Tlanepantla (2n= 31); 2: Felipe Neri (2n= 31) y 3: CICYTEC (2n= 33), se tomaron en consideración exclusivamente las variables significativas diferentes producto del ANDEVA.

N: número de ejemplares
 X: media;
 DS: desviación estandar;

ES: error estandar;
 R: rangos;
 1-2-3: poblaciones;

T: prueba de rango multiple
 de Tukey (p= 0.05).

| VARIABLES | GL | | | SC | | | CM | | Fexp | p |
|-----------|----|----|-----|-------|---------|---------|-------|-------|------|--------|
| | EG | DG | TOT | EG | DG | TOT | EG | DG | EG | EG |
| LC | 2 | 71 | 73 | 10.11 | 90.97 | 101.09 | 5.05 | 1.28 | 3.94 | 0.023 |
| AC | 2 | 71 | 73 | 14.79 | 134.52 | 149.31 | 7.39 | 1.89 | 3.90 | 0.024 |
| LF | 2 | 71 | 73 | 16.31 | 140.26 | 156.58 | 8.15 | 1.97 | 4.12 | 0.020 |
| ENC | 2 | 71 | 73 | 94.20 | 1011.75 | 1105.95 | 47.10 | 14.25 | 3.30 | 0.042 |
| SPM | 2 | 71 | 73 | 13.27 | 65.28 | 78.55 | 6.63 | 0.91 | 7.21 | 0.001 |
| ERIP | 2 | 71 | 73 | 37.19 | 134.65 | 171.85 | 18.59 | 1.89 | 9.8 | 0.0002 |
| ERF | 2 | 71 | 73 | 1.97 | 18.18 | 20.16 | 0.98 | 0.25 | 3.86 | 0.025 |

TABLA 5. Análisis de varianza (ANDEVA) de caracteres morfométricos y merísticos ($\varphi\varphi$) en tres muestras poblacionales de Sceloporus granmicus. Se tomaron en consideración exclusivamente las variables significativamente diferentes producto del ANDEVA.

CAUSAS: EG: entre grupos; DG: dentro de grupos; TOT: total

GL: grados de libertad; SC: suma de cuadrados; CM: cuadrados medios;

Fexp: F experimental; p: probabilidad.

Tabla 6. Variación de caracteres morfométricos y merísticos (♀♀) en tres muestras poblacionales de Scaloporus grammicus, 1: Tlanepantla; 2: Felipe Neri y 3: CIOyTEC. Se tomaron en consideración exclusivamente los caracteres significativamente diferentes producto del ANDEVA.

59

| Variables | N | | | \bar{X} | | | DS | | | ES | | | R | | | T Muestras sig nificativa- mente dif. |
|-----------|----|----|----|-----------|-------|-------|------|------|------|------|------|------|-------------|-------------|-------------|--|
| | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | |
| LC | 26 | 30 | 18 | 10.85 | 11.52 | 10.68 | 1.17 | 1.28 | 0.69 | 0.23 | 0.23 | 0.16 | 9.80-14.10 | 9.50-14.50 | 9.30-11.75 | 3 ≠ 2 |
| AC | 26 | 30 | 18 | 9.00 | 10.02 | 9.38 | 1.52 | 1.44 | 0.98 | 0.29 | 0.26 | 0.23 | 7.20-14.00 | 7.50-13.00 | 7.90-11.50 | 2 ≠ 1 |
| LP | 26 | 30 | 18 | 10.76 | 11.72 | 10.76 | 1.20 | 1.73 | 0.98 | 0.23 | 0.31 | 0.23 | 9.00-14.00 | 8.6 -15.10 | 9.15-12.40 | 2 ≠ 1 |
| EMC | 26 | 30 | 18 | 66.34 | 68.23 | 69.16 | 3.11 | 4.40 | 3.48 | 0.61 | 0.80 | 0.82 | 61.00-74.00 | 61.00-77.00 | 63.00-75.00 | 3 ≠ 1 |
| SPM | 26 | 30 | 18 | 9.80 | 10.46 | 10.88 | 0.98 | 0.86 | 1.07 | 0.19 | 0.15 | 0.25 | 8.00-12.00 | 9.00-12.00 | 9.00-13.00 | 2 y 3 ≠ 1 |
| ERIP | 26 | 30 | 18 | 12.57 | 13.26 | 14.44 | 1.13 | 1.28 | 1.78 | 0.22 | 0.23 | 0.42 | 10.00-14.00 | 11.00-16.00 | 11.00-17.00 | 3 ≠ 1 y 2 |
| ERF | 26 | 30 | 18 | 2.34 | 2.70 | 2.66 | 0.56 | 0.46 | 0.48 | 0.11 | 0.08 | 0.11 | 1.00- 3.00 | 2.00- 3.00 | 2.00- 3.00 | 2 ≠ 1 |

N: Número de ejemplares;

\bar{X} : media;

DS: desviación estandar;

ES: error estandar;

R: rangos;

1-2-3: poblaciones;

T: Prueba de rango múltiple de Tukey (p=0.05)

| Muestra poblacional | 1 | 2 |
|---------------------|-------------------|--------------------|
| 2 | 4.059 (0.0001) | — |
| 3 | 19.20 (0.0000) | 10.951 (0.0000) |

TABLA 7: Estadísticos de F y su significancia entre pares de muestras poblacionales en Sceloporus grammicus. Cada estadístico F tiene 10 y 141.0 grados de libertad. Muestras: 1: Tlanepantla; 2: Felipe Neri y 3: CICYTEC.

| Grupo actual | Número de casos | Predicción de los miembros del grupo | | |
|--------------|-----------------|--------------------------------------|-------------|-------------|
| | | 1 | 2 | 3 |
| Muestra 1 | 52 | 42 80.8% | 7 13.5% | 3 5.8% |
| Muestra 2 | 52 | 13 25.0% | 32 61.5% | 7 13.5% |
| Muestra 3 | 49 | 1 2.0% | 6 12.2% | 42 85.7% |

Tabla 8. Clasificación de resultados del análisis discriminante en tres muestras poblacionales de Sceloporus grammicus. *

* Porcentaje de casos "agrupados" correctamente clasificados: 75.82%
Muestras.- 1: Tlanepantla, 2: Felipe Neri y 3: CICYTEC.

