



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

RANGO GEOGRÁFICO DE UNA RAZA CROMOSÓMICA DEL
COMPLEJO Sceloporus grammicus (SAURIA: IGUANIDAE)
EN EL ESTE DE MÉXICO CENTRAL

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :
B I O L O G O
P R E S E N T A:
HECTOR ARTURO GONZÁLEZ ALONSO



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.

" ¿QUE OTRA COSA VISLUMBRAS
EN LA OSCURA LEJANIA,
ALLA EN EL ABISMO DEL TIEMPO? "

WILLIAM SHAKESPEARE

La Tempestad

A MIS PADRES

Y HERMANOS

AGRADECIMIENTOS

En la consecución de este sencillo trabajo varias personas han colaborado sustancialmente brindándome de muchas maneras su apoyo desinteresado. Considero meritorio reconocer, al menos brevemente, su participación.

Mi gratitud especial para el Dr. Jack W. Sites Jr. por su valiosa asesoría, su amistad incondicional y por donarme mucha información útil y actualizada absolutamente indispensable para mi trabajo.

No tengo palabras suficientes para patentizar mi agradecimiento a los Biólogos Enrique Godínez Cano y Amaya González Ruíz por regalarme con su amistad sincera, su encomiable ayuda y por facilitarme un espacio en el Laboratorio de Herpetología (VIVARIO) para preparar y analizar los cariotipos.

Agradezco también a mis buenos amigos Fernando Mendoza Quijano y Mario Mancilla Moreno su compañía y su ayuda en varios viajes de colecta así como el haberme facilitado, en no pocas ocasiones, algún material de laboratorio.

Al M. en C. Alfonso Lugo Vázquez por su valioso trabajo en el fotomicroscopio.

Finalmente, quiero expresar mi sincero reconocimiento a los sinodales que revisaron el manuscrito de esta disertación: Biól. Enrique Godínez C., Biól. Tizoc Altamirano A., M. en C. José Luis Camarillo R., M. en C. Ma. Eugenia Heres y Dra. Catalina Chávez.

" LA EVOLUCION ES UN PROCESO DE CREACION PRECISAMENTE
EN EL SENTIDO EN QUE LO SON ESCRIBIR UN POEMA,
COMPONER UNA SINFONIA, ESCULPIR UNA ESTATUA
O PINTAR UN CUADRO. . . , UN ACTO UNICO,
IRREPETIBLE E IRREVERSIBLE."

THEODOSIUS DOBZHANSKY



© 1988

Sceloporus grammicus

18-Sep-'88

Arturo González

CONTENIDO

RESUMEN.	VII
INTRODUCCION.	1
ANTECEDENTES.	4
Modelo estasiptátrico de especiación.	4
Modelo de especiación en cascada.	7
OBJETIVOS.	9
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.	11
MATERIALES Y METODOS.	12
RESULTADOS.	14
Distribución geográfica.	14
Polimorfismos cromosómicos.	16
Fisión céntrica del par 1.	21
Fusión céntrica del par 5.	22
Inversión pericéntrica del par 4.	22
Espermatocitos secundarios.	25
DISCUSION.	25
Distribución geográfica.	25
Implicaciones genéticas y evolutivas de los polimorfismos cromosómicos.	31
Evolución cromosómica en <u>Sceloporus grammicus</u>	38
Modos alternativos de especiación.	44
CONCLUSIONES.	46
APENDICE I. Especímenes examinados.	48
APENDICE II. Relación de figuras.	49
BIBLIOGRAFIA.	50

RESUMEN

La lagartija Sceloporus grammicus (Familia Iguanidae) es poseedora de una gran variabilidad cromosómica (citotipo estandar= 6 pares de macrocromosomas + 10 pares de microcromosomas) pero carece de un nivel equivalente de variación en cuanto a su morfología externa se refiere. En consecuencia se ha constituido en un complejo de amplia distribución en México, que agrupa 7 razas cromosómicas (citotipos) diferentes. Uno de estos citotipos llamado técnicamente "F5", por poseer una fisión céntrica en el par de macrocromosomas número 5, se estudia en la presente disertación. Se analizaron metafases mitóticas, diacinesis y espermatocitos secundarios de la gartijas procedentes de 13 localidades del estado de Hidalgo. F5 se encuentra en bosques de encino y encino-pino, limita al SO con el citotipo FM2, y tal vez al N con F5+6 y al O con FM3; su límite al E puede estar determinado por el cinturón encino-pino de la Sierra Madre Oriental. Se observaron tres polimorfismos distintos: (a) fisión del par 1, (b) fusión del par 5, y (c) inversión pericéntrica del par 4; todos ellos mostraron espermatocitos secundarios normales lo que podría indicar efectos meióticos neutros. Se discuten ampliamente los posibles modos de especiación cromosómica del complejo S. grammicus, así como las implicaciones genéticas y evolutivas de los polimorfismos cromosómicos.

INTRODUCCION

Entre los vertebrados, la lagartija Sceloporus grammicus tiene especial importancia en estudios citogenéticos debido a su gran variabilidad cromosómica y relativamente poca divergencia fenotípica que muestran las poblaciones cromosómicamente distintas que existen en el rango de distribución del complejo. Ha sido considerada como un ejemplo de especiación estasiopátrica (White, 1968, 1978a) o especiación cromosómica en cascada en progreso (Hall, 1973).

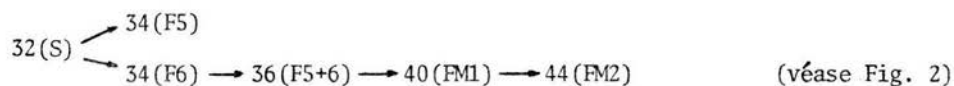
El complejo Sceloporus grammicus está ampliamente distribuído desde el bajo Valle de Río Grande de Texas hacia el sur a través de la porción principal de la Planicie Mexicana y montañas asociadas hasta las tierras altas del sur de Oaxaca (Smith y Taylor, 1950; Fig. 1). Formalmente se han reconocido tres subespecies: S. g. grammicus de la Sierra Madre del Sur en Guerrero y Oaxaca; S. g. microlepidotus distribuído a través de la parte sur de la Planicie Mexicana desde Jalisco, norte de Guanajuato y norte de Hidalgo hasta el centro de Oaxaca; y S. g. disparilis que se encuentra desde el norte de Hidalgo, Guanajuato y sur de Zacatecas hacia el norte de Chiuhua central, norte de Coahuila y el extremo sur de Texas (rangos de Smith, 1939; Smith y Taylor, 1950). Sites y Dixon (1981) consideraron a S. g. disparilis como sinónimo de S. g. microlepidotus con base en datos morfológicos y bioquímicos y describieron una nueva subespecie: S. g. tamaulipensis de la Sierra de Tamaulipas en la porción sur del estado del mismo nombre.

Los estudios citogenéticos de Hall (1973, 1980) han mostrado que a través del rango distribucional de este complejo hay seis o siete razas cromosómicas (citotipos) en lo que ha sido considerado como una sola especie --

(los números cromosómicos diploides van de $2n=32$ a $2n=46$ en hembras; los machos tienen un cromosoma menos debido al sistema de cromosomas sexuales: $X_1X_1X_2X_2 / X_1X_2Y$, Cole et al., 1967; Cole, 1970, 1971). La distribución de estos citotipos guarda poca relación con la de las subespecies formalmente reconocidas (Sites y Dixon, 1981; Fig. 1). Hall (1973, 1980, 1983) sugirió que estos citotipos representan especies biológicas incipientes que han sufrido la fijación de nuevos rearrreglos cromosomales sin aislamiento geográfico, y que la introgresión genética entre las poblaciones se evita o se reduce por angostas zonas de hibridación entre los citotipos adyacentes. Estas zonas funcionan como barreras al flujo genético a través de las zonas de contacto parapátrico porque se supone que los híbridos (heterocigotos cromosómicos) producen una gran proporción de gametos aneuploides (Hall y Selander, 1973; Groop et al., 1982), y son por lo tanto semi-estériles (Baverstick et al., 1983; Searle, 1984); White (1978a) apoyó este punto al mencionar que, sobre la base de la distribución aproximadamente continua del complejo, no parece factible que el aislamiento por barreras geográficas extrínsecas haya jugado algún papel significativo en el origen y dispersión de las diversas formas cromosómicas del complejo grammicus. Es probable que todas ellas sean esencialmente parapátricas con angostas zonas de solapamiento en las cuales ocurre la hibridación.

Para explicar esta diversidad cromosómica, Hall (1973) desarrolló su hipótesis del "modelo de especiación cromosómica en cascada" caracterizado por la fijación de fisiones céntricas en los macrocromosomas del citotipo ancestral, llamado citotipo "estandar" ($S, 2n=32$) el cual tiene 12 macrocromosomas meta- o submetacéntricos y 20 microcromosomas (19 en machos). Esta condición presumiblemente dió origen al resto de los citotipos con

más alto número cromosómico, por una serie de sucesivas fisiones céntricas:



De acuerdo con este modelo, el citotipo F5 surgió aparentemente por fijación de una fisión céntrica del par 5, incrementando el número cromosómico a $2n=34$ (la fisión céntrica así fijada produce cuatro cromosomas acrocéntricos por cada par de meta- o submetacéntricos); F6 ($2n=34$) surgió también del citotipo ancestral (S) pero por fijación de una fisión del par 6; F5+6 ($2n=36$) por fisión de los pares 5 y 6; FM1 ($2n=40-42$ ♀/39-41 ♂) por fisiones de todos los macrocromosomas excepto los pares 1 y 4; y FM2 ($2n=45-46$ ♀/44-45 ♂) por fisiones de todos los macrocromosomas excepto el par 4, además esta raza tiene un par extra de microcromosomas.

El mecanismo que permitió la fijación de tales rearrreglos cromosomales no está bien entendido todavía, pero un análisis matemático hecho por Hedrick (1981) muestra que los siguientes factores, solos o en combinación, son potencialmente los más importantes en el proceso de fijación de rearrreglos negativamente heteróticos: 1) deriva meiótica, 2) deriva meiótica y deriva genética, 3) ventaja selectiva del nuevo homocariotipo y endogamia, y 4) endogamia y deriva genética.

White (1978a) mencionó que el hecho de que la forma más primitiva (S) está en general distribuída periféricamente, mientras que los citotipos más modernos (FM1 y FM2) se distribuyen centralmente, sugiere que el complejo Sceloporus grammicus es el resultado de la fragmentación de la población ancestral (la cual ocupaba todo el rango del complejo) como resultado de una serie de fisiones cromosómicas (=disociaciones) que funcionaron como mecanismos de aislamiento (modelo de especiación estasisipátrica, White ,

1968).

Como Sites et al. (1988) han sugerido, el modo de especiación postulado por Hall (1973) y White (1978a) para el complejo S. grammicus puede permitir la divergencia genética sin el correspondiente nivel de divergencia a nivel morfológico.

Antecedentes

Dos modelos de especiación cromosómica fueron propuestos para explicar la variación cariotípica en el complejo S. grammicus: el modelo "estasi-pátrico" (White, 1968, 1978a) y el modelo de "especiación cromosómica en cascada" (Hall, 1973, 1983). A continuación se presenta sucintamente un esbozo de los principales postulados de estas teorías para que en la discusión puedan ser relacionados con observaciones empíricas y sea posible evaluar las posibilidades factibles que tales modelos ofrecen a la luz de la información que del complejo S. grammicus se dispone actualmente.

A. El modelo estasi-pátrico

Este modelo puede operar parapátrica o simpátricamente a la población ancestral. Postula que un rearrreglo cromosómico nuevo puede establecerse en un demo pequeño dentro del rango de la especie ancestral, y luego se dispara fuera del punto de origen desplazando a la forma antigua. Surge de esta manera una especie cromosómica "hija" ubicada en el centro del rango distribucional original, con las especies ancestrales situadas periféricamente. Sus premisas fundamentales son:

- a) una estructura poblacional fuertemente subdividida en pequeños demos genéticamente aislados y con elevados niveles de endogamia y deriva gené-

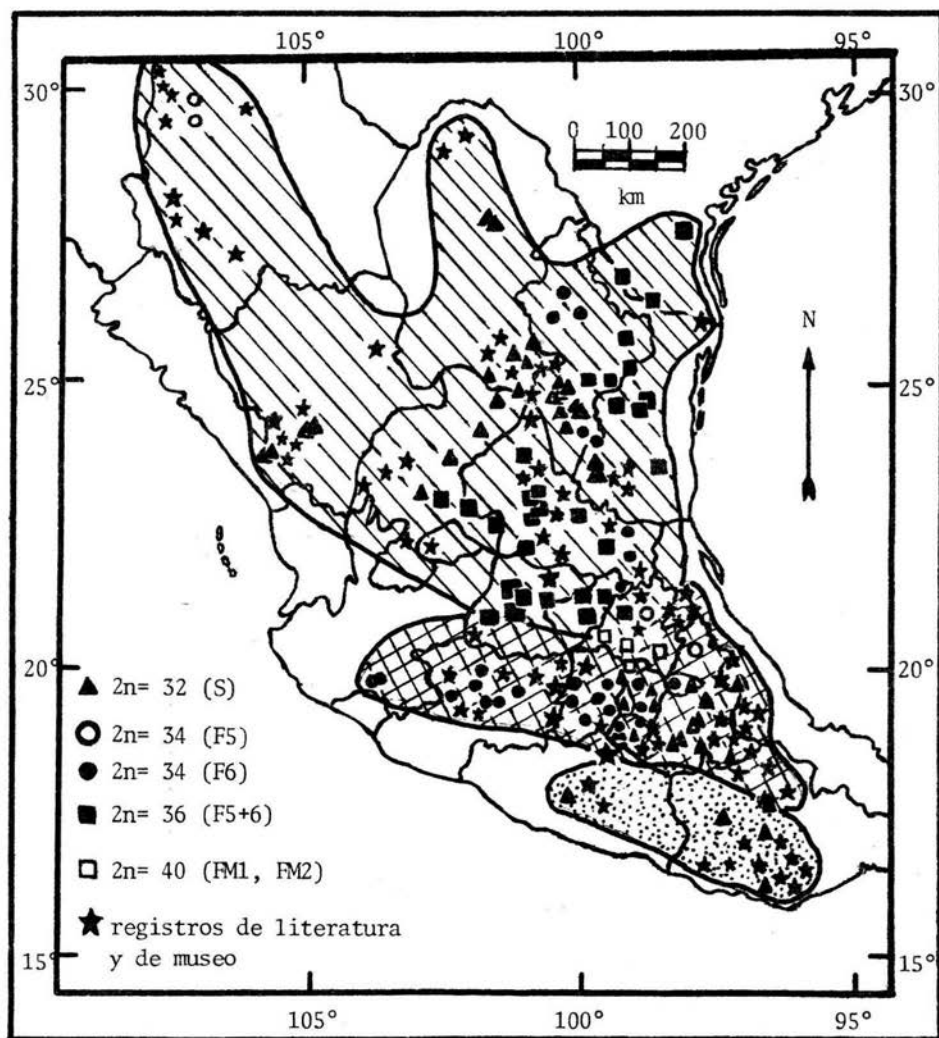





Fig. 1. Distribución del complejo *Sceloporus grammicus*.  *disparilis*,  *microlepidotus*,  *grammicus*. Toda la información fué tomada de Sites y Dixon (1981), Sites (1983), y Porter y Sites (1986).

