



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
"IZTACALA"**

**"CONDICION CITOGENETICA DE *Sceloporus grammicus*
(SAURIA: PHRYNOSOMATIDAE) EN SANTUARIO MAPETHE,
ESTADO DE HIDALGO, MEXICO"**

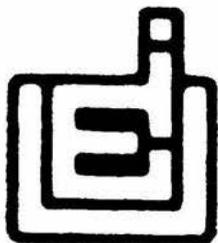
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

IRENE GOYENECHEA MAYER-GOYENECHEA



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. México

1993



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.

CONTENIDO

Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Resumen	iv
INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES	5
Citotipos	7
Modelos de especiación	8
Modelo de especiación en Cascada	11
Modelo de especiación Alopátrico	15
Modelo de especiación de Interacción Mínima	16
Zonas Híbridas	17
Morfología del Cromosoma 2	18
Justificación	24
OBJETIVOS	25
AREA DE ESTUDIO	26
Localización	26
Vegetación	26
Clima	28
METODOLOGIA	29
RESULTADOS y DISCUSION	34
Cromosoma 2	38
Citotipos en Contacto	39
Cariotipos	40
Terreno I	43
Terreno II	49
Terreno III	51
Frecuencias Cromosómicas	55
Polimorfismos Cromosómicos	57
Zona Híbrida	58
Implicaciones Evolutivas	61
Comentario Taxonómico	70
CONCLUSIONES	73
RECOMENDACIONES	75
GLOSARIO	76
LITERATURA CITADA	79

A la memoria de mi abuelo **José Luis**,
quien supo lo que es ser
"Un Biólogo en Pachuca".

Con profundo cariño a mis padres *José Francisco e Irene*, quienes me han permitido ser lo que soy, por apoyarme en todo y compartir conmigo los sueños, que poco a poco voy realizando.

A mis hermanas *Claudia y Adriana*, con quienes he compartido y vivido momentos inolvidables.

A **Jesús**, con quien espero recorrer
grandes distancias, ...
...Te amo.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecer a mi Director de Tesis, el Dr. Oscar Flores Villela, por la asesoría brindada al trabajo. Asimismo, agradezco a los miembros del jurado M. en C. Martha O. Salcedo Alvarez, Biol. Ma. Eugenia Heres Pulido, M. en C. Ramón V. Moreno Torres y Biol. Manuel Mandujano Piña quienes revisaron el manuscrito, haciendo comentarios que lo enriquecieron.

Al Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias UNAM, donde realicé todo el trabajo de tesis y al laboratorio de Biología Molecular de la Facultad de Ciencias donde utilicé la centrifuga.

A Fernando Mendoza Quijano, el cual me introdujo en el tema y sugirió el área de estudio, gracias indirectamente a su madre, quien es oriunda de Santuario Mapethé, pues fue por el cariño que Fernando le tiene al lugar que surgió el interés.

El Biol Arturo González Alonso me asesoró en las etapas preliminares del trabajo de tesis.

Agradezco al Dr. Jack W. Sites Jr. y Dr. Kent M. Reed por adiestrarme en las técnicas, por su valiosa experiencia en la interpretación de los cariotipos, por todas sus sugerencias, asesoría y ayuda. Gracias también a ellos y a Elisabeth Arévalo por hacerme sentir "uno de los suyos" en la estancia en Pachuca.

Varias personas me acompañaron en los viajes de recolecta, Fernando Mendoza Quijano, Efraín Hernández García, Oscar Flores Villela, Miriam Benabib Nisbaum, Jesús M. Castillo Cerón, Juan A. Elu García, Dan G. Mink, José Fco. Goyenechea e Irene M. de Goyenechea, gracias a todos pues su contribución fue muy valiosa, pero quiero agradecer muy especialmente a Mario Mancilla Moreno, quien recolectó la mayoría de los organismos procesados, pues sin su ayuda en campo no hubiera sido posible este trabajo, además de asistirme en el trabajo de laboratorio siempre que pudo.

Las siguientes personas me asesoraron en diversos aspectos: Biol. América Castañeda en la parte estadística, M. en C. Hugo Ponce Ullóa en el adiestramiento en el manejo del fotomicroscopio, M. en C. Armando Luis Martínez en la computadora. Jack W. Sites Jr., Kent M. Reed, Fernando Mendoza Quijano, Arturo González Alonso y Mario Mancilla Moreno me facilitaron bibliografía muy valiosa. El Biol Jesús M. Castillo Cerón realizó los mapas y algunas de las figuras, corrigió el manuscrito y lo editó para impresión, me auxilió en todas las etapas del trabajo, además de la paciencia brindada cuando estaba a punto de estallar.