Tabla 9. Frecuencias de electromorfos para 16 loci polimórficos en tres muestras del complejo Sceloporus grammicus del norte de Morelos, México. Los números correspondientes de las muestras y las localidades se encuentran en la Tabla 1 y Fig. 1.

| Locus | Electomorfo | 1 | 2 | 3 |
|----------------------|-------------|-------|-------|-------|
| Iddh | a | 1.000 | 0.957 | 0.147 |
| | b | - - | 0.022 | 0.853 |
| | c | - - | 0.022 | - - |
| Pgm-A | a | 0.917 | 0.704 | 0.528 |
| | b | 0.083 | 0.259 | 0.472 |
| | c | - - | 0.037 | - - |
| Grpdh-B ¹ | a | 1.000 | 1.000 | - - |
| | b | - - | - - | 1.000 |
| G3pdh-B ² | a | 0.950 | 1.000 | 1.000 |
| | b | 0.050 | - - | - - |
| Gpi-A | a | 1.000 | 0.981 | 1.000 |
| | b | - - | 0.019 | - - |
| Mpi-A | a | 1.000 | 1.000 | 0.944 |
| | b | - - | - - | 0.056 |
| Gtdh-A | a | 0.955 | 0.920 | 1.000 |
| | b | 0.045 | 0.080 | - - |
| S-Aat-A | a | 1.000 | 1.000 | - - |
| | b | - - | - - | 1.000 |

(continúa Tabla 9)

| Locus | Electromorfo | 1 | 2 | 3 |
|----------------------|--------------|-------|-------|-------|
| M-Aat-A | a | 1.000 | 0.981 | 1.000 |
| | b | - - | 0.019 | - - |
| S-Sod-A ¹ | a | 1.000 | 1.000 | 0.083 |
| | b | - - | - - | 0.917 |
| S-Sod-A ² | a | 1.000 | 0.981 | - - |
| | b | - - | 0.019 | 1.000 |
| Pnp-A | a | 0.458 | 0.860 | 0.417 |
| | b | 0.542 | 0.140 | 0.583 |
| Cat-A | a | 1.000 | 1.000 | 0.676 |
| | b | - - | - - | 0.324 |
| Est-1 | a | 1.000 | 0.944 | 0.389 |
| | b | - - | 0.056 | 0.611 |
| α -Gluc - A | a | 0.875 | 0.783 | 0.909 |
| | b | 0.125 | 0.217 | 0.091 |
| Xdh-A | a | 1.000 | 0.962 | 0.813 |
| | b | - - | 0.038 | 0.188 |

| | 1 | 2 | 3 |
|---|------------------|------------------|------------------|
| No. promedio de "alelos" por locus (+ES) | 1.2 (0.1) | 1.4 (0.1) | 1.3 (0.1) |
| % de loci polimórficos* | 12.1 | 15.2 | 27.3 |
| Promedio de heterozigosidad** | 0.036 (0.020) | 0.047 (0.017) | 0.074 (0.028) |

Tabla 10. Variabilidad genética en 33 loci de tres muestras del complejo Sceloporus grammicus en el norte de Morelos, México. Los números correspondientes de las muestras y las localidades se encuentran en la Tabla 1 y Fig. 1.

* Criterio de 0.95

** Promedio de heterozigosidad por locus por conteo directo.

Tabla 11. Valores de contingencia de χ^2 para todos los loci, mostrando la frecuencia significativa de heterogeneidad de los alelos a través de las tres muestras de Sceloporus grammicus, GL= grados de libertad.

| Locus | No. de alelos | GL | χ^2 |
|----------------------|---------------|----|------------|
| Iddh | 3 | 4 | 79.28 +++ |
| Pgm-A | 3 | 4 | 13.22 ++ |
| G3pdh-B ¹ | 2 | 2 | 108.00 +++ |
| G3pdh-B ² | 2 | 2 | 4.44 ns |
| Gpi-A | 2 | 2 | 1.12 ns |
| Mpi-A | 2 | 2 | 4.41 ns |
| Gtdh-A | 2 | 2 | 2.27 ns |
| S-Aat-A | 2 | 2 | 114.00 +++ |
| M-Aat-A | 2 | 2 | 1.21 ns |
| S-Gnd-A ¹ | 2 | 2 | 100.63 +++ |
| B-Gnd-A ² | 2 | 2 | 109.52 +++ |
| Pnp-A | 2 | 2 | 21.34 +++ |
| Cat-A | 2 | 2 | 27.98 +++ |
| Est-1 | 2 | 2 | 46.31 +++ |
| α -Gluc-A | 2 | 2 | 1.96 ns |
| Xdh-A | 2 | 2 | 6.55 + |

+ = $P < .05$

++ = $P < .01$

+++ = $P < .001$

ns = no es significativo.

Tabla 12. Comparaciones a manera de pares de dos distancias genéticas estimadas (Nei 1978, arriba de la diagonal, y Hillis 1984, abajo de la diagonal) para las tres muestras de Sceloporus grammicus empleadas en este estudio.

| Localidad | 1 | 2 | 3 |
|---------------|-------|-------|-------|
| 1 Tlaxiapa | - - | 0.006 | 0.182 |
| 2 Felino Neri | 0.007 | - - | 0.182 |
| 3 CICyTEG | 0.182 | 0.184 | - - |

Tabla 13. Loci que muestran una desviación significativa de las expectativas de cruza-azarosa en tres muestras de *Sceloporus grammicus* del norte de Morelos, México. Las localidades están señaladas en la Fig. 1, GL = grados de libertad.