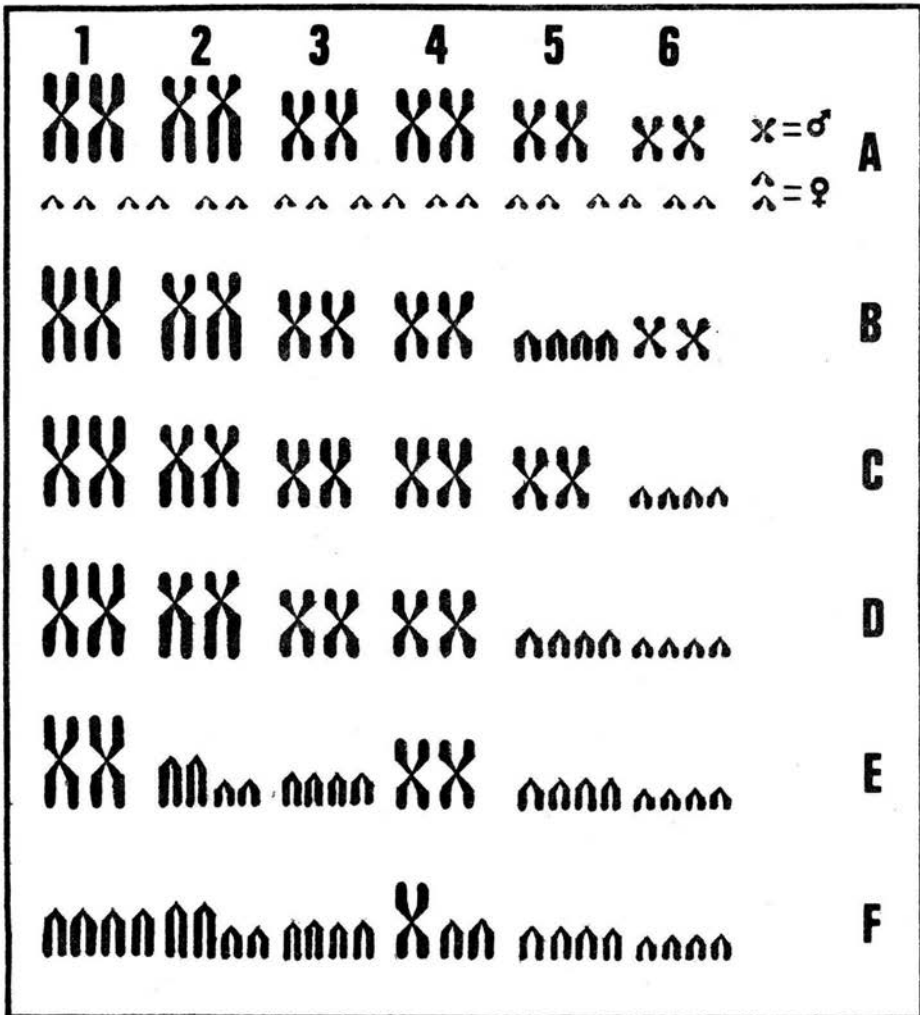


Fig. 2. Rearreglos macrocromosómicos de los citotipos de Sceloporus grammicus. Las letras a la derecha designan los diferentes citotipos : A= S, B= F5, C= F6, D= F5+6, E= FM1, F= FM2. Adaptado de Sites (1986).

tica, que permiten el establecimiento (fijación) de un novel rearrreglo cromosómico.

- b) producción de gametos desbalanceados (aneuploidía) que obedece a un rearrreglo cromosómico fuertemente "subdominante" (heterosis negativa = selección contra los heterocigotos) que ha resultado en el decrecimiento de la fertilidad de los heterocigotos y en la formación de una barrera al flujo genético entre poblaciones contiguas.
- c) la dispersión de un rearrreglo nuevo requiere de un desplazamiento gradual de una "zona de tensión", esto es, de la zona de contacto con la población ancestral.

B. El modelo de "especiación en cascada"

Recibe ése nombre porque la teoría sostiene que las distintas formas cromosómicas surgen como producto de una ortoselección cariotípica que da lugar a una derivación más o menos lineal de razas cromosómicas en la que las más recientes son más aptas para generar nuevas "carioformas" (formas cromosómicas) debido a un efecto que Hall (1973) llamó "amplificación genética", esto es, una acumulación generación tras generación de factores genéticos favorables al origen y fijación de rearrreglos cromosómicos nuevos. Sus postulados son análogos a los de la especiación estasisipátrica:

- a) poblaciones subdivididas en pequeños demos endogámicos con altos índices de deriva genética.
- b) reducción en la fertilidad de los heterocigotos a consecuencia de rearrreglos cromosómicos múltiples que manifiestan fuerte subdominancia (heterosis negativa) y que producen gametos no balanceados, lo que se traduce en el bloqueo del flujo genético entre demos.

c) algunas poblaciones pueden volverse polimórficas para aquellos rearrreglos que diferencian un citotipo de otro. Tales polimorfismos ocurren sólo en los citotipos terminales de la cadena los cuales tendrían tasas de mutación cromosómica más altas.

Según este modelo, los nuevos rearrreglos cromosómicos que constituirán el origen del proceso de especiación ocurrirán con mayor probabilidad dentro de una población local que posea el sistema genético más favorable para ello. A su vez, debido a que esos genes más favorables se heredaron a la nueva población, las carioformas subsiguientes pueden ser en promedio más aptas de lo que fué la población ancestral para producir adicionalmente nuevas formas cromosómicas. Posteriormente, el mismo tipo de proceso de muestreo que amplificó la frecuencia de alelos favorables cuando se originó la primera generación de especies derivadas puede repetirse en la nueva carioforma y dar lugar a una segunda derivación de carioformas las cuales a su vez, y por las mismas razones, pueden ser más aptas aún para dar origen a una tercera generación de formas cromosómicas, y así sucesivamente. Este es el efecto de amplificación genética que acelera la tasa de especiación en el proceso de cascada. El fin de esa especiación en cascada estará determinado por los espacios geográficos y ecológicos disponibles para la dispersión de las nuevas especies, el sustrato cromosómico asequible para una clase particular de rearrreglos, y/o la eliminación por selección natural de los factores que permiten la reducción en la fertilidad de los heterocigotos.

Uno de estos citotipos es de especial interés, el citotipo F5, pues fué originalmente descrito por Hall (1973) a partir de 10 especímenes colecta-

dos en dos localidades del estado de Chihuahua. Sin embargo, Porter y Sites (1986) encontraron este mismo citotipo (a partir de 7 lagartijas) en dos localidades del este de México central, una en el estado de Hidalgo y la otra en Puebla (Fig. 3). La distancia de la localidad de Hidalgo hasta la de Chihuahua es de aproximadamente 1000 km, esto sugiere que si el citotipo F5 es una unidad monofilética, entonces tiene una distribución mucho más amplia y discontinua de lo que Hall originalmente pensó.

Teniendo en cuenta que algunas hipótesis de especiación cromosómica enfatizan la importancia de las relaciones distribucionales de los citotipos en linajes cariológicamente lábiles (White, 1978b; Hall, 1973; King, 1984) es importante mapear la distribución de las poblaciones de F5 tan completamente como sea posible y determinar las relaciones filéticas entre ellas y los demás citotipos (Porter y Sites, 1986).

OBJETIVOS

- a) Determinar el rango geográfico de las poblaciones de la raza F5 de Sceloporus grammicus en el este de México central.
- b) Buscar posibles zonas de hibridación entre el citotipo F5 y cualquiera de las otras razas cromosómicas en esta región.
- c) Identificar polimorfismos cromosómicos y registrar su frecuencia en cada muestra.
- d) Analizar los modos de especiación cromosómica del complejo S. grammicus y sus implicaciones evolutivas.

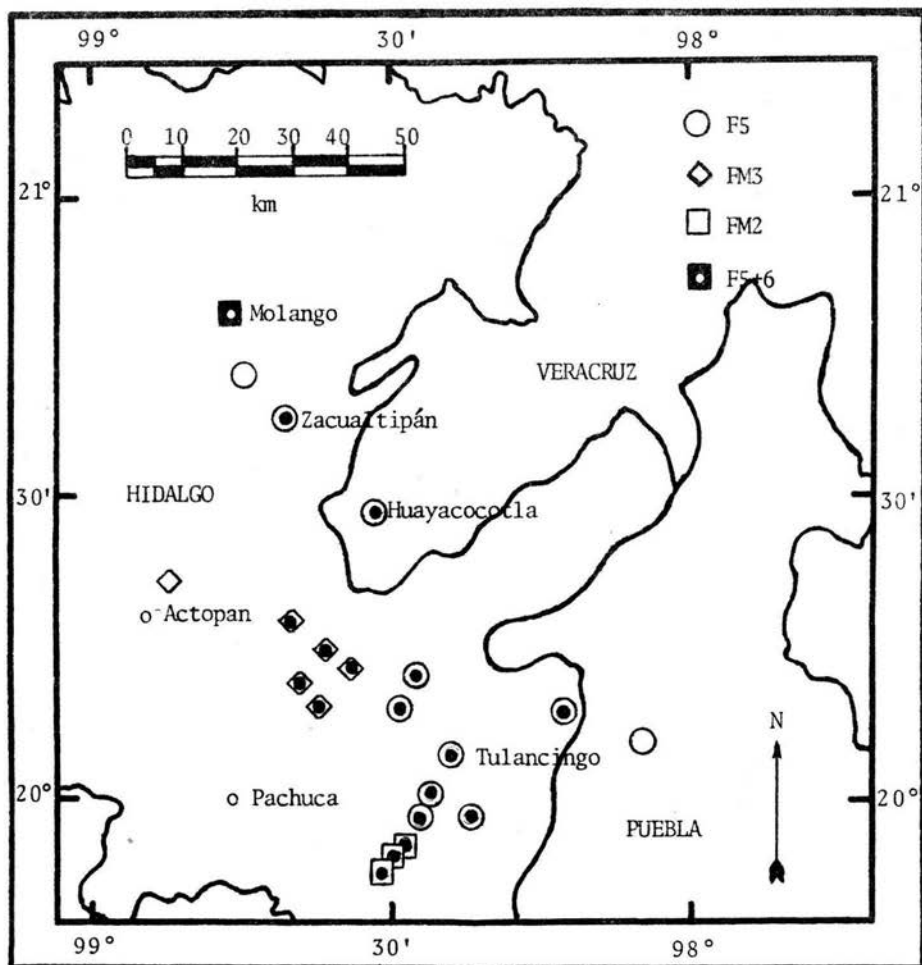


Fig. 3. Distribución conocida del citotipo F5 y las razas cromosómicas adyacentes en el este de México central. Los símbolos con un punto marcan localidades tomadas de Sites (com. pers., datos aún no publicados), los de más se obtuvieron de Porter y Sites (1986).

Descripción fisiográfica del área de estudio

El área objeto del presente estudio se encuentra comprendida entre los paralelos 19° 35' N y 21° N, y entre 97° 35' O y 99° O. Pertenece a la porción SO de la Provincia Florística de la Sierra Madre Oriental la cual se encuentra en la Región Mesoamericana de Montaña (Rzedowski, 1978). En esta área se presenta un mosaico vegetacional muy complejo del cual forma parte importante el bosque de encino, que es el elemento dominante a altitudes de 1200 a 2800 msnm aproximadamente. Muchos bosques, por ejemplo los de la zona de Zacualtipán, poseen una gran complejidad en su estructura; en ellos se pueden encontrar especies como Quercus affinis, Q. sartorii, Q. trinitatis, Q. galeottii, Q. xalapensis, Q. furfuracea y Q. candicans. Hacia el lado este del área predominan bosques más abiertos cuyas especies más características son Q. crassifolia, Q. martensiana, Q. excelsa y Q. sororia (Rzedowski, 1978).

Otro elemento vegetacional típico del área es el bosque de pino, ocurre a altitudes entre 1800 y 3100 msnm aproximadamente, las especies dominantes son Pinus patula, P. pseudostrobus y P. tenuifolia. Casi siempre estos bosques de pino se encuentran asociados a los bosques de encino. El estrato herbáceo es muy rico, predominando los representantes de las familias Compositae y Gramineae (Rzedowski, 1978).

Finalmente, otros datos fisiográficos de la zona son los siguientes : en cuanto a su geología y suelos, son características las rocas sedimentarias del Cenozoico y Mesozoico, principalmente calizas, lutitas y margas. En la porción sur del área se pueden encontrar también rocas volcánicas del Cenozoico y del Pleistoceno, principalmente andesitas, basaltos, riolitas y sus tobas. Sus suelos son en general derivados de cenizas volcá

nicas y de andos. El clima es del tipo Cw, esto es, templado-húmedo con lluvias en verano, temperatura mínima de -10°C y máxima de 35°C , y una precipitación anual de 800 a 1600 mm.

MATERIALES Y METODOS

A partir de los datos disponibles sobre la distribución del citotipo F5 se tomaron muestras de 10-20 lagartijas en tantos puntos como fué posible con el fin de encontrar los límites geográficos de esta raza cromosómica así como de contribuir al mejor conocimiento de su distribución en el centro de México.

Los cromosomas metafásicos se obtuvieron a partir de extractos de médula ósea siguiendo los métodos de Patton (1967), Lee (1969), Cole y Leavens (1971) y Baker et al. (1982): a las lagartijas adultas y subadultas se les inyectó una solución de levadura-azúcar 24 a 36 horas antes de sacrificarlas para incrementar la actividad mitótica. Los individuos más pequeños frecuentemente mueren si son inyectados, por lo que no recibieron este tratamiento; además muestran generalmente una adecuada actividad mitótica por lo que no es necesaria la infección con levadura (Porter y Sites, 1986). Después, las lagartijas se incubaron a una temperatura aproximada de 35°C mediante un foco incandescente de 100 W hasta que fueron sacrificadas; 2-5 horas antes de matarlas se inyectaron con una solución de colchicina 0.05 % (0.2 ml para cada adulto) en la cavidad del cuerpo. Después del sacrificio se retiraron los huesos de las extremidades y se maceraron con KCl 0.075 M para obtener una suspensión celular que fué incubada a temperatura ambiente por 30 min, agregando después 1-2 ml de fijador (3 partes de metanol por una de ácido acético). La suspen

sión se centrifugó a 800 rpm durante 1-3 min y luego fué resuspendida en 4-6 ml de fijador fresco, fueron necesarios dos o tres cambios adicionales de fijador para obtener cromosomas bien esparcidos. La suspensión final fué goteada sobre portaobjetos limpios, secada a la flama y teñida con Giemsa 5 % (Baker et al., 1982) por 10-15 minutos.

Los cromosomas meióticos se obtuvieron de la misma manera pero usando tejido testicular de los machos reproductivamente activos (Sites, 1983; Porter y Sites, 1986).

Los cariotipos fueron determinados examinando un mínimo de 5 células por cada individuo; todos los rearrreglos cromosómicos tanto fijos como polimórficos fueron interpretados visualmente como fusiones o fisiones --céntricas (rearrreglos Robertsonianos -Rb-) o como inversiones pericéntricas siguiendo los lineamientos de Sites (1983); estas interpretaciones son en general correctas pero de cualquier manera fueron corroboradas examinando cromosomas en diacinesis obtenidos de tejido testicular (Porter y Sites, 1986).

Siguiendo el criterio de Hall (1973) y Sites (1983) los cromosomas se ordenaron y numeraron del más grande al más pequeño; pero como los pares 3 y 4 son indistinguibles en cuanto a tamaño y forma, conservativamente se asumió que todas las fisiones en estos cromosomas (u otro tipo de arreglo) ocurren en el mismo par, arbitrariamente se le asignó a este par el número 4, de acuerdo con Sites (1983).

Todas las lagartijas colectadas durante el desarrollo de este estudio quedaron depositadas en la colección del Laboratorio de Herpetología (VIVARIO) de la ENEP-Iztacala, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. México.