La Dirección General de Asuntos del Personal Académico DGAPA proporcionó apoyo financiero mediante una beca tesis. Los Dres. Sites y Reed me proporcionaron todo el material de laboratorio y reactivos para la realización de este trabajo. El Bufete de Investigaciones Biológicas A.C. "BIBAC" ofreció apoyo logístico en diversas etapas del trabajo. La Lic. América Landa me simplificó la tramitación de la revisión de estudios.

De manera especial quiero agradecer al VIVARIO donde realicé mi servicio social y crecí mi gusto por los reptiles, y por supuesto a Enrique Godínez y Amaya González por permitirme utilizar un pedazo de su lugar y por su amistad.

Agradezco a mis muy queridas amigas Mónica Uribe y Blanca Estela García por todos estos años de amistad y apoyo. A mis amigas de la ENEP Iztacala Ma. Ela Martínez, Ma. Cristina Castañeda y Bertha L. Pérez por brindarme su apoyo y amistad. A mis inseparables amigos Jesús M. Castillo Cerón, Carlos A. López González, Gerardo Sánchez Rojas y Juan A. Elu García por su amistad. A todos los miembros de la familia Goyenechea y Mayer-Goyenechea por su apoyo constante.

Finalmente, deseo agradecer profundamente a todas las personas que de alguna manera me ayudaron en la realización de este trabajo y que por falta de memoria olvidó mencionar.

RESUMEN

*Se registraron 20 fenotipos cromosómicos diferentes correspondientes a los citotipos F5 y FM1 de **Sceloporus grammicus** en la localidad Santuario Mapethé, recolectados en tres terrenos, observándose una zona de hibridación entre estos, lo que se confirmó por la existencia de híbridos y retrocruzas. Estos datos confirman y amplían los resultados de trabajos anteriores, de que existen más zonas híbridas dentro del área de distribución de la especie así como la idea de que dentro del complejo **Sceloporus grammicus** se siguen dando procesos de especiación. Se discuten los modelos de especiación propuestos para la especie. Se presenta un comentario taxonómico sobre la situación del complejo.*

INTRODUCCION

La lagartija *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae; Frost y Etheridge 1989), es un caso excepcional, posiblemente es el vertebrado no mamífero más variable cromosómicamente (Sites, 1983; Sites *et al.* 1987) pues presenta una gran diversidad cromosómica con una alta variabilidad debida aparentemente a mutaciones Robertsonianas (fusiones céntricas y/o fisiones; Gorman, 1973 y Paull *et al.*, 1976).

Sceloporus grammicus se encuentra formando un complejo que ha cobrado importancia tanto taxonómica como evolutiva debido a su gran distribución geográfica y porque presenta varias razas cromosómicas (citotipos) que difieren de las subespecies propuestas morfológicamente; es un ejemplo de especie con alto grado de polimorfismos cromosómicos (Sites, 1982, 1983) y representa un ejemplo de ortoselección cariotípica pues se cree que la evolución de la especie ha sido lineal. Además, donde entran en contacto dos o más citotipos, se forman zonas híbridas estrechas (Hall, 1973; Hall y Selander, 1973; Porter y Sites, 1985; Arévalo *et al.*, 1991).

Debido a que estas lagartijas son generalmente abundantes, conspicuas y fáciles de recolectar, son un buen recurso para investigar problemas que tienen que ver con la estructura de la población, el origen y la fijación mutacional de nuevos rearrreglos cromosómicos y el posible papel de tales rearrreglos en la especiación (Arévalo, *et al.* 1991).

La distribución del complejo *S. grammicus* tiene sus límites en la región sur de Texas en el Valle del Río Bravo, y en las Sierras de Oaxaca; pero se ha observado que

la variabilidad cariotípica es muy alta en la parte central de México (Sites, 1983; Porter y Sites 1985; Arévalo *et al.*, 1991; Figs. 1 y 2).