| Localidad | Locus | Genotipo | Frecuencia observada | Frecuenc. esperada | χ^2 | GL | P |
|-----------|------------------|----------|----------------------|--------------------|----------|----|-------|
| 2 | Pgm-A | AA | 14 | 13.264 | 53.069 | 3 | 0.000 |
| | | AB | 10 | 10.038 | | | |
| | | AC | 0 | 1.434 | | | |
| | | BB | 2 | 1.717 | | | |
| | | BC | 0 | 0.528 | | | |
| | | CC | 1 | 0.019 | | | |
| 3 | Cat-A | AA | 10 | 7.667 | 6.817 | 1 | 0.009 |
| | | AB | 3 | 7.667 | | | |
| | | BB | 4 | 1.667 | | | |
| 3 | Est-1 | AA | 5 | 2.600 | 5.706 | 1 | 0.017 |
| | | AB | 4 | 8.800 | | | |
| | | BB | 9 | 6.600 | | | |
| 3 | α -Gluc-A | AA | 10 | 9.048 | 21.053 | 1 | 0.000 |
| | | AB | 0 | 1.905 | | | |
| | | BB | 1 | 0.048 | | | |

Tabla 14. Sumario de los estadísticos F calculados para todos los loci polimórficos a través de las muestras de Sceloporus grammicus utilizadas en esta investigación.

| Locus | FIS | FIT | FST |
|----------------------|---------|--------|-------|
| Iddh | -0.138 | 0.700 | 0.736 |
| Pgm-A | 0.149 | 0.253 | 0.123 |
| G3pdh-B ¹ | - - - - | 1.000 | 1.000 |
| G3pdh-B ² | -0.053 | -0.017 | 0.034 |
| Gpi-A | -0.019 | -0.006 | 0.012 |
| Mpi-A | -0.059 | -0.019 | 0.038 |
| Gtdh-A | -0.072 | -0.044 | 0.027 |
| S-Aat-A | - - - - | 1.000 | 1.000 |
| M-Aat-A | -0.019 | -0.006 | 0.012 |
| S-Aad-A ¹ | -0.091 | 0.869 | 0.880 |
| S-Aad-A ² | -0.019 | 0.972 | 0.973 |
| Pnp-A | -0.296 | -0.084 | 0.164 |
| Cat-A | 0.597 | 0.694 | 0.242 |
| Est-1 | 0.726 | 0.679 | 0.440 |
| es-6luc-A | 0.175 | 0.154 | 0.023 |
| Xdh-A | -0.194 | 0.091 | 0.094 |
| Media | - 0.050 | 0.586 | 0.565 |

Tabla 15. Especies de ácaros encontradas en tres muestras de Sceloporus grammicus del norte de Morelos, México. Las localidades se encuentran en la Tabla 1 y Fig. 1.

| Población | Familia | Especie estado de desarrollo |
|-----------|------------------|--|
| 1 | Pterygosomatidae | <u>Geckobiella texana</u> Larval y adulto |
| | Trombiculidae | <u>Eutrombicula alfreddugesi</u> larval |
| 2 | Trombiculidae | <u>Eutrombicula alfreddugesi</u> larval |
| 3 | Pterygosomatidae | <u>Hirstiella pelaezi</u> larval |
| | Trombiculidae | <u>Eutrombicula alfreddugesi</u> larval |

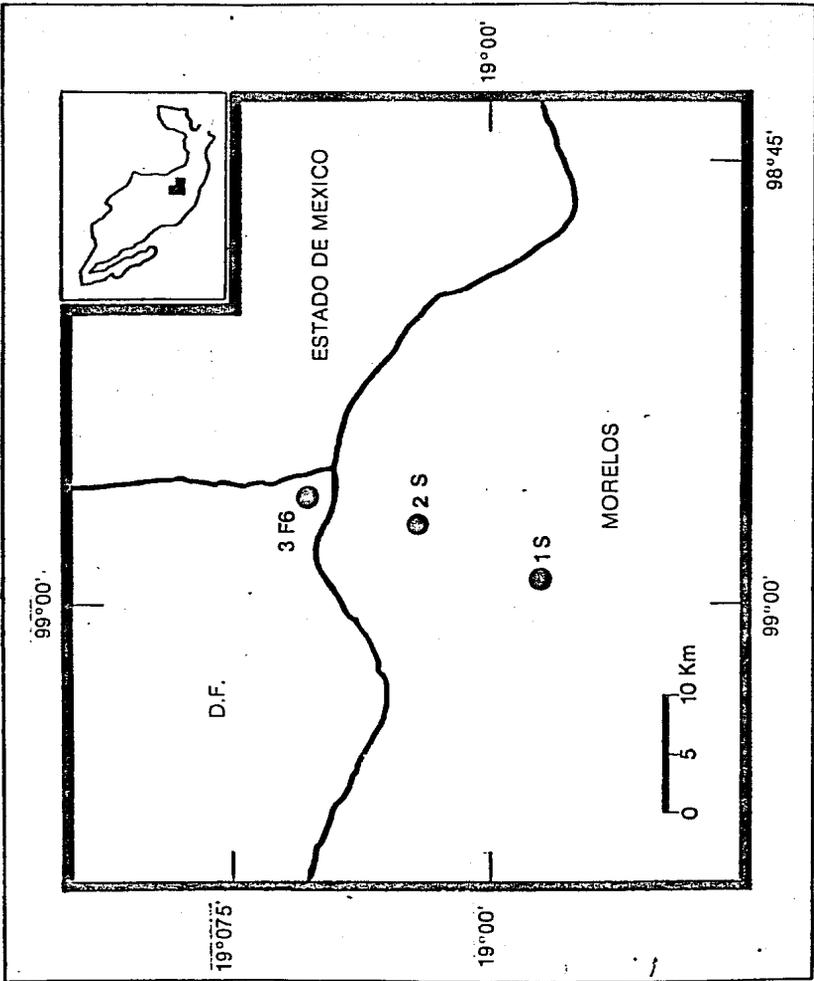
Tabla 16. Clasificación de modos de especiación cromosómica y algunos parámetros genético poblacionales posibles esperados para cada uno. Esta clasificación es expandida por Sites (1986) de la de Templeton (1980a), y pudiera ser una función tanto de la estructura poblacional presente como de los niveles de variabilidad en la población ancestral (Templeton et al., 1981.).