RESULTADOS

Distribución geográfica

Trece distintas localidades fueron muestreadas en este estudio (Tabla 1), las muestras 1-9 y 13 mostraron el cariotipo típico del citotipo F5, $2n=34 \text{ ♀}/33 \text{ ♂}$: cinco pares de macrocromosomas meta- o submetacéntricos (pares 1-4 y 6), cuatro macrocromosomas acrocéntricos resultantes de la fisión (fija) del par 5, y 19 ó 20 microcromosomas (Fig. 4A) [recuérdese que los machos poseen un microcromosoma menos debido a un sistema de determinación sexual denominado $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$, mismo que fué descrito por Cole et al., (1967)]. Esto es concordante con los arreglos cromosómicos en diacinesis (Fig. 4B), es decir, a cada par de cromosomas homólogos corresponde un bivalente.

Las lagartijas colectadas en dos localidades ubicadas a unos 17 km al SO de Tulancingo (muestras 10 y 12) tuvieron el cariotipo estandar (S), $2n=32 \text{ ♀}/31 \text{ ♂}$, esto es, seis pares de macrocromosomas meta- o submetacéntricos más 19 ó 20 microcromosomas (Fig. 5). Este cariotipo es similar en esencia al considerado por algunos como ancestral para toda la familia Iguanidae (v.g. Hall y Selander, 1973; Bickham, 1984). El hallazgo de este citotipo en estas dos poblaciones fué inesperado, ya que ambas se encuentran por entero dentro del rango de otra raza cromosómica técnicamente conocida como FM2, $2n=45-46 \text{ ♀}/44-45 \text{ ♂}$, caracterizada por fisiones céntricas fijas en todos los pares macrocromosómicos excepto el 4, y por tener además un par extra de microcromosomas (Fig. 2F). A este último citotipo correspondió el cariotipo de los individuos de la muestra 11 (Tabla 1). El citotipo S ha sido detectado en muchos puntos distribuídos ampliamente a través de casi todo el rango del complejo Sceloporus grammicus (Fig. 1 ;

véase también Hall y Selander, 1973; Sites, 1983; Sites y Dixon, 1981; Porter y Sites, 1986; Sites et al., 1987).

La Fig. 6 muestra un mapa de la distribución de F5 con los datos encontrados previamente por Porter y Sites (1986) y Sites (com. pers.) más las 13 localidades muestreadas en este estudio. La región habitada por F5 incluye la porción centro-Este y ESE de Hidalgo, una pequeña parte de Veracruz (zona de Huayacocotla) y NO de Puebla. La mayor parte de los individuos F5 reportados hasta ahora (incluidos los de este estudio) han sido encontrados en bosques de encino o encino-pino a altitudes de 1970-2430 m, sin embargo, esta no parece ser una distribución ecológica exclusiva de F5 ya que otros citotipos (v.g. F6, F5+6) se han encontrado también en hábitats similares (véase Hall y Selander, 1973; Sites, 1983).

No fué posible obtener una muestra de los F5 del estado de Chihuahua para comparar sus cariotipos con los de los F5 del centro de México. Además, en vista de la carencia de un adecuado método de tinción de alta resolución (bandas G y C) para cromosomas de iguánidos, una comparación basada en tinciones convencionales no hubiese aportado información suficiente para elucidar las relaciones filéticas entre las distintas poblaciones de F5.

El límite septentrional de las poblaciones F5 del centro de México parece ubicarse en los alrededores de Molango donde Sites (com. pers.) ha encontrado individuos F5+6. La muestra 4 (Tabla 1), situada a unos 2 km al SSO de Molango, resultó ser F5, esto indica que una zona de contacto entre los citotipos F5 y F5+6 puede existir entre Ixmolintla y Molango. Las zonas de contacto entre citotipos distintos son difíciles de encontrar en virtud de que son muy angostas, de unos cuantos cientos de metros de ancho, lo cual puede ser equivalente a la distancia de dispersión de los indivi-

duos (Hall y Selander, 1973).

La baja altitud (1000-2000 m) y condiciones xéricas de la zona de Metztitlán constituyen per se una barrera natural que impide la dispersión de F5 hacia el NO. Al O limita con la raza FM3 [caracterizada por poseer fisiones fijas en los pares 2, 5 y 6 (véase Porter y Sites, 1986)] en una región ubicada al E de la zona de El Chico. Una zona de contacto entre F5 y FM3 podría localizarse algunos kilómetros al Oeste de Totoapa El Grande. Es necesario trabajo de campo adicional en esta área para encontrar dicha zona.

Al SO F5 limita con FM2 en una región ubicada a unos 25 km al SE de Pachuca, una posible zona de contacto podría localizarse a unos 10-15 km al OSO de Tulancingo. Empero, los lindes más meridionales no han sido bien detectados aún y es necesario más trabajo de campo.

Por último, al oriente F5 no parece entrar en contacto con ningún otro citotipo y, aunque aún hace falta un intenso trabajo de campo, muy probablemente sus límites estarían determinados por el cinturón de bosques de encino y encino-pino de la Sierra Madre Oriental.

Polimorfismos cromosómicos

La muestra 13 está ubicada por entero dentro del rango distribucional del citotipo F5 pero, adicionalmente a la fisión fija en el par macrocromosómico 5, mostró tres distintas configuraciones autosómicas (polimorfismos) ocurridas en sendos pares cromosómicos donde se presenta el polimorfismo y debe entenderse que el resto de los cromosomas es igual a como se describen en la Fig. 4.

Tabla 1. Localidades muestreadas en el estado de Hidalgo y sus correspondientes citotipos. N= número de lagartijas examinadas; n= número de lagartijas que presentan el cariotipo K; K= cariotipo; F5= fisión fija del par 5; S= cariotipo estandar; F5(P1)= F5 polimórfico por fisión del par 1; F5(fu)= F5 polimórfico por fusión de dos acrocéntricos del par 5; F5(IP-4) = F5 polimórfico por inversión pericéntrica de un elemento del par 4; - V= macrocromosoma meta- o submetacéntrico; I= macrocromosoma acrocéntrico; m= microcromosoma. *número de m en hembras

No. de muestra	N	n	K	K nombre
1 ENE Zoquizoquipan	2	2	10V + 4I + 20m*	F5
2 SO Zoquizoquipan	2	2	"	"
3 NE El Tejocotal	2	2	"	"
4 E Ixmolintla	3	1	"	"
5 9km SO Tlanguistengo	1	1	"	"
6 4km NO Zoquizoquipan	1	1	"	"
7 2km SO Los Alumbres	4	3	"	"
8 E Los Alumbres	1	1	"	"
9 3km ENE Los Arcos	1	1	"	"
10 3km NNE Singuilucan	4	3	12V + 20m*	S
11 1km SSO Las Lajas	3	2	2V + 20I + 19m	FM2
12 1.5km O Mirasoles	1	1	12V + 20m*	S
13 2.5km S Santiago Tulantepec	20	13	10V + 4I + 20m*	F5
		4	9V + 6I + 20m*	F5(P1)
		1	11V + 2I + 19m	F5(fu)
		2	9V + 5I + 20m*	F5(IP-4)

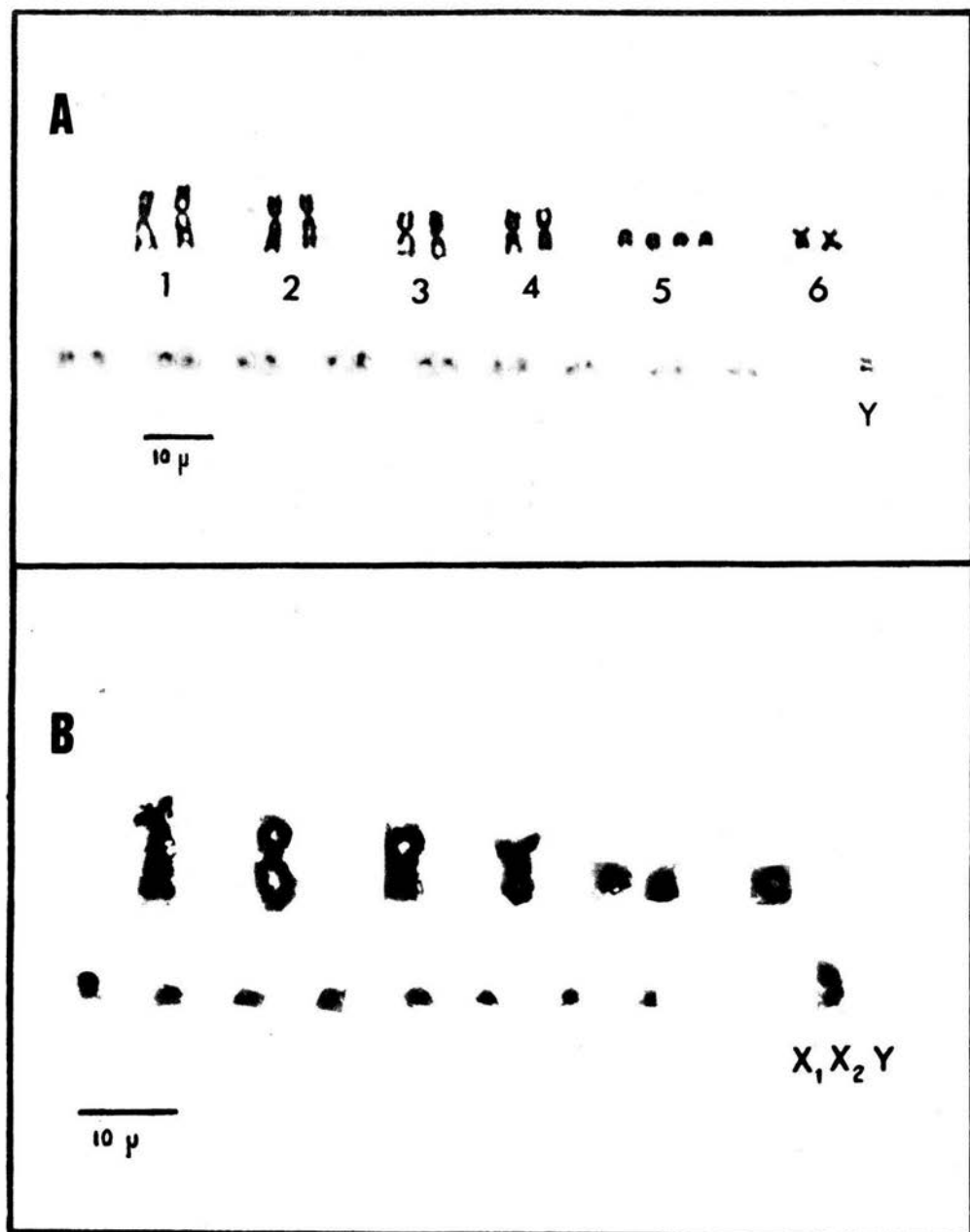


Fig. 4. Cariotipo típico del citotipo F5. A. Mitosis, B. Diacinesis

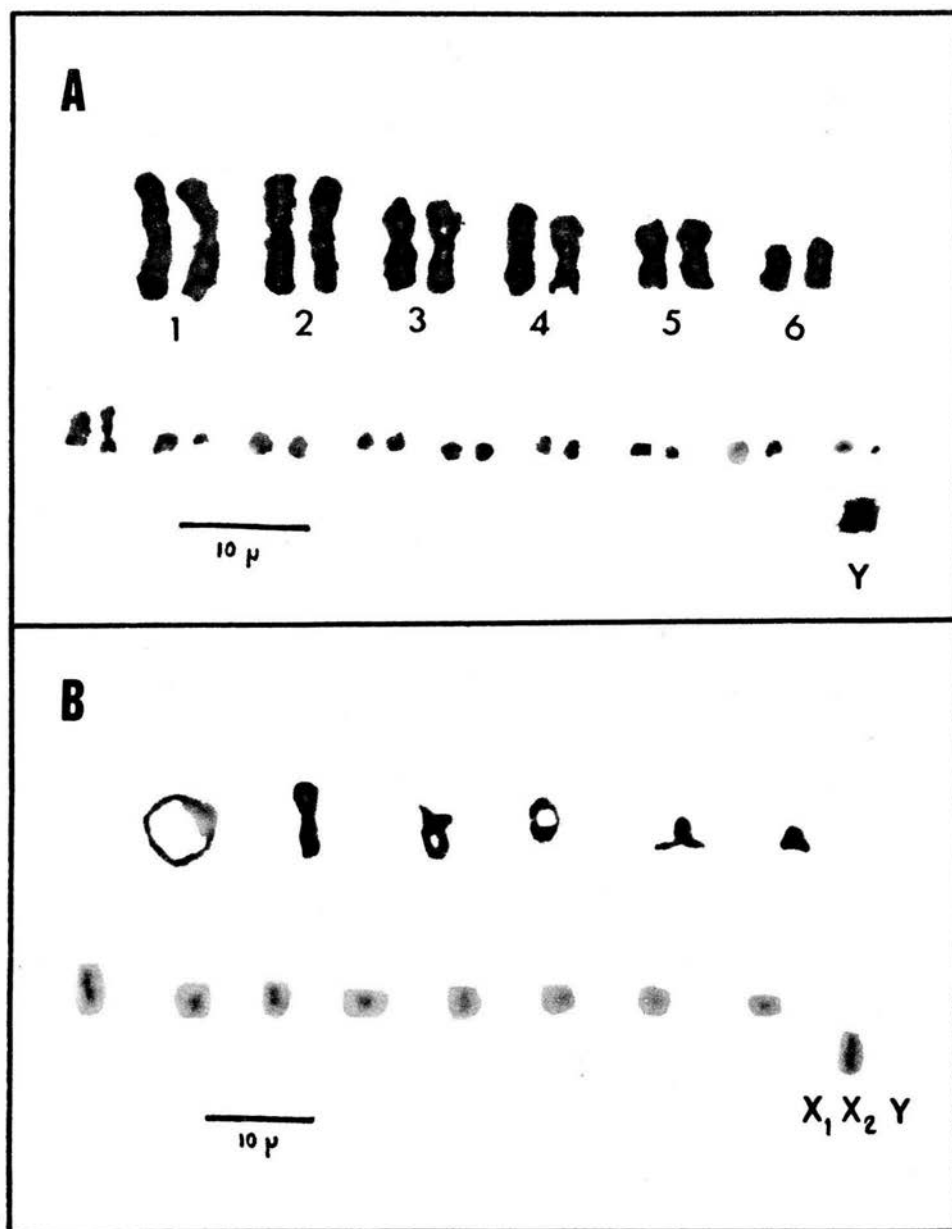


Fig. 5. Cariotipo del citotipo S (estandar) del complejo *Sceloporus grammicus*. A. Mitosis, B. Diacinesis.