A lo largo de su distribución geográfica, se han descrito tres subespecies: *S. g. grammicus* Wiegmann en la Sierra Madre del Sur en los Estados de Guerrero y Oaxaca; *S. g. microlepidotus* Wiegmann que se distribuye en la planicie Mexicana en los Estados de Jalisco, Guanajuato, Hidalgo y Oaxaca; y *S. g. disparilis* Stejneger distribuida en el norte del país, desde Hidalgo, Guanajuato y Zacatecas, hasta Chihuahua y el sur de Texas (Smith, 1939,; Smith y Taylor, 1950). Las subespecies *S. g. disparilis* y *microlepidotus* han sido consideradas como sinónimos, con base en datos bioquímicos y morfométricos (Sites y Dixon, 1981), además, los mismos autores describen una nueva subespecie del sur del Estado de Tamaulipas *S. g. tamaulipensis*. Por lo tanto, las tres subespecies válidas son: *S. g. grammicus*, *S. g. microlepidotus* y *S. g. tamaulipensis*.

Lara-Góngora (1983) propone dos nuevas especies dentro del rango de *S. g. microlepidotus* con base en estudios morfométricos y de foliosis: *S. anahuacus* y *S. palaciosi* (que corresponden a dos razas cromosómicas).

Es por esto que estudios más profundos, citogenéticos y bioquímicos ayudarán para el reconocimiento o validez de las especies propuestas, así como para esclarecer el posible modo de evolución de éstas.

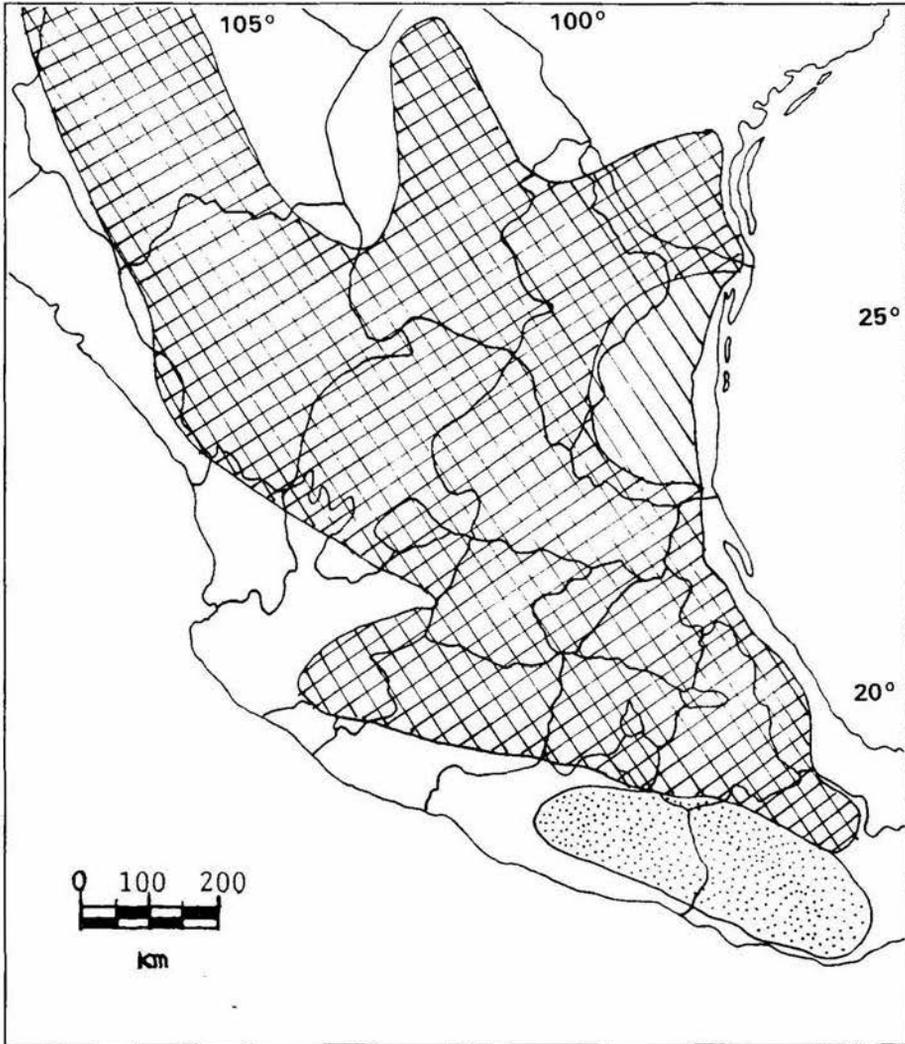


Fig. 1. Distribución del complejo *Sceloporus grammicus*; se distinguen las tres subespecies reconocidas (Adaptado de Sites y Dixon, 1981; González, 1989):

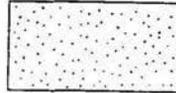
S.g. tamaulipensis,



S.g. microlepidotus,



S.g. grammicus.