| Modelo o clase de modelos | Rearreglo desventajoso único (U) ó múltiple (M) | Demos aislados pequeños | Fuente de barrera al flujo genético | Parámetros genéticos poblacionales | | | |
|---|---|-------------------------|---|------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | | | | D | FST | H | A |
| 1. Estasiatrónico (White, 1968) | U | Si | No-disyunción o mala segregación de la primera anafase en meiosis | grande | alto | moderado a baja | moderado a bajo |
| 2. Proceso en cadena/cascada (White, 1978) (Hall, 1983) | M | Si | No-disyunción o mala segregación de la primera anafase en meiosis. | grande | alto | baja | bajo |
| 3. Invasivo/alopatría cromosómica primaria. (King, 1981) (White, 1982). | U | Si | No-disyunción o mala segregación de la primera anafase en meiosis | grande | alto | baja | bajo |
| 4. Familia fundadora (Hedrick, 1984) | U | Si | No-disyunción o mala segregación de la primera anafase en meiosis | grande | alto | baja | bajo |
| 5. Fusión céntrica monobraquial (Capanna, 1982) (Baker y Bickham, 1986) | puede ser aproximadamente neutral. | No | No-disyunción o mala segregación de la primera anafase en meiosis | moderada a pequeña | moderado a bajo | moderada a alta | moderado a alto |
| 6. Coadaptación (Shaw y Coates, 1983) | Rearreglos únicos redistribuidos en los quiasmas de heterocariotipos bivalentes | No | Disrupción de grupos ligados y coadaptados en la progenia de F ₁ debido a la recombinación | moderada a pequeña | moderado a bajo | moderada a alta | moderado a alto |

1 D = distancia genética promedio sobre todos los demos, FST = índice de fijación promedio, H = heteroziguidad promedio por locus, y A = número promedio de alelos por locus.

Fig. 1. Mapa de la región central de México mostrando las tres localidades de colecta para Sceloporus grammicus. La localidad 1 se encuentra localizada a los 1950 m.s.n.m., la localidad 2 a 2400 m.s.n.m. y la localidad 3 a 3050 m.s.n.m. Las localidades son dadas en la Tabla 1.

Los citotipos S($2n = 31 \sigma$, 32♀) o F6($2n = 33 \sigma$, 34♀), están indicados adelante de cada número de localidad.



ANÁLISIS DE MUESTRA DE UN GRUPO A GRUPO C. (T. 0.02)

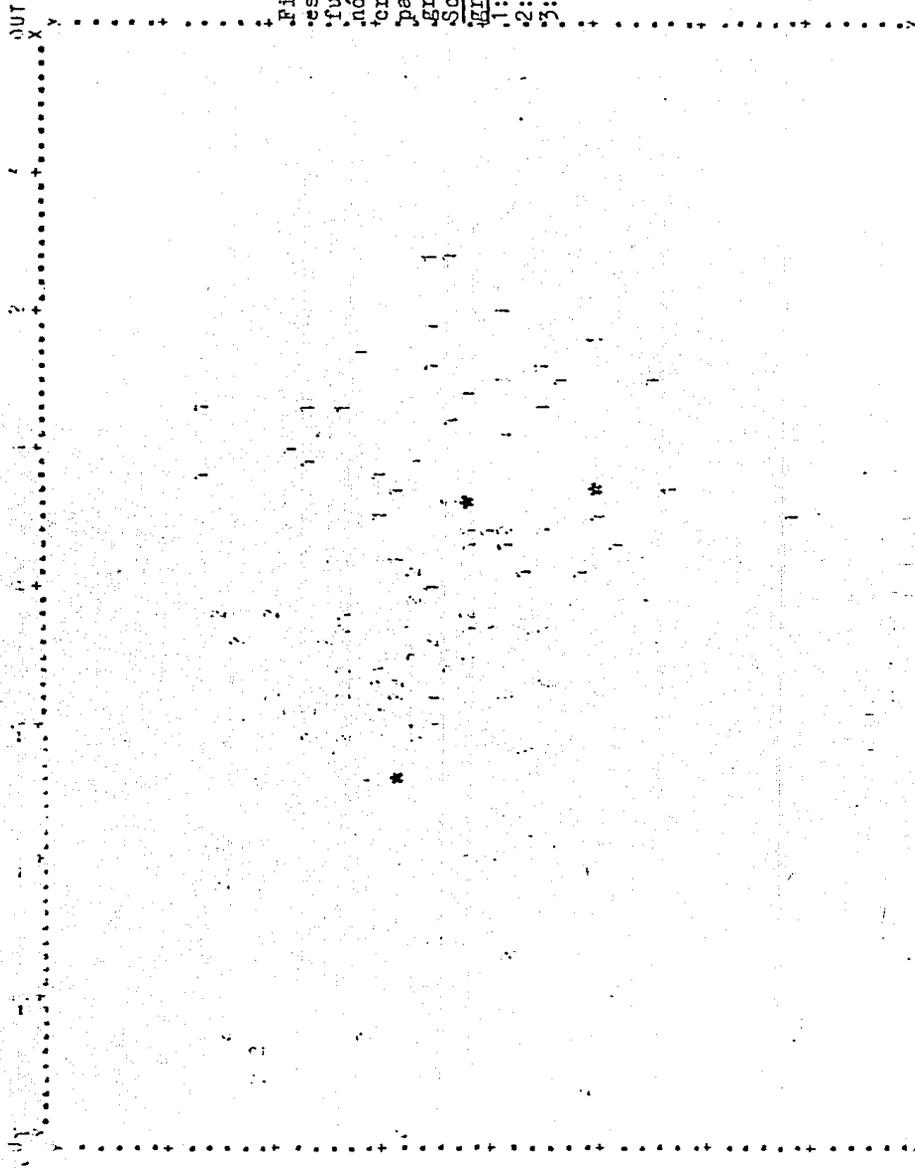


Fig. 3. Gráfico
 esparcido con
 funciones ca-
 rónicas dis-
 criminantes
 para todos los
 grupos de
 Sceloporus
 grammicus.
 1: Tlanepantla,
 2: Felipe Neri
 3: CICYTEC.

Fig. 4. Diagrama modificado de Dice-Lereas representando variación geográfica entre 3 muestras de Sceloporus grammicus de ♂♂ en las siguientes variables: Longitud hocico-cloaca (LHC); Longitud de la cabeza (LC); Longitud tibial (LT); escamas dorsales (DDR) y poros femorales (PF). En cada gráfica las líneas vertical y horizontal representan la media de la muestra y el rango, respectivamente; las barras abiertas y cerradas representan una la desviación estandar y la otra el error estandar, respectivamente.