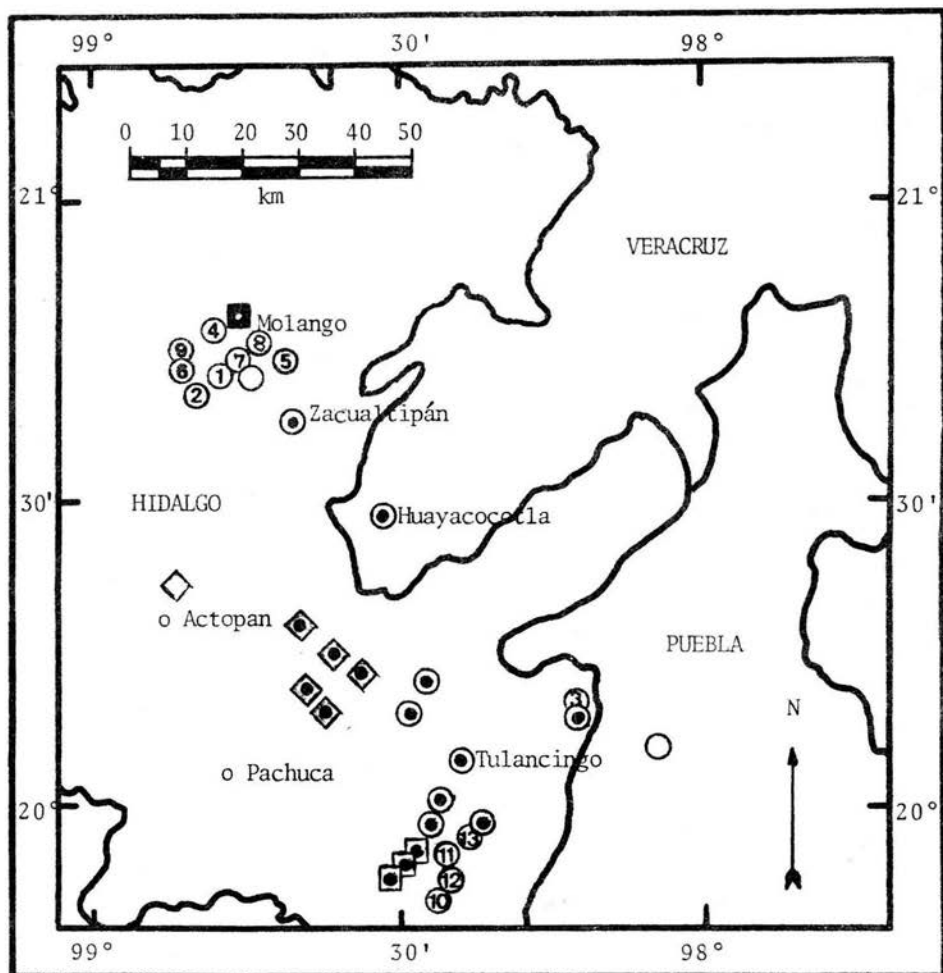
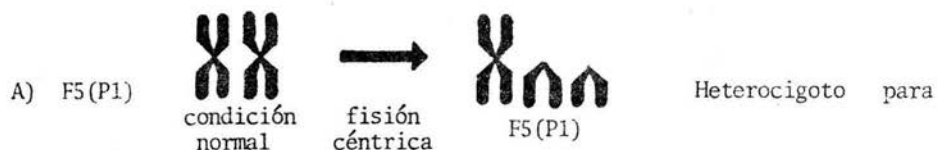
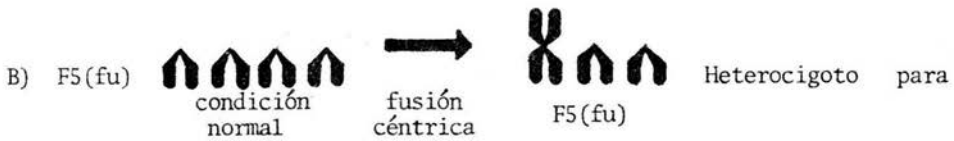


Fig. 6. Distribución conocida del citotipo F5. Los números encerrados en un círculo corresponden a las localidades muestreadas en este estudio (véase Tabla 1). Los símbolos restantes tienen el mismo significado que en la Fig. 3.



una fisión céntrica del par macrocromosómico 1, (frecuencia, $F=0.100$). La Fig.7A muestra la configuración de este cariotipo polimórfico: uno de los elementos del par macrocromosómico 1 ha sufrido una fisión céntrica resultando en dos elementos acrocéntricos. Estos productos de fisión mostraron siempre brazos muy pequeños a nivel de los extremos centroméricos, tal como lo han encontrado Porter y Sites (1985) en otros polimorfismos por fisión (Fig. 8). En virtud de que estos brazos cortos no han sido observados en los productos de fisión fija (es decir productos de fisión no polimórficos) los mismos autores han sugerido que estos pequeños brazos representan adiciones heterocromáticas formadas como parte del mecanismo de fisión céntrica y que, si esto es así, aparentemente son eliminados si el polimorfismo persiste en la población por el tiempo suficiente para fijarse (Porter y Sites, 1985). Las técnicas de tinción de alta resolución serían muy útiles para clarificar fehacientemente el contenido heterocromático de estos brazos cortos.

El arreglo en diacinesis corrobora la interpretación de este polimorfismo (Fig. 7A), todas las configuraciones muestran trivalentes integrados por dos productos de fisión en sinapsis con el elemento metacéntrico del par 1 en un apareamiento extremo-extremo. Este cariotipo puede ser designado como $2n=35 \text{♀}/34 \text{♂}; 9V + 6I + 20 m \text{♀}/19 \text{♂}$, (V=macrocromosoma meta- o submetacéntrico; I=macrocromosoma acrocéntrico; m=microcromosoma). Dentro del complejo *S. grammicus* el polimorfismo por fisión del par 1 ha sido hallado en los citotipos S, F5+6, FM1 (Hall y Selander, 1973; Porter y Sites, 1987) y FM3 (Porter y Sites, 1986).



una fusión céntrica de dos de los cuatro macrocromosomas acrocéntricos del par 5 resultando en un cromosoma metacéntrico (Fig. 7B) ($F=0.025$). Obsérvese que la configuración en diacinesis es consistente con la anterior interpretación, el trivalente formado por los dos elementos acrocéntricos del par 5 en sinapsis extremo-extremo con el producto de fusión. Se designa este cariotipo como $2n=33 \text{ ♀}/32 \text{ ♂}; 11V + 2I + 20 \text{ m } \text{♀}/19 \text{ ♂}$. Aparte de la raza F5, únicamente el citotipo F5+6 ha mostrado el polimorfismo por fusión céntrica del par 5 (véase Sites, 1983).



una inversión pericéntrica del par macrocromosómico 4 resultando en un acrocéntrico grande (Fig. 7C) ($F=0.050$).

Las configuraciones autosómicas de los meiocitos fueron consistentes con la interpretación del cariotipo diploide, el bivalente diacinéptico muestra una formación atípica luciendo algo parecido a un cromosoma sub-acrocéntrico a causa del "acomodamiento forzado" que necesariamente debe sufrir la porción invertida para sinapsarse con su homólogo no invertido. La restricción en la formación de quiasmas en sólo un brazo del bivalente contribuye también a darle la apariencia atípica (Fig. 7C). Este cariotipo puede ser designado como $2n=34 \text{ ♀}/33 \text{ ♂}; 9V + 5I + 20 \text{ m } \text{♀}/19 \text{ ♂}$; otros citotipos del complejo que han mostrado polimorfismos por inversión pericéntrica del par 4 son S (Sites, 1983), F5+6 (Porter y Sites, 1986) y FM2 (Porter y Sites, 1987).

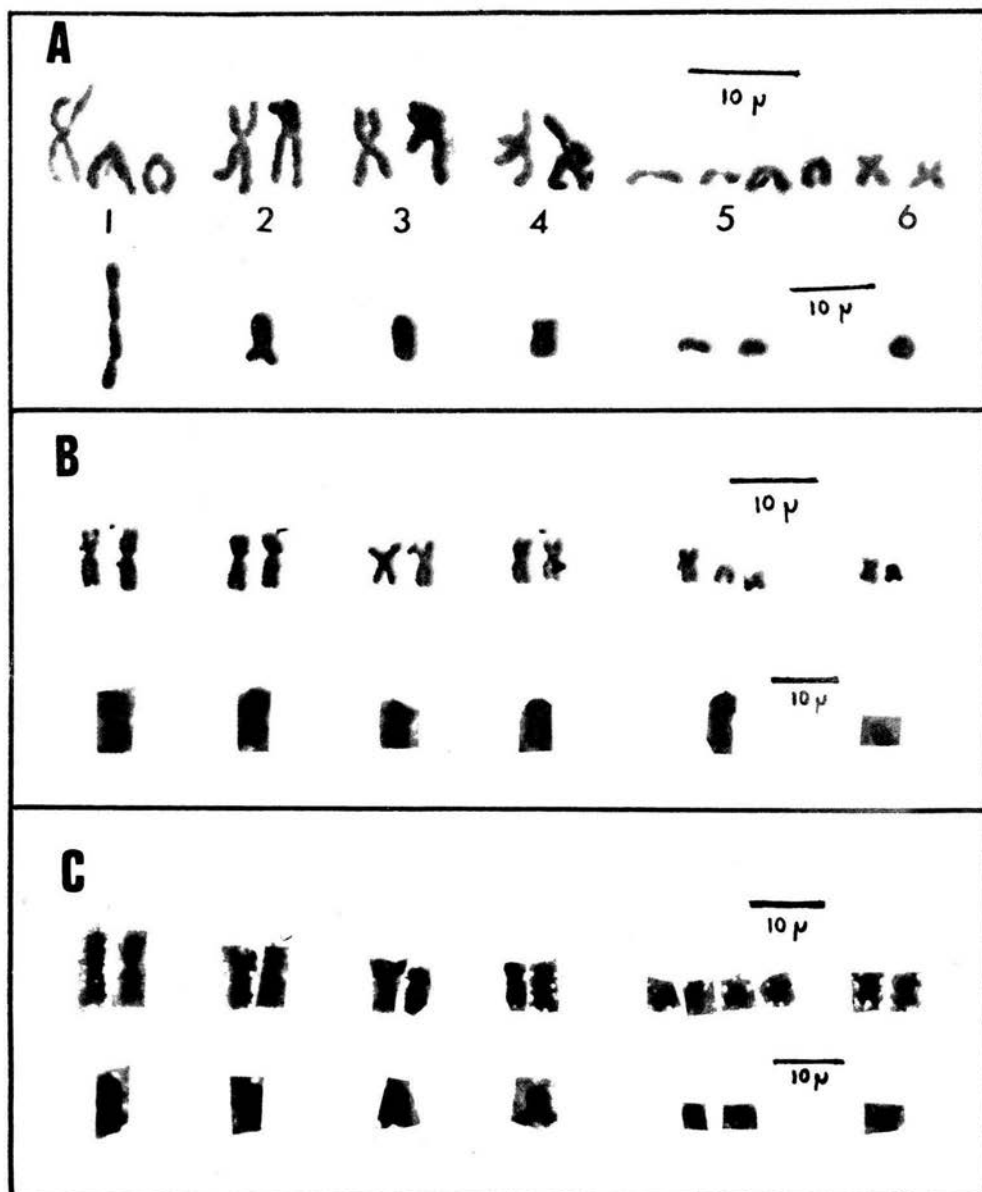


Fig. 7. Cariotipos de las configuraciones autosómicas y diacinesis de los polimorfismos: A. F5(P1), B. F5(fu), C. F5(IP-4). Por simplificación se han eliminado los microcromosomas.

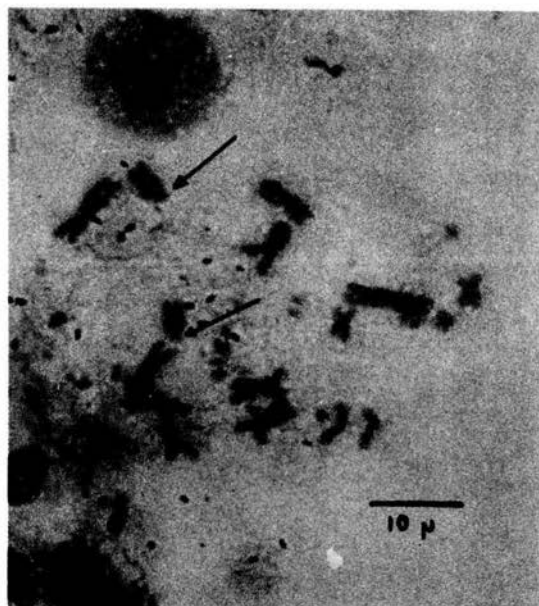


Fig. 8. Brazos pequeños en los extremos centroméricos de los productos de fisión del polimorfismo F5(P1), (flechas).

De todas las poblaciones de S. grammicus estudiadas hasta ahora, sólo una ubicada cerca de Cadereyta, Querétaro (citotipo F5+6; Porter y Sites, 1985) y la muestra 13 de este estudio han resultado polimórficas para más de dos rearrreglos cromosómicos. Esto podría significar que se trata de (a) regiones de antiguas o actuales hibridaciones, o (b) poblaciones con tasas de mutación más altas que el promedio para estas clases de arreglos.

Análisis de espermatocitos secundarios

De un total de 44 espermatocitos secundarios examinados procedentes de tres machos reproductivamente activos representando cada uno de los tres polimorfismos descritos arriba, ninguno mostró condiciones aneuploides. En cada individuo se observaron espermatocitos secundarios balanceados que mostraron las cuatro configuraciones haploides posibles para células polimórficas para un sólo par de cromosomas (Figs. 9-11).

DISCUSION

Distribución geográfica

Hacen falta aún muchos datos de campo para elucidar en detalle los límites del citotipo F5 en el centro de México, empero, es posible aducir ahora un patrón general de distribución de esta raza cromosómica. F5 se encuentra en los bosques de encino y encino-pino localizados a lo largo de un cinturón montañoso ubicado en sentido NO-SE y constituido por la porción meridional de la Sierra de Zacualtipán y por la Sierra de Huauchinango. Hasta ahora no se ha reportado ningún individuo F5 de la Sierra de

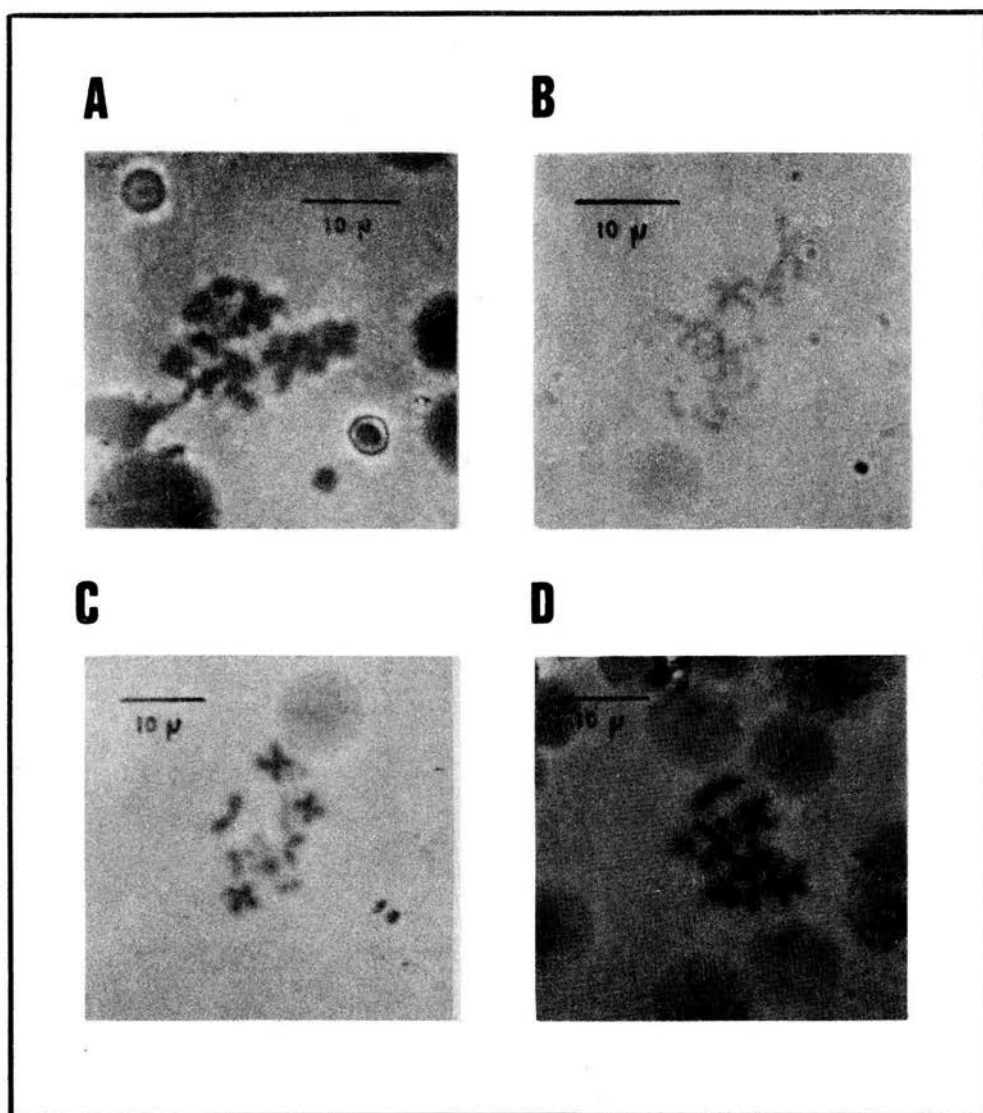


Fig. 9. Cuatro posibles configuraciones de los espermatocitos secundarios del polimorfismo F5(P1) producto de segregación normal. A. V, Y; ---- B. V, X_1X_2 ; C. II, Y; D. II, X_1X_2 . V=cromosoma metacéntrico, I=cromosoma acrocéntrico producto de fisión; Y y X_1X_2 = cromosomas sexuales masculino y femeninos respectivamente.