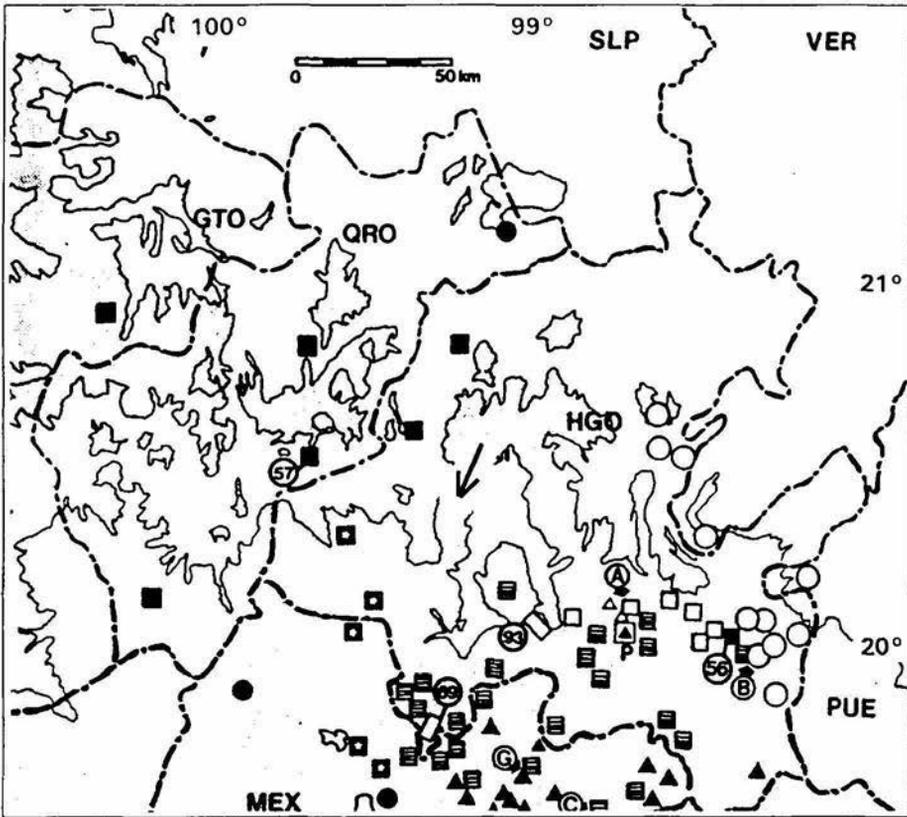


Fig. 2. Ubicación de los citotipos de *Sceloporus grammicus* en la parte central de su área de distribución; tomado de Arévalo *et al.* (1991). Se hace énfasis en el Estado de Hidalgo, donde se puede observar que la región Oeste está poco estudiada.

▲▲ S
○ F5
■ F5 + 6
● F6

■ FM1
■ FM2
□ FM3
A-G: Zonas híbridas
→ Santuario Mapethé

56: Huasca
57: 5 Km S Vizarrón
69: 2.8 Km SE Tepeji del Río
93: Fray Francisco

ANTECEDENTES

Las especies que conforman el género *Sceloporus* presentan una gran variabilidad cariotípica, con números diploides que van de $2n = 22\text{♀}-46\text{♀}$, (Sites *et al.*, 1992), donde *Sceloporus grammicus* es la especie que exhibe la mayor variación.

Hall (1973, 1980), es el primero en estudiar con detalle a *Sceloporus grammicus* citogenéticamente. Describe siete citotipos (razas cromosómicas) distintos en lo que se conoce como una sola especie morfológica (Smith y Taylor, 1950), con números diploides que van de $2n = 32$ a $2n = 46$ dispuestos parapátricamente a lo largo de su área de distribución geográfica, designados como **S**, **P1**, **F6**, **F5**, **F5 + 6**, **FM1**, **FM2**. Hall (1973) y Hall y Selander (1973), registran tres zonas híbridas estrechas entre los citotipos **S** y **FM2** (Teotihuacán, Estado de México), **P1** y **F6** (Amecameca, Estado de México) y **S** y **F6** (Cuernavaca, Morelos), además de postular un modelo de especiación cromosómico "en cascada", para explicar los fenómenos que se observan en *S. grammicus*.