La columna de los números de la derecha en todas las gráficas representa el citotipo conocido para cada muestra, mientras que el par de números a la izquierda o a la derecha de cada barra representa la localidad de la muestra (Fig. 1) y el tamaño de la muestra, respectivamente. En todas estas gráficas se tomó en consideración la muestra poblacional 3 que es significativamente diferente $p < 0.05$ de las muestras 1 y 2 (Ver Tabla 4).

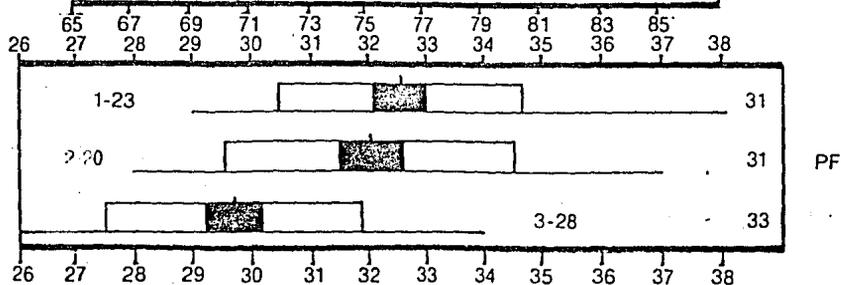
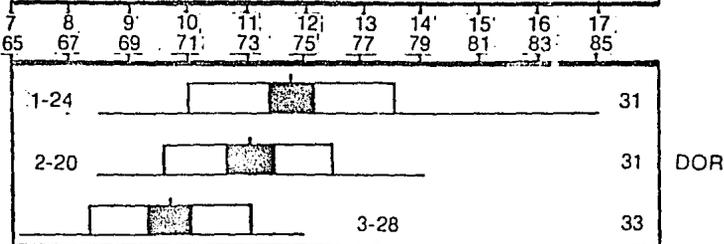
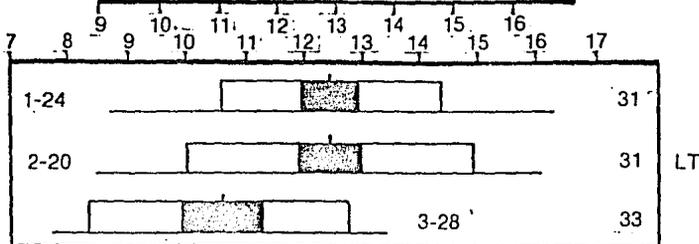
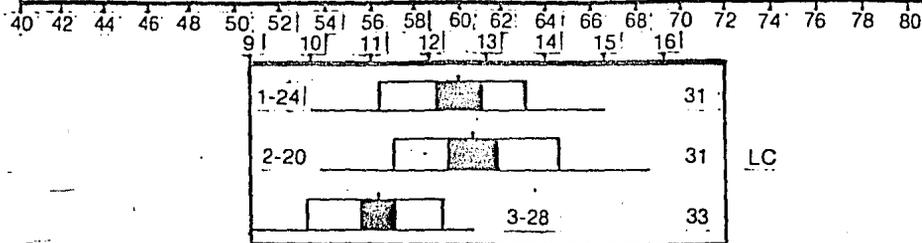
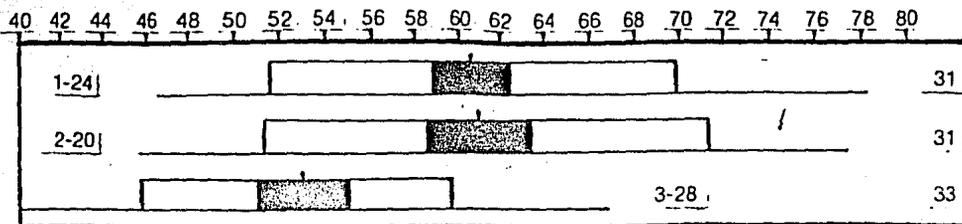




Fig. 5. Condición normal en el citotipo $2n=32$ (S) en Sceloporus grammicus. Se puede apreciar el cariotipo de un macho normal ($2n = 31$, BYU - 38745). La diacinesis se encuentra a la derecha. La barra representa $10 \mu\text{m}$.

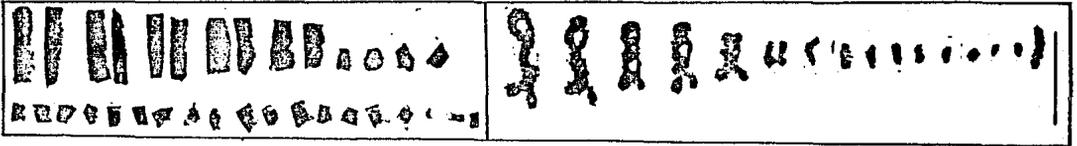
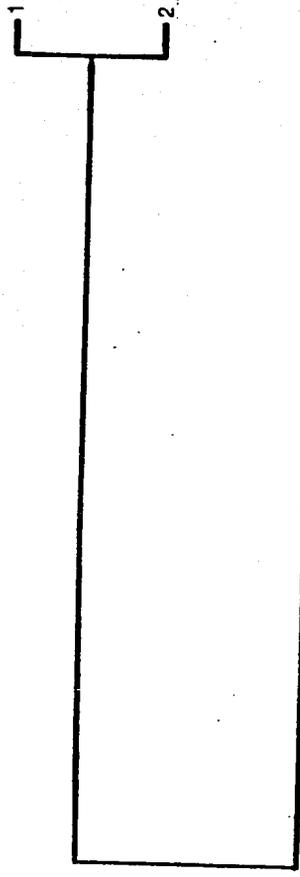


Fig. 6. Condición normal en el citotipo $2n=34$ (F6) en Sceloporus grammicus. Se puede apreciar un macho normal ($2n=33$), CAP1038 (LH18). La diacinesis se sitúa a la derecha. La barra representa $10 \mu\text{m}$.

Fig. 7. Dendograma basado en los valores de distancia genética de Nei (1978) para 3 muestras de Sceloporus grammicus. Los números de la derecha corresponden a las localidades en la Fig. 1 y la Tabla 1; el cluster análisis se efectuó por el algoritmo UPGMA de Sneath y Sokal (1973), y el valor de correlación cofenética es de 1.000.