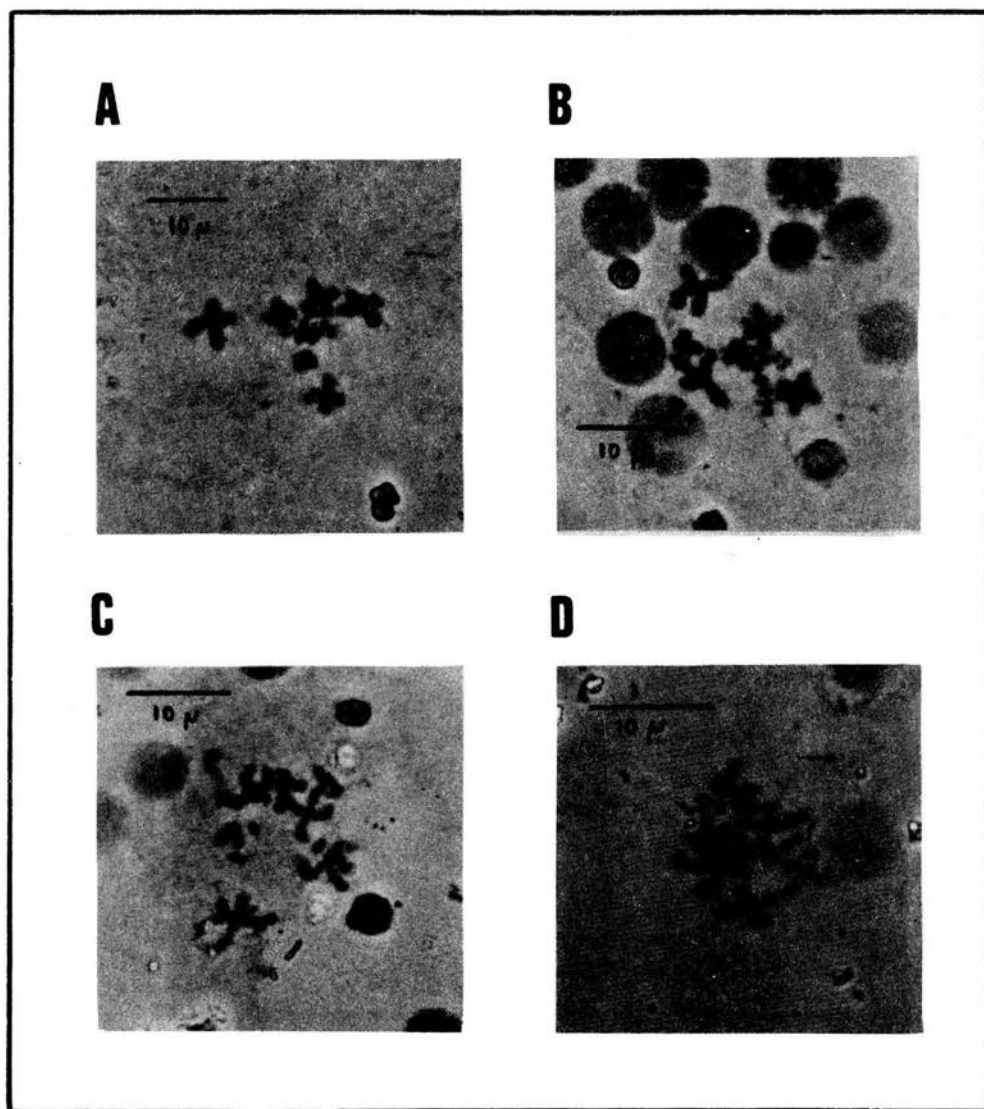


Fig. 10. Cuatro posibles configuraciones de los espermatocitos secundarios del polimorfismo F5(fu) producto de segregación normal. A. V, Y ; -- B. V, X_1X_2 ; C. II, Y; D. II, X_1X_2 . V= cromosoma metacéntrico producto de fusión; I= cromosoma acrocéntrico; Y y X_1X_2 = cromosomas sexuales masculino y femeninos respectivamente.

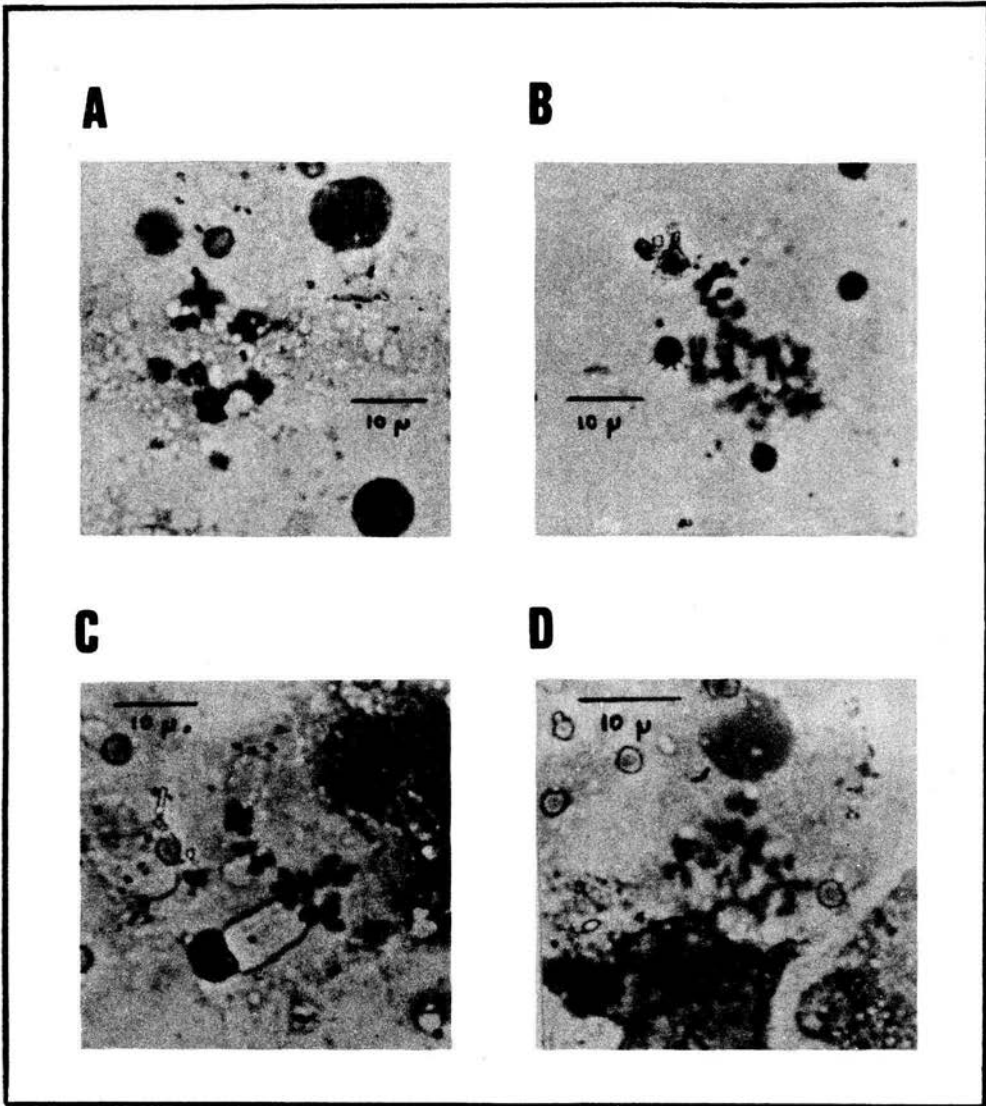


Fig. 11. Cuatro posibles configuraciones de los espermatocitos secundarios del polimorfismo F5(IP-4) producto de segregación normal. A. V, Y ; -- B. V, X_1X_2 ; C. I, Y ; D. I, X_1X_2 . V=cromosoma metacéntrico, I=cromosoma acrocéntrico producto de inversión, Y y X_1X_2 =cromosomas sexuales masculino y femenino respectivamente.

Puebla, pero su ocurrencia en al menos una parte de este sistema montañoso no es del todo improbable. Además de esas poblaciones en el centro de México, F5 ha sido reportado en el centro-Oeste de Chihuahua (Hall, 1973). Esas dos regiones de ocurrencia de F5 están separadas por una distancia de unos 1000 km, y el área intercurrente está ocupada por al menos tres citotipos distintos (S, F5+6, F6; Fig. 1). Esa distribución espaciada de F5 podría explicarse por alguna de estas tres hipótesis:

- (a) si F5 es un citotipo monofilético, entonces ha ocurrido algún cambio y fragmentación en su rango (Sites et al., 1987) en el cual han surgido y/o se han establecido otros citotipos.
- (b) si F5 es un citotipo polifilético, entonces las poblaciones espaciadas simplemente podrían representar las dos (o tal vez más) regiones de origen independiente y fijación del mismo rearreglo cromosómico (Sites et al., 1987).
- (c) ambas regiones F5 representan realmente poblaciones fijas para diferentes rearreglos de cromosomas (tales como translocaciones) que sólo aparentemente representan las mismas configuraciones cromosómicas en cariotipos teñidos en la forma convencional.

El complejo S. grammicus es poseedor de una extrema labilidad cromosómica, de tal manera que el origen independiente de un citotipo (o acaso más) no sería improbable. Es posible que las dos regiones de F5 (Chihuahua y México central) tengan de hecho cariotipos distintos y que sólo superficialmente reflejen semejanza en vista de la limitada resolución de las técnicas de tinción no-diferencial.

La distribución geográfica de los citotipos puede aportar alguna evidencia indirecta del posible origen de las distintas razas cromosómicas. Los modelos alopátricos teóricos propuestos por algunos autores (v.g. King , 1981) predicen que los citotipos arreglados en una secuencia lineal reflejarían su secuencia filogenética. De esta manera, asumiendo que todos los citotipos del complejo S. grammicus surgieron por la fijación de una serie de fisiones macrocromosómicas y que cada citotipo es monofilético (ambas cuestiones sujetas a discusión) entonces se esperaría encontrar un arreglo geográfico como S-F5 (ó F6)-F5+6-FM3-FM1-FM2 (Porter y Sites, 1986). En otros términos, un citotipo dado estaría en contacto geográfico sólo con su ancestro inmediato o descendiente directo. Alternativamente, de acuerdo al modelo estasipátrico de especiación (White, 1978a) o alguna de sus variantes ("especiación en cadena", White, 1978b; "especiación en cascada", Hall, 1983), se esperaría que los taxa derivados estuvieran geográficamente situados dentro del área de la distribución ancestral pues los citotipos debieron diferenciarse dentro del rango del citotipo ancestral S, a lo cual siguió una expansión de rango por parte de una o más poblaciones. Estos modelos permiten casi cualquier combinación de citotipos que podrían eventualmente entrar en contacto e hibridizar (véase Porter y Sites, 1986). Más aún, los citotipos más recientes (FM) tienen rangos muy pequeños y están completamente rodeados por citotipos más antiguos (S, F5, F6 y F5+6), la evidencia sugiere que la mayoría, si no todos los citotipos recientes, se originaron en algún lugar dentro del rango del citotipo S (Porter y Sites, 1986). Sin embargo, algunos citotipos como F5+6 parecen haber colonizado nuevos hábitats o áreas geográficas que no habían sido previamente ocupadas por el citotipo S (Sites, 1983). Este patrón -

sugiere que algo de radiación colonizante (King, 1981, 1984) ha estado relacionada con el modo de evolución de este complejo.

Así, considerando el patrón geográfico actual, el origen de los distintos citotipos del complejo S. grammicus parece explicarse mejor por los modelos estasiopátricos aunque, como se verá más adelante, existen serias inconsistencias (como la estructura poblacional y el carácter heteróticamente negativo de los nuevos rearrreglos) con otros aspectos de estos modelos de especiación.

Implicaciones genéticas y evolutivas de los polimorfismos cromosómicos

Habida cuenta de que las zonas de hibridación están frecuentemente asociadas con una tasa de mutación más alta (Woodruff et al., 1979), puede suceder un incremento en la frecuencia de ocurrencia de los rearrreglos cromosómicos (Bush, 1981; Shaw et al., 1983). Empero, no hay evidencia de que dos citotipos hibridicen en Tultepec (muestra 13), aunque es posible que F5 y FM2 estén en contacto en alguna zona cercana a esa localidad. Por ende, parece que estos polimorfismos intrapoblacionales son neutrales o son mantenidos por una ligera heterosis positiva (selección que favorece ligeramente los heterocigotos; Porter y Sites, 1985), o bien gracias a la existencia de tasas de mutación más altas que el promedio para estas clases de rearrreglos. No obstante, no puede argüirse aún un análisis de carácter conclusivo sobre el significado evolutivo de los polimorfismos intrapoblacionales hasta haber mapeado cuidadosamente la distribución de los citotipos de S. grammicus en el centro de México, y haber estimado las diferencias entre los cariotipos en cuanto a adaptabilidad se refiere.

Datos previos para otras especies indican que los individuos heterocigotos para arreglos Robertsonianos (fusión/fisión) pueden producir hasta un 50 % de gametos aneuploides, pero se ha reportado que las frecuencias de no-disyunción del orden de 5 % son probablemente más típicas (Searle, 1984). Aunque la muestra de este estudio es pequeña, no parece haber evidencia de que los cromosomas de la población de Tulantepec (muestra 13) no se estén segregando normalmente en meiosis; los espermatozoides analizados no fueron aneuploides, esto sugiere que las configuraciones autosómicas polimórficas encontradas son neutras por cuanto a sus efectos meióticos se refiere. Esto significa que tales rearrreglos no causarían mala-segregación en zonas de hibridación parapátrica y así no actuarían como mecanismos de aislamiento reproductivo a menos que sus efectos meióticos sean distintos en las zonas de hibridación que en las zonas de contacto. Al menos en un caso, el flujo genético entre citotipos distintos en una zona híbrida de Sceloporus grammicus está restringido (Hall y Selander, 1973), sin embargo, no puede asegurarse que tal restricción obedezca a desequilibrios meióticos a la vista de la nimiedad de los datos meióticos actualmente asequibles.