Estudios realizados en la sección norte-centro del área de distribución total de *S. grammicus* basados en análisis morfométricos (Sites, 1982), citogenéticos (Sites, 1983), y de genética de poblaciones (Sites y Greenbaum, 1983), arrojaron resultados que no son consistentes con las suposiciones de algunos modelos cromosómicos como el modelo de especiación en cadena (White, 1968) y en cascada (Hall, 1973).

Por otra parte, estudios morfológicos en distintos citotipos muestran que algunos son indistinguibles y no pueden separarse como especies diferentes (Sites,

1982; Sites y Dixon, 1981), mientras otros sugieren que en algunas poblaciones existe una divergencia fenotípica acompañando a la diferenciación cromosómica (Lara-Góngora, 1983).

Porter y Sites (1985; 1986), Sites *et al.* (1987), realizan estudios más profundos cartografiando el centro de la distribución de la especie, en el Distrito Federal y en los Estados de Guanajuato, Hidalgo, México, Puebla, y Querétaro, localizando más polimorfismos, zonas de hibridación y datos meióticos que siguen siendo inconsistentes con los modelos de especiación propuestos. Además, Porter y Sites (1986), designan un nuevo citotipo: FM3 y Porter (1988), registra la existencia de un organismo triploide.

Sites, *et al.* (1988b) realizan un estudio de simulación por computadora de la estructura de la población de *S. grammicus* y observan que los heterocigotos se comportarían normalmente, lo que predice que es improbable que ocurra el modelo de especiación en cascada.

Más adelante, Sites *et al.* (1988c), Sites y Davis (1989), siguen investigando y observan una estructura genética de la población diferente a la postulada por Hall (1973) para que se lleve a cabo la hipótesis de especiación en cascada.

Arévalo *et al.* (1991) realizaron un estudio cartografiando los distintos citotipos, para conocer sus límites exactos en la parte central de México, además recolectaron en zonas que Porter y Sites (1986), no muestrearon y observan nuevas zonas de hibridación para encontrar un total de siete zonas híbridas, así como poblaciones altamente polimórficas y nuevos arreglos cromosómicos, que parecen producirse por

fusión de dos cromosomas de distintos pares. Asimismo, observa que los heterocigotos no se desvían del equilibrio Hardy-Weinberg.

Por último, Reed (1991) realiza un estudio dentro de una zona híbrida entre dos citotipos, usando técnicas de microscopía electrónica para observar el CS (complejo sinaptonemal) de las células en meiosis, con lo que da como resultado que los heterocigotos, F_1 y recombinantes no tienen que ver primariamente con la especiación.

CITOTIPOS

El citotipo ancestral es denominado **S** o Standard ($2n = 32$), está compuesto por seis pares de macrocromosomas meta o submetacéntricos y 20♀ o 19♂ microcromosomas (debido a que el cromosoma sexual no posee complemento; Cole *et al.*, 1967; Hall, 1973; Sites, 1983). Dentro de este citotipo se agrupa actualmente al designado como **P1** por Hall (1973). El citotipo **S** se encuentra ampliamente distribuido en los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas, Durango, Tlaxcala, Puebla, Morelos, Veracruz y Oaxaca, así como en el Valle de México y en las montañas que lo rodean. Las únicas poblaciones registradas como **S** fuera de esta región es una población en la ciudad de Pachuca, Hidalgo y dos poblaciones en bosques de abetos en el Parque Nacional El Chico, al norte de Pachuca, cuya presencia parece deberse a transporte humano en época precolombina (Arévalo, *et al.* 1991), situación un poco difícil de concebir. Asimismo, se conocen dos tipos de citotipo **S**, el de tierras altas y el de tierras bajas, que difieren solamente por una

alozima (Sites *et al.* 1988a). Actualmente, el citotipo ancestral se ha ubicado en 30 localidades (Arévalo *et al.* 1991).

Los otros citotipos reconocidos por Hall (1973), son identificados por sus diferentes números cromosómicos y por una serie de sucesivas fisiones céntricas (cuadro 1).