LITERATURA CITADA

- AYALA, F.J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. Evol. Biol. 8: 1-78.
- BAKER, R.J. 1979. Karyology, p. 117-156. In: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part. III R.J. Baker, J.K. Jones, Jr., y D.C. Carter (eds.) Spec. Pub. Mus. Texas Tech Univ. 16.
- _____, W.R. Atchley y V.R. Mc. Daniel. 1972. Karyology and morphometrics of Peter's tent-making bat Uroderma bilobatum Peters (Chiroptera: Phyllostomatidae). Syst. Zool. 21:414-429.
- _____, M.W. Haiduk, L.W. Robbins, A. Cadena y B.F. Koop. 1982. Chromosomal studies of South American bats and their systematic implications. Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecol., 6: 303-327.
- _____ y J.W. Bickham. 1986. Speciation by monobrachial centric fusions. Proc. Nat. Acad. Sci. (en revisión).
- BICKHAM, J.W. 1984. Patterns and modes of chromosomal evolution in reptiles. Pags. 13-40 in Chromosomes in evolution of eukaryotic groups. Volumen II (A.K. Sharma y Sharma, eds.) CRC Press, Boca Raton, Florida.
- BUSH, G.L. 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus Rhagoletis (Diptera) Evolution, 23: 237-251.
- _____. 1974. The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae), pp. 3-23 In M.S.D. White (ed.) Genetic Mechanisms of Speciation in Insects, Sydney, Australia.
- _____. 1975a. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 339-364.
- _____. 1975b. Sympatric Speciation in phytophagous parasitic insects, pp. 187-206. In P.W. Price (ed.), Evolutionary Strategies of Parasitic Insects. London, Plenum.
- _____. 1981. Stasipatric speciation and rapid evolution in animals. pp. 201-218. In Evolution and Speciation, Essays in honor of M.J.D. White, (W.R. Atchley y D. Woodruff, eds.) Cambridge Univ. Press, London.

- _____, et al. 1977. Rapid speciation and Chromosomal evolution in mammals. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 74: 3942-3946.
- CAPANZA, E. 1982. Robertsonian numerical variation in animal speciations: Mus musculus an emblematic model. In: Mechanisms of Speciation. C. Barigozzi (ed.) A.R. Liss, Inc., N.Y.
- CASAS, A.G., C.J. McCoy. 1979. Anfibios y Reptiles de México, LIMUSA, México.
- COLE, C.S. 1970. Karyotypes and evolution of the spinosus group of lizards in the genus Sceloporus. Amerc. Mus. Nov. No. No. 2431: 1-47.
- _____. 1972. Syst. Zool. 21: 357, 363.
- _____. 1977. Copeia. pp. 53-59.
- _____, C.R. Leavens, 1971. Chromosome preparations of amphibians and reptiles: improved technique. Herpetol. Rev. 3: 102.
- GUNLIFFE, F. 1949. Hirstiella pelaezi, a new lizard parasite from Mexico. Proc. Ent. Soc. Wash., 51(1): 25-26.
- DAVIDSON, J.A. 1958. A new species of lizard mite and a generic key to the family Pterygosomidae (Acarina: Anystoidea). Proc. Ent. Soc. Wash., 60(2): 75-79.
- DOBZHANSKY, T. 1937. Genetics and the Origin of Species. New York, Columbia Univ. Press.
- EHRlich, P.R., y P.H. RAVEN, 1969. Differentiation of populations Science, 165: 1228-1232.
- ENDLER, S.A. 1973. Gene Flow and population differentiation. Science, 179: 243-250.
- FAIN, A. 1975. Ancienneté et spécificité-des Acariens parasites Evolution parallèle Hôte-Parasite. Acarologia. XVII (3): 369-374.
- GHISELIN, M.T. 1974. The Economy of Nature and the Evolution of Sex. Berkeley, Univ. of Calif. Press, 346 pp.
- GOODWIK, M.H. Jr. 1954. Observations on the biology of the lizard mite Geckobiella texana (Banks) 1904 (Acarina: Pterygosomidae). J. Parasit. 40(1): 54-59.
- GUILLETTE, L.J. y A.G. Casas. 1980. Fall Reproductive Activity in the High Altitude Mexican Lizard Sceloporus grammicus Microlepidotus. Jour. Herpetology 15(2): 143-147.

- GARCIA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Inst. de Geología. UNAM. México.
- HALL, W.P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation, and evolution of the iguanid lizard genus Sceloporus. Ph. D. dissertation, Harvard University, 193 pp.
- _____. 1980. Chromosomes, speciation and evolution of Mexican iguanid lizards. Nat. Geog. Soc. Res. Rep. 12: 309-329.
- _____. 1983. Modes of speciation and evolution in the sceloporine iguanid lizards. I. Epistemology of the comparative approach and introduction to the problem, pp. 643-679. In A.G. Rhodin y K. Miyata (eds.), Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Mus. Comp. Zool. Harvard, Cambridge, MA.
- _____, y R.K. Selander, 1973. Hybridization of karyotypically differentiated population in the Sceloporus grammicus complex (Iguanidae). Evolution. 27: 226-242.
- HARRIS, H. y D.A. Hopkinson. 1976. Handbook of Enzyme Electrophoresis in Human Genetics. North-Holland, Amsterdam, Neth.
- HARTL, D. 1980. Principles of Population Genetics. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- HEDRICK, P.W. 1981. The establishment of chromosomal variants. Evolution 35: 322-332.
- _____, y D.A. LEVIN, 1984. Kin-founding and the fixation of chromosomal variants. Am. Nat. 124: 789-797.
- HILLIS, D. 1984. Misuse and modification of Nei's genetic distance. Syst. Zool. 33: 238-240.
- HOFFMANN, A. 1969. Acaros Parásitos de Batracios y Reptiles en México. Rev. Lat. Am. Microb. Parasit. II: 209-216.
- HULL, D.L. 1976. Are species really individuals? Syst. Zool., 25: 174-191.
- HUXLEY, J.S., (ED.) 1940. The New Systematics. Oxford, Clarendon Press.
- _____. 1942. Evolution, The Modern Synthesis. London Allen and Unwin.
- JENKINS, D.W. 1948. Trombiculid mites affecting man I. Bionomics with reference to epidemiology in the United States. Am. J. Hyg. 48(1): 22-35.