Varios autores han cuestionado el postulado de que pueda resultar aislamiento reproductivo de un sólo rearrreglo Robertsoniano (v.g. Bickham y Baker, 1980; John, 1981) debido en parte a que se ha acumulado evidencia en el sentido de que la mala-segregación meiótica en individuos heterocigotos para un sólo rearrreglo Rb puede ser insignificante (v.g. Gropp y Winking, 1981; Gropp et al., 1972; Porter y Sites, 1985, 1987). Además, aún cuando la adaptabilidad pudiera verse disminuída por la no-disyunción en heterocigosis, es factible que los heterocigotos puedan exhibir adaptabilidad normal o casi normal si los gametocitos no-balanceados degeneran -

antes de diferenciarse en gametos o si los gametos no-balanceados no compiten por fertilización. Los limitados datos meióticos para S. grammicus de que se dispone parecen sugerir que hay una fuerte selección contra los heterocigotos cromosómicos, pero ningún dato crítico acerca de lo que sucede en zonas híbridas ha sido reportado hasta ahora (excepto por un híbrido S x F6 procedente de Río Frío, México analizado por Porter y Sites, 1987).

Algunos investigadores (v.g. Wurster y Benirschke, 1968, 1970) han sugerido que las fisiones céntricas no pueden suceder debido al problema de formar un nuevo centrómero para cada uno de los cromosomas fisionados. El mecanismo exacto de los rearrreglos por fisión es hasta ahora desconocido (McBee et al., 1987), pero es un hecho que en condiciones naturales y en muchos organismos, incluyendo S. grammicus, los rearrreglos cromosómicos son capaces de generar cromosomas acrocéntricos a partir de meta- o submetacéntricos (v.g. Hall, 1980; John y Freeman, 1975; Sites, 1983, Sites et al., 1987; Webster et al., 1972). Tanto la microscopía electrónica como la de luz han mostrado que el centrómero de un cromosoma meta- o submetacéntrico tiene dos veces más material heterocromático que el centrómero de un telocéntrico (Webster et al., 1972). Más aún, la ocurrencia de isocromosomas (cromosomas con brazos de igual longitud y genéticamente homólogos) indica la existencia de rompimientos dentro del centrómero mismo, lo que sugiere que al menos en algunos metacéntricos el centrómero tiene una naturaleza esencialmente duplicada (John y Freeman, 1975).

John y Freeman (1975) discutieron las posibles modalidades de intercambio Robertsoniano que conducen al rearrreglo de un brazo completo (Fig. 12)

y concluyeron que no es posible una adhesión directa de los extremos cromosómicos. Ellos asumieron que el proceso Robertsoniano depende de un rompimiento previo. El par cromosómico 5 del citotipo F5 de S. grammicus está formado por cuatro acrocéntricos, ninguno de los cuales parece tener un pequeño brazo en el otro extremo del centrómero; para saber con certeza el mecanismo exacto de los rearrreglos Rb de los cromosomas de esta raza son necesarios datos sobre la cantidad y distribución de heterocromatina constitutiva (bandas C).

El proceso de fisión es en esencia similar al de fusión sólo que en sentido inverso; requiere igualmente de rompimientos intercalares pero en vista de que en los productos polimórficos por fisión de S. grammicus se observaron pequeños brazos en el extremo centromérico, es plausible que este tipo de rearrreglo suceda a partir de cromosomas meta-dicéntricos al menos en esta especie (Fig. 13). Estos brazos cortos probablemente se pierden cuando la fisión se torna fija (se establece) o bien permanecen indemnes y simplemente se doblan sobre el brazo principal (Fig. 13) del nuevo acrocéntrico tornándose indeterminables sin técnicas de tinción diferencial (John y Freeman, 1975).

Con respecto a los rearrreglos Rb, Lande (1979) apuntó que los heterocigotos por fusiones o fisiones manifestarían una fuerte segregación de gametos euploides si los acrocéntricos son de igual longitud. La mayoría de los rearrreglos Rb en S. grammicus parecen ser de este tipo. Por otra parte, los polimorfismos Rb (así como las inversiones pericéntricas) también son frecuentes entre otros vertebrados como roedores (v.g. Baker et al., 1973, 1983; Greenbaum y Reed, 1984; Koop et al., 1983; Patton, 1971), murciélagos (v.g. Baker, 1981; Baker et al., 1972) y aves (Bass, 1979 ;

Shields, 1976), y tal ocurrencia ampliamente difundida de polimorfismos - Rb junto con la evidencia de que los problemas meióticos son imperceptibles a nivel cromosómico debido a la capacidad de segregación normal de los trivalentes (Baker y Bikham, 1986) sugiere que esos rearrreglos no son negativamente heteróticos y no producen altas tasas de gametos no viables. Sin embargo, en algunos estudios recientes se ha apuntado que la heterocigosis Rb es efectiva en la formación de barreras reproductivas sólo si: (a) los metacéntricos Rb se introducen en el acervo genético de un demótipo distinto, o si (b) estructuras complejas de apareamientos meióticos, particularmente largas cadenas y anillos, actúan con las consecuencias de mala-segregación para producir una barrera de esterilidad más efectiva (Gropp y Winking, 1981; Gropp et al., 1982).

Los efectos esperados por la heterosis por inversión pericéntrica (IP) son causados por la producción de cromátidas con deleciones y duplicaciones resultado del entrecruzamiento en las asas de inversión homológamente pareadas (Greenbaum y Reed, 1984; Fig. 14). Dichas cromátidas deletadas o duplicadas darían origen a gametos que producirían cigotos no viables debido a aneuploidía y/o disrupción en los grupos de genes ligados (Sáez y Cardoso, 1978). Así, teóricamente los individuos heterocigotos para una o más inversiones deberían ser al menos parcialmente estériles debido a la producción de más de un 50 % de gametos no-balanceados si el entrecruzamiento ocurre dentro de los segmentos invertidos (Patton, 1971).

Los datos aducidos hasta ahora (incluyendo los de esta disertación) no arrojan evidencia que apoye la producción de gametos aneuploides como consecuencia de los polimorfismos por IP en el complejo S. grammicus. Sites (1983) sugirió que al menos ciertos polimorfismos por IP en S.

grammicus no resultan en la formación de gametos aneuploides debido a un plausible mecanismo supresor del entrecruzamiento dentro del asa de inversión. Stanfield (1980; véase también King, 1981) también sugirió que la reducción en la formación de quiasmas y la segregación normal de gametos, al menos en ciertas aves en las que se han reportado esos polimorfismos, podrían representar mecanismos para mantener unido dentro de los segmentos invertidos a un grupo particularmente adaptativo de genes ligados que serían transmitidos como un gran grupo de enlace.

Greenbaum y Reed (1984) sugirieron que la heterosinapsis (sinapsis desigual) del segmento invertido heterocigoto en paquinema del roedor Peromyscus maniculatus puede representar un mecanismo meiótico significativo para reducir (o eliminar) la formación de cromátidas con deleciones o duplicaciones. Ellos plantearon la hipótesis de que la carencia de secuencias de apareamiento homólogas y/o la ocurrencia de dos regiones centroméricas no alineadas dentro del segmento invertido heterosinápico puede servir para suprimir o bloquear el entrecruzamiento dentro de las inversiones. Si el entrecruzamiento ocurriese dentro del segmento invertido heterosinápico los productos incluirían una cromátida acéntrica y una dicéntrica (Fig. 15) al contrario de las cromátidas deletadas y duplicadas que se esperarían del entrecruzamiento dentro de las asas de IP. Así, la heterosinápsis en el polimorfismo por IP en P. maniculatus representa un mecanismo sináptico de gran importancia para reducir los efectos perjudiciales de la heterocigosis cromosómica sobre la fertilidad, de esta manera se patentiza su función como un mediador de evolución cromosómica. Si un mecanismo similar ocurre en los polimorfismos de IP en S. grammicus este podría evidenciarse al inquirir acerca del

comportamiento de apareamiento de los complejos sinaptonémicos en los núcleos en paquinema. Sites (1983) sugirió que parece haber una preponderancia de los polimorfismos por IP a ocurrir en los citotipos más viejos de Sceloporus grammicus, pero esto puede explicarse por el hecho de que estos mismos rearrreglos pueden ocurrir en los citotipos más recientes - porque el par cromosómico está involucrado en otros rearrreglos.

La localización de los quiasmas y la reducción en el número de los mismos puede influenciar la estructura genética de las poblaciones y los individuos. Tal mecanismo (impedimento de formación de quiasmas y por lo tanto de entrecruzamiento en el segmento invertido) permitiría la captura de complejos de genes coadaptados los cuales así no serían continuamente alterados por la recombinación dentro de ellos. Esto sería de gran valor selectivo en la adaptación de demos locales a las condiciones ecológicas altamente localizadas que enfrentarían; además permitiría el intercambio genético entre poblaciones cariotípicamente distintas pero adyacentes como un medio de mantener la variabilidad genética en la población a través de la introgresión. Finalmente, podría permitir el mantenimiento de la heterosigosis genética (Patton, 1971).

Es difícil que un rearrreglo heteróticamente negativo se fije en una población panmíctica grande (Porter y Sites, 1987). Generalmente los niveles más altos de aneuploidía resultan cuando los brazos cromosómicos exhiben homología monobraquial (cuando un brazo cromosómico se fusiona a un cromosoma acrocéntrico distinto de su homólogo; Baker y Bikham, 1986).

En todos los loci no estrechamente ligados al rearrreglo mismo, el flujo genético podría tener lugar a través de una zona híbrida (Barton, 1979; Spirito et al., 1983). Como consecuencia, la especiación cromosó

mica requeriría de la fijación casi simultánea de muchos rearrreglos o la fijación secuencial de varios rearrreglos (con efectos individuales pequeños) para poder asegurar el aislamiento reproductivo (Patton y Sherwood, 1983; Walsh, 1982; White, 1978b).

Es posible que una barrera reproductiva pudiese formarse entre citotipos distintos después de toda una serie de hibridaciones y retrocruzamientos que conlleven a la formación de multivalentes con homologías parciales, lo que incrementaría los niveles de no-disyunción y además, si estos multivalentes están asociados con el trivalente sexual, entonces la esterilidad al menos en los machos es altamente probable como lo ha enfatizado Forejt (1979) en un estudio citogenético con roedores. No obstante, nunca ha sido reportado un individuo S. grammicus ya sea dentro o fuera de una zona híbrida que posea tal acumulación de rearrreglos.

Los escasos datos actualmente asequibles no permiten por ahora elegir entre una interpretación positivamente heterótica o una selectivamente neutral de los polimorfismos cromosómicos en S. grammicus, pero sugieren que los heterocigotos cromosómicos no muestran una fuerte heterosis negativa al menos cuando ocurren como polimorfismos intrapoblacionales (Sites, 1983).

Evolución cromosómica en Sceloporus grammicus

Los datos hasta ahora disponibles acerca de la estructura poblacional del complejo S. grammicus son un tanto ambiguos. Por ejemplo, Sites et al. (1988) encontraron cierto grado de subdivisión poblacional en nueve -

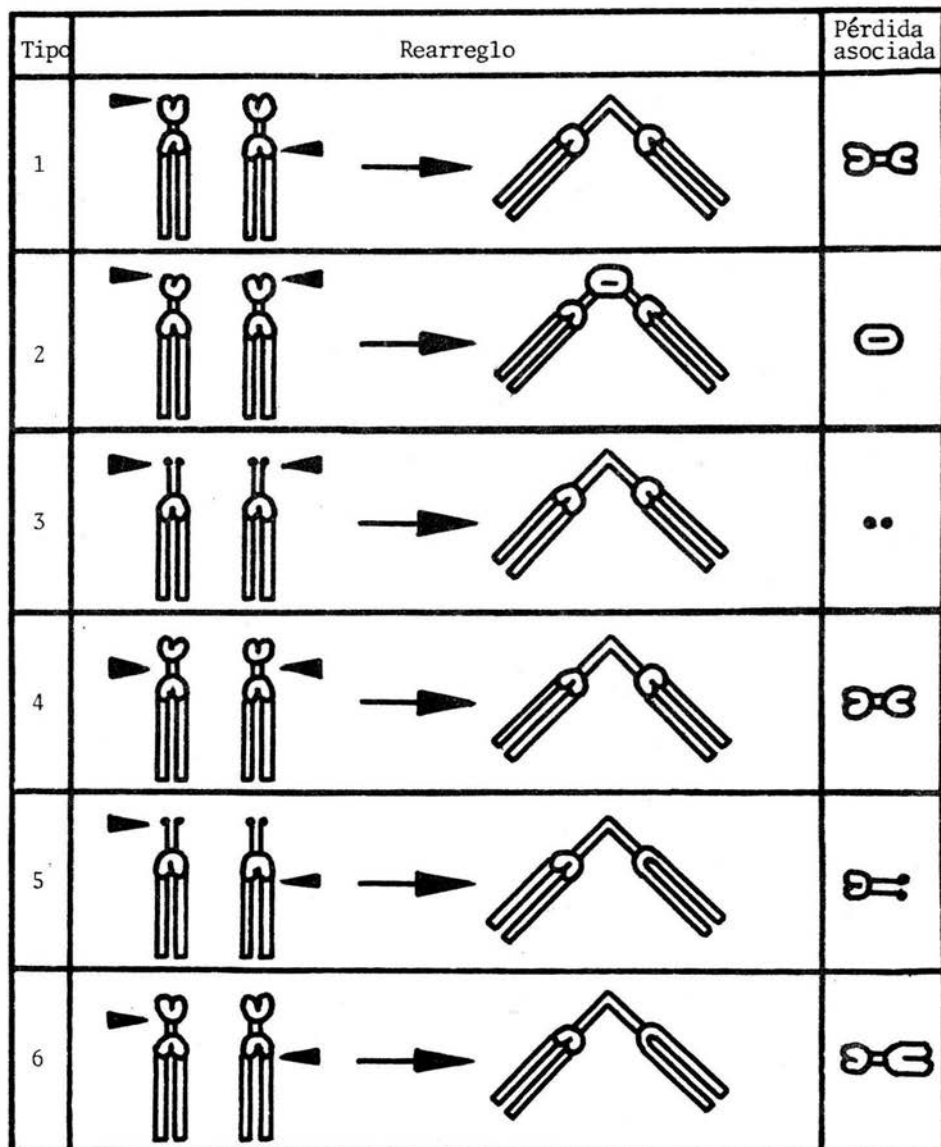


Fig. 12. Posibles mecanismos de intercambio Robertsoniano que resultan en la fusión de brazos completos. \blacktriangleright = puntos de rompimiento; \ominus = heterocromatina constitutiva. Redibujado de John y Freeman (1975) p. 124.