Recientemente, Porter y Sites (1986) han designado un nuevo citotipo, **FM3** ($2n = 38$), que se caracteriza por presentar fisiones presumibles en los macrocromosomas 2, 5 y 6. Se conocen seis poblaciones de este citotipo confinadas a una pequeña región al sur-centro del estado de Hidalgo, al oeste del citotipo **F5**.

Los distintos citotipos de *S. grammicus* parecen estar distribuidos parapátricamente y forman zonas híbridas restringidas; por otra parte, sus distribuciones tienen poca concordancia con la distribución de las subespecies formalmente reconocidas (Sites, 1986).

Modelos de Especiación

El papel de los rearrreglos cromosómicos en la especiación ha recibido considerable atención. Mientras que muchos autores argumentan un papel primario de los rearrreglos cromosómicos en el aislamiento reproductivo o adaptación, otros debaten que el cambio cromosómico es secundario a eventos de especiación (para discusiones ver White, 1978a; Bickham y Baker, 1979; Sites y Moritz, 1987).

Cuadro 1. Citotipos de *Sceloporus grammicus* y su distribución según Hall (1973).

Citotipo	Descripción	2n	Distribución	Referencia
P1	Polimórfico por la fisión del par 1.	32-34	Bosques de pino a alturas arriba de 3200 msnm en 3 volcanes que dividen al este del Valle de Méx.	Hall, 1973; Sites et al 1988c; González, 1989.
F5	Fijado por fisión del par 5.	34	Bosques de encino y pino-encino de la S.M. Oriental, en Chih., Hgo. y Pue.	Hall, 1973; 1980; González, 1989.
F6	Fijado por fisión del par 6.	34	A lo largo de la S. Volcánica Transversal y al Norte de la S.M. Oriental. Alrededores de la cd. de México.	Hall, 1973; 1980; Porter y Sites 1986.
F5 + 6	Fijado por fisión en los pares 5 y 6.	36	Parte sur del desierto de Chihuahua y planicies cerca del Río Bravo; Hgo. y Oro.	Hall, 1973; 1980; Porter y Sites, 1986.
FM1	Fisión de todos los macrocromosomas excepto pares 1 y 4.	40-44	Región Oeste de Hgo. y Noroeste del Edo. de Mex.	Porter y Sites, 1986.
FM2	Fisión de todos los macrocromosomas excepto el par 4, además de un par extra de microcromosomas.	44-46	Región sur y central de Hidalgo y Norte del Edo de Mex.	Porter y Sites, 1986.

Una premisa que se asume en casi todos los modelos de especiación cromosómica es que los rearrreglos cromosómicos actúan para reducir la aptitud reproductiva a través de la producción de una alta frecuencia de gametos desbalanceados en individuos heterocigotos (White, 1978b, 1982; Hall, 1973, 1980, 1983; King, 1981; Capanna, 1982; Baker y Bickham, 1986).

La diversidad cariotípica en *S. grammicus* ha generado discusiones concernientes a la naturaleza de los rearrreglos cromosómicos. Hall (1973), argumenta que estos rearrreglos (fisiones céntricas principalmente) funcionan como un mecanismo de aislamiento citogenético post-reproductivo en zonas de hibridación, y desarrolla un modelo de "especiación en cascada" para explicar la variación cariotípica en *S. grammicus* como especie y en el género *Sceloporus* en general. White (1978a), argumenta que este complejo ejemplifica un tipo de especiación estasisipátrico aunque otros autores como King (1981), sugieren que el cambio cromosómico puede estar relacionado causalmente a otro mecanismo de especiación.

En la actualidad existen dos alternativas globales que tratan de dar una explicación a la divergencia cromosómica manifiesta dentro del complejo *S. grammicus*. La primera sostiene que la especiación estasisipátrica es la forma más adecuada para explicar tal divergencia (Hall y Selander, 1973). La segunda se fundamenta en el aislamiento geográfico como productor de la divergencia en tal grupo de organismos (Sites, 1982, 1983). Esta última está aunada al papel neutral que parecen desempeñar la mayoría de los rearrreglos cromosómicos Robertsonianos

en el plano de la adecuación de los individuos que conforman las distintas poblaciones de este grupo de lagartijas (Gadsden, 1987).