- _____. 1947. The Ecology and Laboratory Rearing of Chiggers Affecting man in the United States (Acarina, Trombiculidae). Reprinted from Abstracts of Ph. D. dissertation, Ohio State University, No. 56.
- _____. 1949. Trombiculid mites affecting man IV. Revision of Eutrombicula in the American Hemisphere. Ann. Entom. Soc. Am., XLII(3): 289-318.
- KING, M. 1981. Chromosome change and speciation in lizards pp. 262-285. In: Evolution and Speciation. Essays in honor of M.J.D. White. (W.R. Atchley y D. Woodruff eds.) Cambridge Univ. Press. London.
- _____. 1984. Karyotypic evolution in Gehyra (Gekkonidae: Reptilia). IV. Chromosome change and speciation. Genetica 64: pp.101-114.
- KUHN, T.S. 1962. The Structure of Scientific Revolutions. Chicago, University of Chicago, Press, 173 pp.
- LANDE, R. 1979. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangements. Evolution 33: 234-251.
- _____. 1985. The fixation of chromosomal rearrangements in a subdivided population with local colonization and extinction. Heredity 54: 323-332.
- LANE, J.E. 1954. A. redescription of the american lizard mite, Geckobiella texana (Banks), 1904, with notes on systematics of the species (Acarina: Pterygosomidae). J. Parasit., 40(1): 93-99.
- LARA, G.G. 1983. Two new species of the lizard genus Sceloporus (reptilia: sauria: iguanidae) from the Ajusco and Occidental Sierras, México, Bull. Maryland Herp. Soc. 19 (1) 1-14.
- LEVENE, H. 1949. On a matching problem arising in genetics. Ann. Math. Stat. 20: 91-94.
- LICHT, P. 1967. Environmental control of annual testicular cycles in the Anolis carolinensis. Jour. Exp. Zool. 166: 243-253.
- _____. 1971. Regulation of the annual testis cycle by photo period and temperature in the lizard Anolis carolinensis. Ecology 52: 240-252.
- _____. 1972. Environmental physiology of reptilian breeding cycles: role of temperature. Gen. Comp. Endocrinol. Suppl. 3: 447-488.

- _____. 1973. Influence of temperature and photoperiod on the ovarian cycle in the lizard Anolis carolinensis. COPEIA 1973: 465-472.
- MARTIN, P.S. 1958. A. Biogeography of reptiles and amphibians in the Gómez Farías region, Tamaulipas, México. Misc. Pub. Mus. Zool., Univ. Michinan, (101): 1-102.
- MAYR, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. New York, Columbia, Univ. Press, 334 pp.
- _____. 1954. Change in genetic environment and evolution. pp. 157-180, In: J. Huxley (ed.), Evolution as a Process. Harvard Univ. Press, Cambridge, M.A.
- _____. 1970. Populations Species and Evolution. Cambridge, Harvard Belknap Press, 797 pp.
- MOORE, R.T. 1945. The Transverse Volcanic Biotic Province of Central Mexico and its relationship to adjacent provinces. Trans. San Diego Soc. of Nat. Hist. X(12): 217-236.
- MURPHY, R.W. y C.B. CRABTREE. 1985. Evolutionary aspects of isozyme patterns, number of loci, and tissue-specific gene expression in the prairie rattlesnake, Crotalus viridis viridis. Herpetologica. 41: 451-470.
- MURRAY, J. 1972. Genetic Diversity and Natural Selection. Edinburgh, Oliver and Boyd, 128 pp.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. Am. Nat. 106:283-292.
- _____. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.
- NEVO, E., A. BEILES, Y R. BEN-SHLOMO. 1984. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic, and life history correlates. Lecture notes in Biomathematics, Vol. 53: 13-213.
- NIE, N.H. et al. 1975. Statistical Package for the Social Sciences. Mc. Graw-Hill, 276-466 pp.
- Nomenclature Committee of International Union of Biochemistry, 1984. Enzyme Nomenclature 1984. Academic Press, N.Y.
- PATTON, J.L. y J.H. FEDER, 1981. Microspatial genetic heterogeneity in pocket gophers: non-random breeding and drift. Evolution 35: 902-920.

- PORTER, Y. J.W. SITES, JR. 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. Cytogenet. Cell. Genet. 39: 250-257.
- _____, y _____ 1986. Evolution of the Sceloporus grammicus complex (Sauria: Iguanidae) in Central Mexico: Population cytogenetics. Syst. Zool. 35: 334-358.
- RZEDOWSKI, J. y RZEDOWSKI. 1979. Flora Fanerogámica del Valle de México. CECSA. V.I. México.
- _____. 1981. Vegetación de México. Limusa, México 432 p.
- ROGERS, J.S. 1972. Measure of genetic similarity and genetic distance. Univ. Texas Publ. 7213: 145-153.
- SARH, 1979. Comisión técnico-consultiva para la determinación regional de los coeficientes de agostadero, México, Morelos y D. F. 162 pp.
- SELANDER, R.K., M.H. SMITH, S.V. YANG, W.E. JOHNSON, Y G.B. GENTRY. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus I: Variation in the old-field mouse (Peromyscus polionotus). Univ. Texas Publ. Genet. 7103:49-90.
- SHAW, D.F. y D.J. COATES. 1983. Chromosomal variation and the concept of the coadapted genome a direct cytological assessment. In: Kew Chromosome Conference. P.E. Brandham and M.D. Bennett (eds.). G. Allen and Unwin, London.
- SIMPSON, G.G. 1944. Tempo and mode in Evolution. New York, Columbia Univ. Press.
- SITES, J.W. Jr. 1980. Chromosomal, Allozyme and morphological variation in a selected portion of the Sceloporus grammicus complex Ph. D. dissertation, Texas A & M University, 121 pp.
- _____. 1982. Morphological Variation Within and among three Chromosome Races of Sceloporus grammicus (Sauria: Iguanidae) in the North-Central Part of its Range. COPEIA. 4:920-941.
- _____. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus I. Chromosome polymorphism. Evolution. 37(1) 38-53.
- _____, y GRENNBAUM, I.F. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. II. Allozyme Variation Evolution. 37(1): 54-65.
- _____. 1986. Contribución al estudio de lagartijas del grupo Sceloporus grammicus en la zona central de México. In: Memorias del IV Curso y Simposio Internacional sobre Biología de la Contaminación. ENEP I - UNAM, UPN y SEDUE, pp. 43-144.