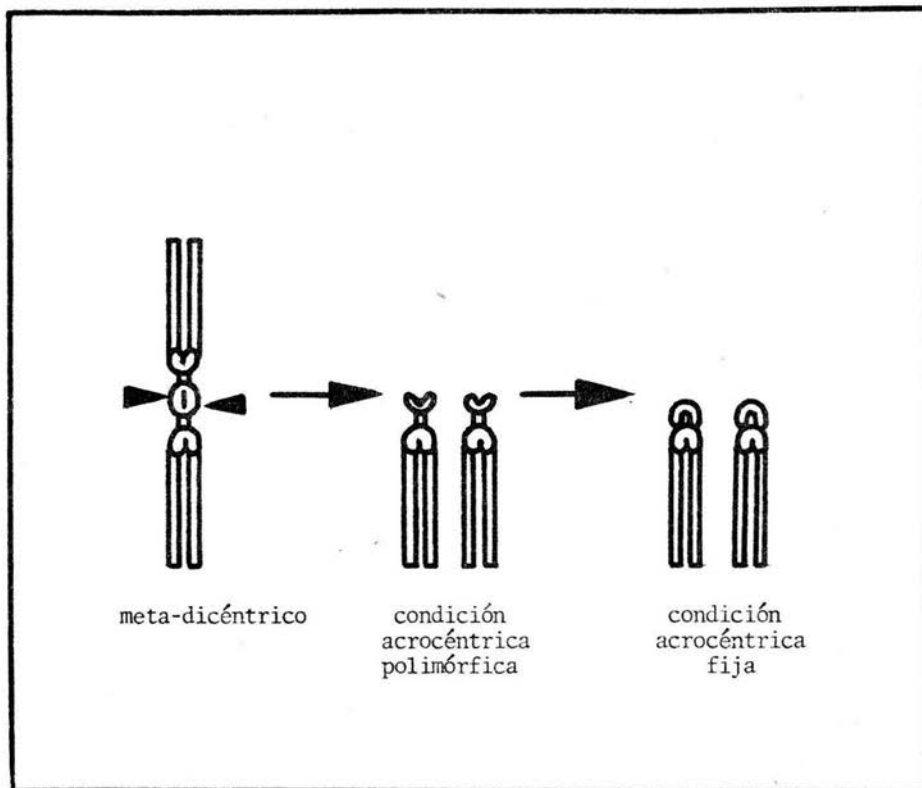


Fig. 13. Posible mecanismo de fisión a partir de un cromosoma meta-dicéntrico. Los productos polimórficos del rearrreglo muestran pequeños brazos en el extremo centromérico; probablemente, cuando la fisión se torna fija, esas pequeñas proyecciones se doblan sobre el brazo principal.

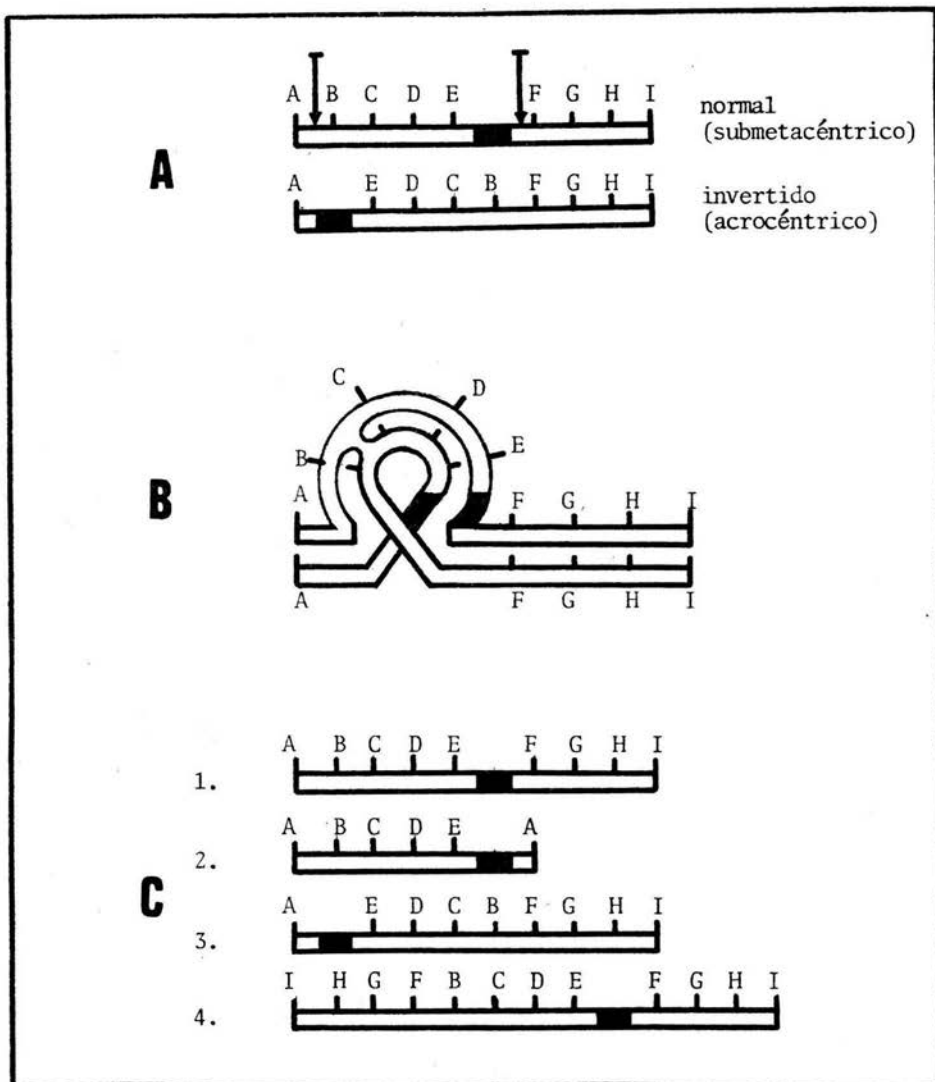


Fig. 14. Diagrama de un par cromosómico heterocigoto para una inversión - pericéntrica. A. puntos de rompimiento, B. formación de quiasmas dentro - del asa de inversión, C. algunos productos resultado del entrecruzamiento dentro del asa de inversión: 1.normal, 2.deletado, 3.invertido,4.duplicado.

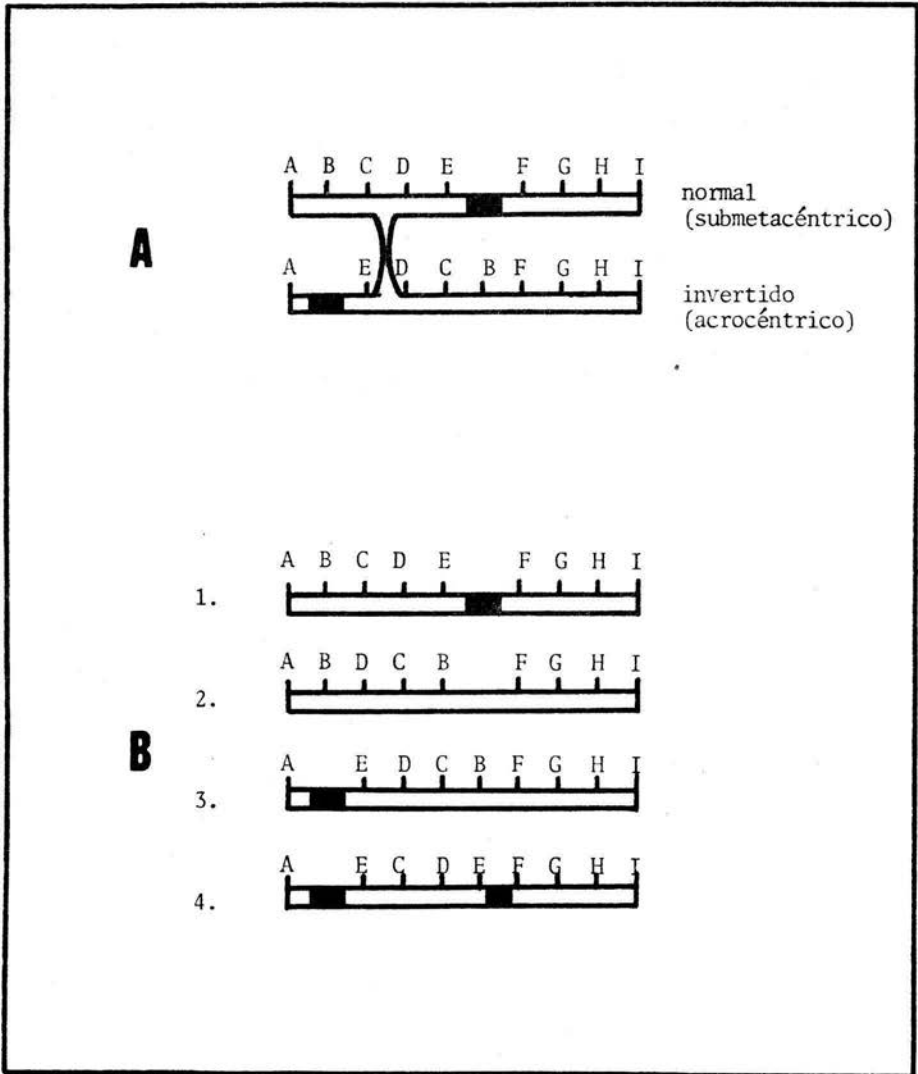


Fig. 15. Esquema que muestra: A. heterosinapsis de un par cromosómico heterocigoto para una inversión pericéntrica, con un quiasma; B. productos del entrecruzamiento dentro de los segmentos invertidos heterosinapsados: 1. normal, 2. acrocéntrico, 3. invertido, 4. dicéntrico.

poblaciones del centro de México. Sin embargo, otros estudios (Sites y Greenbaum, 1983; Sites et al., 1987; Thompson y Sites, 1986) sugieren - que S. grammicus tiene una estructura poblacional altamente panmíctica y carece de niveles de endogamia y deriva genética lo suficientemente altos como para permitir una oportunidad para la fijación de un rearreglo fuertemente subdominante (negativamente heterótico). Si este es el caso, este tipo de rearreglos nunca podría establecerse y la especiación - cromosómica no ocurriría ni por el modelo estasisipátrico ni el de cascada ni por ningún otro que sustente sus fundamentos asumiendo la fijación de rearreglos fuertemente heteróticos (Porter y Sites, 1986; Sites y Moritz, 1987). Más aún, Porter y Sites (1985, 1986, 1987) sostienen que muchos de los polimorfismos de S. grammicus no son fuertemente subdominantes y por ende no pueden funcionar como mecanismos de aislamiento postcigótico en zonas híbridas. Lo que concuerda con los datos cromosómicos de los machos heterocigotos para uno o dos rearreglos por fisión, fusión o inversión pericéntrica: no parecen sufrir problemas meióticos (Porter y Sites, 1985, 1987; y esta disertación), lo que sugiere que los rearreglos simples producen polimorfismos cuyos efectos meióticos son neutros. Los rearreglos cromosómicos simples con suficientes efectos meióticos como para producir una barrera efectiva contra el flujo genético únicamente pueden fijarse en demos muy pequeños ($10 \cong n \leq 20$) sin flujo genético (v.g. Chesser y Baker, 1986; Hedrick y Levin, 1984; Lande, 1979, 1985 ; Slatkia, 1981; Walsh, 1982). Es necesario disponer de muchos datos - meióticos de zonas híbridas para poder establecer una comparación que nos permita obtener conclusiones definitivas a este respecto. Es posible que este tipo de rearreglos neutrales o sólo con nimios efectos meió

ticos no requiera de una estructura poblacional extremadamente subdividida para fijarse y que sólo los efectos acumulativos de una serie de tales rearrreglos podrían establecer una barrera al flujo genético entre poblaciones cariotípicamente discrepantes (Walsh, 1982; White, 1978b).

De acuerdo al modelo de especiación en cascada (véase postulado c en la sección "Antecedentes") en un citotipo cromosómicamente intermedio - como F5, los rearrreglos ocurrirían tan poco frecuentemente que los mecanismos meióticos correctivos no tendrían oportunidad para evolucionar, implicando que sólo los citotipos más derivados tienen alguna posibilidad real de aislamiento y que el flujo genético a través de una zona de contacto, por ejemplo FM2 x S, debería ser mucho más restringido que a través de zonas como F5+6 x S ó F6 x F5. Esta predicción discuerda con el hecho de que las lagartijas macho de este y otros estudios (v.g. Porter y Sites, 1985, 1987) no manifiestan mala-segregación meiótica, lo que sugiere que tales rearrreglos no poseen serios efectos meióticos cuando ocurren como polimorfismos cromosómicos.

Modos alternativos de especiación

Un modelo alternativo de especiación es el de "homología monobraquial" (véase v.g. Moritz, 1986). Este modelo teoriza un mecanismo conducente a la fijación de fusiones ligeramente subdominantes o neutrales de diferentes combinaciones de cromosomas en poblaciones aisladas. Cada fusión céntrica causa muy pocas complicaciones meióticas (o ninguna), y en consecuencia puede fijarse por medio de una débil deriva genética en demos de tamaños medios. Cuando un demo que ha sufrido este proceso esta

blece contacto secundario con otra población que es fija por fusiones de brazos cromosómicos en combinaciones distintas pero que involucran uno o más de los mismos brazos, los híbridos resultantes (heterocigotos para dos o más fusiones que comparten al menos un brazo cromosómico) pueden sufrir de una fertilidad severamente reducida infligida por la mala-segregación de los tetravalentes o multivalentes de mayor orden que se forman en meiosis (Gropp, et al., 1972, 1982; Gropp y Winking, 1981; Searle, 1984). No se conocen en el complejo S. grammicus hibridaciones que produzcan homologías monobraquiales, pero tampoco se tiene la certidumbre de que no existan homologías braquiales si no se dispone de datos de bandas G.

Otra posibilidad es el modelo de "coadaptación" (Shaw, 1981), este asume que las barreras al flujo genético en zonas híbridas surgen de la disrupción de complejos genéticos coadaptados causada por alteraciones en los patrones de recombinación de los híbridos cromosómicos F_1 . El modelo sugiere que los cambios cromosómicos que trastornan los patrones de recombinación (tales como las inversiones pericéntricas) se fijan en demos que pueden ser pequeños o grandes. En cada población gradualmente se forma un grupo distinto de genes ligados adaptado a un ambiente particular. Los híbridos producto del contacto secundario muestran cambios en la ubicación de los quiasmas de los bivalentes heterocigotos, lo cual parece perturbar el balance interno de los cromosomas y produce una reducción severa en la fertilidad después de la generación F_1 (Sites y Moritz, 1987). Para evaluar la validéz de este modelo en el complejo S. grammicus sería necesario inquirir acerca de los patrones de recombi-

nación tanto dentro de las poblaciones como en zonas híbridas.

CONCLUSIONES

1. F5 se distribuye en bosques de encino y encino-pino a lo largo de un sistema montañoso que incluye parte de las sierras de Zacualtipán y de Huauchinango. Limita al SO con FM2, y posiblemente podría entrar en contacto al N con F5+6 y al O con FM3, sus límites al E pueden estar determinados por el cinturón encino-pino de la Sierra Madre Occidental.
2. Para dilucidar si F5 es un citotipo de origen mono- o polifilético - son necesarios estudios citogenéticos comparativos (bandas G y C) que evidencien fehacientemente posibles homologías cromosómicas.
3. Se encontraron tres distintos polimorfismos simples: (a) fisión en el par 1 [F5(P1)], (b) fusión en el par 5 [F5(fu)], y (c) inversión pericéntrica en el par 4 [F5(IP-4)]. Todos ellos produjeron espermatocitos secundarios normales, lo que sugiere que son rearrreglos de efectos meióticos neutros que quizás podrían ser mantenidos en la población mediante tasas más elevadas de mutación que el promedio para esos rearrreglos y/o por una ligera heterosis positiva.
4. Los esperados trastornos meióticos en los polimorfismos por inversión pericéntrica podrían ser soslayados mediante sistemas reductores o supresores del entrecruzamiento dentro de los segmentos invertidos, ya sea por reducción y/o desplazamiento de quiasmas o por heterosinapsis sin formación de asa de inversión.