- _____, y R.K. CHESSER. 1986. Computer simulation studies on some genetic correlates of populations fixing new chromosomal rearrangements. Am. Nat. (en preparación).
- _____, y C. MDRITZ, 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited. Syst. Zool. (en revisión).
- _____, y J.L. CAMARILLO, A. GONZALEZ, F. MENDOZA y G. LARA. 1987a. Allozyme variation and population genetic structure in some central Mexico populations of the Sceloporus grammicus complex (Sauria, Iguanidae). Copeia. (in review).
- _____, y P. THOMPSON, C.A. PORTER. 1987b. Cascading chromosomal speciation in lizards: a second look. In: Commemorative Issue of Pacific Science in honor of H.L. Carson W.W. Anderson, L.V. Giddings, y K.Y. Kaneshiro, eds. (accepted).
- SMITH, H.M. 1939. The Mexican and Central American lizards of the genus Sceloporus Zool. Ser. Field. Mus. Nat. Hist. 26: 1-397.
- _____. 1946. Handbook of lizards. Cornell Univ. Press., Comstock Pub. Co. New York. 557 pp.
- _____, y L.E. LAUFE. 1945. Mexican amphibians and reptiles in the Texas Cooperative Wildlife Collections. Trans. Kansas Ac. Sci. 48: 325-354.
- _____, y R.B. SMITH. 1976a. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. III. Source analysis and index for Mexican Reptiles. John Johnson, North Bennington, Vt.
- _____. 1976b. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. IV. Source analysis and index for Mexican amphibians. John Johnson, North Bennington, Vt.
- SNEATH, P.H.A. y R.R. SOKAL. 1973. Numerical Taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco, C.A.
- SWOFFORD, D.L. y R.B. SELANDER. 1981. BIDSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics, J. Hered. 72: 281-283.
- TEMPLETON, A.R. 1979. The unit of Selection in Drosophila mercatorum II. Genetic revolution and the origin of coadapted genomes in parthenogenetic strains. Genetics 92: 1265-1282.
- _____. 1980a. Modes of Speciation and inferences based on genetic distances. Evolution 34: 719-729.
- _____. 1980b. The theory of speciation via the founder principle. Genetics 94: 1011-1038.

- _____. 1981. Mechanisms of speciation: a population genetic approach. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12:23-48.
- _____. 1982. Genetic architectures of speciation pp. 105-121. In: C. Barigozzi (ed.), Mechanism of Speciation. A.R. Liss, N.Y.
- _____, y R. DE SALLE, V. WALBOT. 1981. Speciation and inferences on rates of molecular evolution from genetic distances. Heredity, 47: 439-442.
- THOMPSON, P. Y J.W. SITES, Jr. 1986. Comparison of population structure in chromosomally polytypic and monotypic species of Sceloporus (Sauria: Iguanidae) in relation to chromosomally mediated speciation. Evolution. 40: 303-314.
- TODD, N.B. 1970. Karyotypic fissioning and canid phylogeny. J. Theor. Biol. 26: 445-480.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN, P.H. 1966. Evolutionary problems of mite host specificity and its relevance to studies on Galapagos International Sci. Project. Univ. of Cal. Berkley, January-March.
- WALLACE, R. 1959. Influence of genetic systems on geographic distribution. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 24: 193-204.
- WATT, W.B. 1985. Bioenergetic and evolutionary genetics: oportunities for new synthesis. Am. Nat. 125: 118-143.
- WEEB, R.G. 1969. Variation, status and relationships of the iguanid lizard Sceloporus shannonorum. Herpetologica 25: 300-307.
- WHITE, M.J.D. 1968. Models of speciation. Science. 159: 1065-1070.
- _____. 1978a. Modes of Speciation. San Francisco W.H. Freeman and Co., 455 pp.
- _____. 1978b. Chain processes in chromosomal speciation. Syst. Zool., 27: 285-298.
- _____. 1982. Chromosomes, rectangularity, and speciation. In: Mechanisms of Speciation (Barigozzi ed.) A.R. Liss, Inc., N.Y.
- _____, y H.L. CARSON, J. CHENEY, 1964. Chromosomal races in the Australian grasshopper Moraba viatica in a zone of geographic overlap. Evolution. 18: 417-429.
- _____, y R.E. BLACKITH, R.M. BLACKITH, J. CHENEY, 1967. Cytogenetics of the viatica group of morabine grasshoppers. I. The "coastal" species. Australian J. Zool. 15: 2 63-302.

- _____, y K.H.L. KEY, M. ANDRE, J. CHENEY, 1969. Cytogenetics of the viatica group of morabine grasshoppers. II. Kangaroo Island populations. Australian J. Zool. 17:313-328.
- WHITT, G.S. 1970. Developmental genetics of the lactate dehydrogenase isozymes of fish. J. Exp. Zool. 175: 1-35.
- WILSON, S. et al. 1975. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 72: 5061-5065.
- WORKMAN, P.L. y D. NISWANDER. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. Am. J. Human Genet. 22: 24-49.
- WRIGHT, S. 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. Am. Nat. 74: 232-240.
- _____. 1941. On the probability of fixation of reciprocal translocations. Am. Nat. 75: 513-522.
- _____. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution 19: 395-420.
- _____. 1978. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability Within and Among Natural Populations. Univ. Chicago Press, Chicago, IL.
- DAVIS, W.B., y H.M. SMITH, 1953. Lizards and turtles of the Mexican State of Morelos. Herpetologica 9: 100-108.
- SITES, J.W., y J.R. DIXON. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard Sceloporus grammicus from north eastern México, with comments on its evolutionary implications and the status of S.g. disperilis. Jour. Herpetology (15(1):59-69.