5. La distribución de los citotipos de S. grammicus parece concordante - con los modelos de especiación estasiopátrica, pero existen serias incon - sistencias en cuanto a la fijación de rearrreglos con fuerte heterosis - negativa en poblaciones panmícticas como la que este complejo de razas parece tener (los niveles de endogamia y deriva genética no parecen ser idóneos para el establecimiento de tales rearrreglos).
6. La evidencia disponible acerca de los rearrreglos cromosómicos simples no parece apoyar la idea de que pudieran producir aislamiento genético y en consecuencia especiación en el complejo S. grammicus, aunque aún hacen falta muchos datos meióticos especialmente de zonas híbridas.
7. La información hasta ahora disponible acerca de la distribución, ori - gen y comportamiento genético de los polimorfismos cromosómicos de S. grammicus no permiten elegir concluyentemente entre hermenéuticas posi - tivamente heteróticas o selectivamente neutrales para explicar su ocu - rrencia y fijación.
8. Es factible que la fijación de rearrreglos cromosómicos neutrales o con ligera heterosis negativa en poblaciones aproximadamente panmícti - cas (mediante homologías monobraquiales) pueda dar lugar eventualmente a una barrera al flujo genético como resultado de un contacto secunda - rio entre citotipos cariotípicamente disímiles. Empero, tales homolo - gías monobraquiales no han sido reportadas en S. grammicus hasta ahora.
9. Es posible que la formación de una barrera al flujo genético en zonas híbridas pueda resultar a causa de una disrupción en los patrones de - recombinación de los híbridos heterocigotos de F_1 . Hasta ahora no existen datos que apoyen lo anterior en el complejo S. grammicus.

APENDICE I

Relación de especímenes examinados en las trece poblaciones del estado de Hidalgo (AGA= número de catálogo Arturo González Alonso).

1. ENE de Zoquizoquipan: AGA0308-0309; 2. SO de Zoquizoquipan: AGA0312-0313; 3. Orilla NE de la presa El Tejocotal: AGA0310-0311; 4. E de Ixmiquintla: AGA0316-0318; 5. 5.9 km SO de Tianguistengo: AGA0324; 6. 4 km - NO de Zoquizoquipan: AGA0327; 7. 2 km SO de Los Alumbres: AGA0365, AGA0367-369; 8. E de Los Alumbres: AGA0370; 9. 3 km ENE Los Arcos: AGA0362-0363, AGA0371-0377; 10. 3 km NNE de Singuilucan: AGA0366, AGA0461-463 ; 11. 1 km SSE de Las Lajas: AGA0383-0385; 12. 1.5 km O de Mirasoles: AGA0470; 13. 2.5 km S de Santiago Tulantepec: AGA0407-0411, AGA0413-0414 , AGA0436-0438, AGA0479-0480, AGA0482, AGA0484-0487, AGA0492-0494.

APENDICE II

Relación de figuras	página
Fig. 1. Distribución del complejo <u>Sceloporus grammicus</u>	5
Fig. 2. Diagramas cariotípicos de los citotipos de <u>S. grammicus</u>	6
Fig. 3. Distribución del citotipo F5.	10
Fig. 4. Cariotipo mitótico y diacinesis del citotipo F5.	18
Fig. 5. Cariotipo mitótico y diacinesis del citotipo S.	19
Fig. 6. Distribución actualizada del citotipo F5.	20
Fig. 7. Cariotipos mitóticos y diacinesis de los polimorfismos.	23
Fig. 8. Brazos diminutos de los productos de fisión del par 1.	24
Fig. 9. Espermatocitos secundarios del polimorfismo por fisión del par 1.	26
Fig. 10. Espermatocitos secundarios del polimorfismo por fusión del par 5.	27
Fig. 11. Espermatocitos secundarios del polimorfismo por inversión pericéntrica del par 4.	28
Fig. 12. Esquema de los posibles mecanismos de intercambio Robertsoniano (fusión).	39
Fig. 13. Esquema de un posible mecanismo de fisión.	40
Fig. 14. Diagrama del proceso de entrecruzamiento en la inversión pericéntrica dentro del asa de inversión.	41
Fig. 15. Esquema de los productos de heterosinápsis.	42

TABLAS

Tabla 1. Localidades muestreadas.	17
---	----

BIBLIOGRAFIA

- Baker, R.J. 1981. Chromosome flow between chromosomally characterized taxa of a volant mammal, Uroderma bilobatum (Chiroptera: Phyllostomatidae). Evolution 35(2): 296-305.
- _____ and J.W. Bickham. 1986. Speciation by monobrachial centric fusions. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 83: 8245-8248.
- _____, R.K. Chesser, B.F. Koop, and R.A. Hoyt. 1983. Adaptive nature of chromosomal rearrangements: differential fitness in pocket gophers. Genetica 61: 161-164.
- _____, A.L. Gardner, and J.L. Patton. 1972. Chromosomal polymorphism in the phyllostomid bat, Mimon crenulatum (Geoffroy). Experientia 28: 969-970.
- _____, M.W. Haiduk, L.W. Robbins, A. Cadena, and B.F. Koop. 1982. Chromosomal studies of South American bats and their systematic implications. Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecol. 6: 303-327.
- _____, S.L. Williams, and J.L. Patton. 1973. Chromosomal variation in the plains pocket gopher, Geomys bursarius major. J. Mammal. 54: 765-769.
- Barton, N. 1979. Gene flow past a cline. Heredity 43: 333-339.
- Bass, R.A. 1979. Chromosomal polymorphism in cardinals Cardinalis cardinalis. Can. J. Cytol. 21: 549-553.
- Baverstock, P.R., M. Gelder, and A. Jahnke. 1983. Chromosome evolution in Australian Rattus -G- banding and hybrid meiosis. Genetica 60:93-103.

- Bickham, J.W. 1984. Patterns and modes of chromosomal evolution in reptiles. In Chromosomes in evolution of eukaryotic groups, Vol. II (A.K. Sharma and A. Sharma, eds.), pp. 13-40, C.R.C. Press, Boca Raton , Florida, USA.
- _____ and R.J. Baker. 1980. Reassessment of the nature of chromosomal evolution in Mus musculus. Syst. Zool. 29: 159-162.
- Bush, G.L. 1981. What do we really know about speciation ?. In Perspectives and evolution, R. Milkman (ed.), pp. 119-128.
- Cole, C.J. 1970. Karyotypes and evolution of the spinosus group of lizards in the genus Sceloporus. Am. Mus. Novit. No. 2431, pp. 19-21.
- _____.1971. Karyotypes of the five monotypic species groups of lizards in the genus Sceloporus Am. Mus. Novit. No. 2450, pp. 8, 15.
- _____, and C.R. Leavens. 1971. Chromosome preparations of amphibians and reptiles: improved technique. Herpetol. Rev. 3: 102.
- _____, C.H. Lowe, and J.W. Wright. 1967. Sex chromosomes in lizards. Science 155: 1028-1029.
- Chesser, R.K. , and R.J. Baker. 1986. On factors affecting the fixation of chromosomal rearrangements and neutral genes: computer simulations. Evolution 40: 625-632.
- Forejt, J. 1979. Meiotic studies of translocations causing male sterility in the mouse. II. Double heterozygotes for Robertsonian translocations. Cytogenet. Cell. Genet. 23: 163-170.
- García de M., E. , y Z. Falcón de G. 1974. Nuevo Atlas Porrúa de la República Mexicana. Ed. Porrúa, México, D.F., 197 p.

- Greenbaum, I.F., and M.J. Reed. 1984. Evidence for heterosynaptis pairing of the inverted segment in pericentric inversion heterozygotes of the deer mouse (Peromyscus maniculatus). Cytogenet. Cell Genet. 38: 106-111.
- Gropp, A. and H. Winking. 1981. Robertsonian translocations: cytology , meiosis, segregation patterns and biological consequences of heterozygosity. Symp. Zool. Soc. Lond. 47: 141-181.
- _____, _____, and C. Redi. 1982. Consequences of Robertsonian heterozygosity: segregational impairment of fertility versus male-limited sterility. In Genetic control of gamete production and function, P.G. Crosignan, B.L. Rubin and M. Fraccino (eds.) , London-Toronto-Sidney, Acad. Press, N.Y., San Francisco, USA.
- _____, _____, L. Zech, and H.J. Müller. 1972. Robertsonian chromosomal variation and identification of metacentric chromosomes in feral mice. Chromosoma 39: 265-288.
- Hall, W.P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation, and evolution of the crevice using species of Sceloporus (Sauria, Iguanidae). Ph. D. dissertation, Harvard Univ. , 193 p.
- _____. 1980. Chromosomes, speciation, and evolution of Mexican iguanid lizards. Natl. Geogr. Soc. Res. Rep. 12(1971):304-329.
- _____. 1983. Modes of speciation and evolution of the sceloporine iguanid lizards. I. Epistemology of the comparative approach and introduction to the problem. In Advances in herpetology and evolutionary biology (A.E. Rhodin and K. Miyata, eds.), pp. 643-679, Mus. Comp. Zool., Cambridge, Massachusetts, USA.

- _____, and R.K. Selander. 1973. Hybridization of karyotypically differentiated populations in the Sceloporus grammicus complex (Iguanidae). Evolution 27: 226-242.
- Hedrick, P.W. 1981. The establishment of chromosomal variants. Evolution 35: 322-332.
- _____, and D.A. Levin. 1984. Kin-founding and the fixation of chromosomal variants. Amer. Nat. 124: 789-797.
- John, B. 1981. Chromosome change and evolutionary change: a critique. In Evolution and speciation, essays in honor of M.J.D. White (W.R. Atchley and D. Woodruff, eds.), pp. 23-51, Cambridge Univ. Press.
- _____, and M. Freeman. 1975. Causes and consequences of Robertsonian exchange. Chromosoma 52: 123-136.
- King, M. 1981. Chromosome change and speciation in lizards. In Evolution and speciation, essays in honor to M.J.D. White (W.R. Atchley and D. Woodruff, eds.), pp. 262-285, Cambridge Univ. Press, London.
- _____. 1984. Karyotypic evolution in Gehyra (Gekkonidae: Reptilia). IV Chromosome change and speciation. Genetica 64: 101-144.
- Koop, B.F., R.J. Baker, and H.H. Genoways. 1983. Numerous chromosomal polymorphisms in a natural population of rice rats (Oryzomys, Cricetidae). Cytogenet. Cell Genet. 35: 131-135.
- Lande, R. 1979. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. Evolution 33: 234-251.
- _____. 1985. The fixation of chromosomal rearrangements in a subdivided population within local extinction and colonization. Heredity 54: 323-332.

- Lee, M.R. 1969. A widely applicable technique for direct processing of bone marrow for chromosomes of vertebrates. Stain Tech. 44: 155-158.
- McBee, K., J.W. Bickham, and J.R. Dixon. 1987. Male heterogamety and chromosomal variation in Caribbean geckos. J. Herpetol. 21: 68-71.
- Moritz, C. 1986. The population biology of Gehyra (Gekkonidae): chromosome change and speciation. Syst. Zool. 35: 46-67.
- Patton, J.L. 1967. Chromosome studies of certain pocket mice, genus Perognathus (Rodentia: Heteromyidae). J. Mammal. 48: 27-37.
- _____. 1971. Possible genetic consequences of meiosis in pocket gopher (Thomomys bottae) populations. Experientia 27: 593-595.
- _____, and S.W. Sherwood. 1983. Chromosome evolution and speciation in rodents. Annu. Rev. Ecol. Syst. 14: 139-158.
- Porter, C.A. and J.W. Sites, Jr. 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. Cytogenet. Cell Genet. 39: 250-257.
- _____ and _____. 1986. Evolution of Sceloporus grammicus complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico: population cytogenetics. Syst. Zool. 35(3): 334-358.
- _____ and _____. 1987. Evolution of Sceloporus grammicus complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. II. Studies on rates of nondisjunction and the occurrence of spontaneous chromosomal mutations. Genetica 75: 131-144.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México, D.F., 432 p.
- Sáez, F.A. y H. Cardoso. 1978. Citogenética básica y biología de los cromosomas. Monogr. 20, Ser. Biol., Sec. Gral. OEA, Wash., D.C., 124 p.

- Searle, J.B. 1984. Nondisjunction frequencies in Robertsonian heterozygotes from natural populations of the common shrew, Sorex araneus L. Cytogenet. Cell. Genet. 38: 265-271.
- _____. 1984. Hybridization between Robertsonian karyotypic races of the common shrew Sorex araneus. Experientia 40: 876-878.
- Shaw, D. 1981. Chromosomal hybrid zones in orthopteroid insects. In Evolution and speciation, essays in honor to M.J.D. White (W. Atchley and D. Woodruff, eds.), pp. 146-170, Cambridge Univ. Press, London.
- _____, P. Wilkinson, and D.J. Coates. 1983. Increased chromosomal mutation rate after hybridization between two new subspecies of grasshoppers. Science 220: 1165-1167.
- Shields, G.F. 1976. Meiotic evidence for pericentric inversion polymorphism in Junco(Aves). Can. J. Genet. Cytol. 18: 747-751.
- Sites, J.W., Jr. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. I. Chromosome polymorphisms. Evolution 37(1): 38-53.
- _____. 1986. Chromosomal variation in Sceloporus grammicus, what does that mean ?. In Memorias del IV curso y simposio int. biol. Cont. Agosto 1986, ENEPI-UNAM-UPN-SEDUE, pp. 133-145.
- _____, J.L. Camarillo, A. González-A., F. Mendoza-Q., L.J. Ramos, M. Mancilla-M., and G. Lara-G. 1988. Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the Sceloporus grammicus complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. Herpetologica 44: 297-307.
- _____, and J.R. Dixon. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard Sceloporus grammicus from northeastern Mexico, with comments on its evolutionary implications and the status of S. g. disparilis. J. Herpetol. 15(1): 59-69.

- _____, and I.F. Greenbaum. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. II. Allozyme variation. Evolution 37: 54-65.
- _____, and C. Moritz. 1987. Chromosomal evolution and speciation revised. Syst. Zool. 36(2): 153-174.
- _____, C.A. Porter, and P. Thompson. 1987. Genetic structure and chromosomal evolution in the Sceloporus grammicus complex. Natl. Geog. Soc. Res. Rep. 3(3): 343-362.
- Slatkin, M. 1981. Fixation probabilities and fixation times in a subdivided population. Evolution 35: 477-488.
- Smith, H.M. 1939. Mexican and Central American lizards of the genus Sceloporus. Bull. Field Mus. Nat. Hist. Zool. Ser. 26(445): 1-397.
- _____. and E.H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. Smithsonian Inst., U.S. Nat. Mus. Bull. 119: 1-253.
- Spirito, F., C. Rossi, and M. Rizzoni. 1983. Reduction of gene flow due to the partial sterility of heterozygotes for chromosome mutation. I. Studio on a "neutral" gene flow not linked to the chromosomal mutation in a two model population. Evolution 37: 785-797.
- Stanfield, W.D. 1980. Genetica. McGraw-Hill, D.F., México, pp. 162-184.
- Thompson, P. and 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.
- Walsh, J.B. 1982. Rate of accumulation of reproductive isolation by chromosomal rearrangements. Amer. Nat. 120: 510-532.

- Webster, T.P., W.P. Hall, and E.E. Williams. 1972. Fission in the evolution of a lizard karyotype. Science 177: 611-613.
- White, M.J.D. 1968. Models of speciation. Science 159: 1065-1070.
- _____. 1978a. Modes of speciation. W. H. Freeman, San Francisco, USA.
- _____. 1978b. Chain processes in chromosomal speciation. Syst. Zool. 27: 285-298.
- Woodruff, R.C., J.N. Thompson, Jr. , and R.F. Lyman. 1979. Intraspecific hybridization and the release of mutator activity. Nature 278: 277-279.
- Wurster, D.H. and K. Benirschke. 1968. Chromosome studies in the superfamily Bovoidea. Chromosoma (Berl.) 25: 152-171.
- _____ and _____. 1970. Indian muntjac, Muntiacus muntjak : a deer with a low diploid chromosome number. Science 168: 1364-1366.