Modelo de Especiación en Cascada

Hall (1973), Hall y Selander (1973), proponen su modelo de especiación en cascada, con base en un modelo de evolución cromosómica en cadena y de acuerdo con la especiación estasisipátrica de White (1968). Este modelo lo desarrollaron para explicar la correlación entre la alta tasa de especiación y la extensa variación cromosómica observada en *S. grammicus*. En él, se hipotetiza que los citotipos serán el resultado de una serie de eventos de rearrreglos cromosómicos en línea (**S**→ **F6**→ **F5**→ **F5 + 6**→ **FM3**→ **FM1**→ **FM2**). Sumado a lo anterior, White (1978a) menciona el hecho de que la forma más primitiva (**S**) está en general distribuida periféricamente, mientras que los citotipos más modernos (**FM1** y **FM2**) se distribuyen centralmente, lo cual sugiere que el complejo *S. grammicus* es el resultado de una serie de fisiones cromosómicas que funcionaron como mecanismos de aislamiento (modelo de especiación estasisipátrico).

Después de una extensa investigación citogenética, Hall (1983) presentó formalmente su hipótesis de especiación cromosómica en cascada para el complejo *S. grammicus* con tres premisas: 1) especies cromosómicamente diferentes se originan como poblaciones fundadoras; 2) la ocurrencia de la diferenciación cromosómica es influenciada por la tasa de mutación, procesos meióticos, sistema de apareamiento y estructura genética de la población. Es decir, debe presentar una estructura

poblacional fuertemente subdividida en pequeños demos generalmente aislados y con elevados niveles de endogamia y deriva génica, que permitan el establecimiento (fijación) de un nuevo rearrreglo cromosómico (Población Wrightiana *sensu* Templeton 1980), en donde se reducirá la fertilidad de los heterocigotos a consecuencia de rearrreglos cromosómicos múltiples que manifestarán fuerte subdominancia y producirán gametos no balanceados; y 3) los factores incluidos en 1 y 2 están bajo control genético. Argumentó que si esto se satisfacía, estas premisas podían permitir evolución cromosómica a través de selección de grupo y un mecanismo de retroalimentación positiva. En todos los aspectos de este modelo, se equivale al proceso en cadena descrito por White (1978b).

En este modelo, la cascada se inicia por la fijación de rearrreglos cromosómicos en poblaciones pequeñas y aisladas. El origen y la fijación de los rearrreglos, que se supone son inicialmente subdominantes, se incrementan por el acervo genético que mitiga problemas meióticos potenciales (aneuploidía en heterocigotos). Si los loci que comprenden acervos favorables son polimórficos, algunos demos tendrán la oportunidad de tener acervos genéticos más favorables para la diferenciación cromosómica. Estas poblaciones, "especies", donde el nuevo rearrreglo sobrevive, tenderán a perpetuar un acervo genético favorable (por un mecanismo de retroalimentación positivo) y éstas serán más susceptibles para futuros rearrreglos cromosómicos que la especie ancestral. Las distintas formas cromosómicas surgirán como producto de una ortoselección cariotípica que dará lugar a una derivación más o menos lineal de razas cromosómicas en las que las más recientes serán las más

aptas para generar nuevas "carioformas" debido a un efecto de amplificación genética, esto es, una acumulación generación tras generación de factores genéticos favorables al origen y fijación de rearrreglos nuevos (Hall, 1973, 1983; González, 1989).

La terminación de la cascada de especiación ocurre cuando 1) el substrato para un rearrreglo particular se termina, por ejemplo cuando todos los metacéntricos se fisionan; 2) la selección produce un sistema genético donde los heterocigotos cromosómicos no van a manifestar la heterosis negativa que se necesita para la especiación satisfactoria; o 3) la saturación del nicho. Los dos primeros tipos de terminación podrían producir taxa terminales con complementos cromosómicos fisionados (tipo 1) o heteromórficos para los rearrreglos finales de las series (tipo 2; Hall, 1983). Ambas condiciones se han observado en el complejo *S. grammicus* (Reed, 1991).

Para probar las suposiciones del modelo, Sites y colaboradores han examinado diversos aspectos del complejo. Estos estudios incluyen información adicional de la variación cromosómica entre los citotipos (Sites, 1983; Porter y Sites, 1986; Arévalo *et al.* 1991), así como análisis de relaciones filogenéticas y de la estructura genética de las poblaciones (Sites y Greenbaum, 1983; Thompson y Sites, 1986; Sites *et al.*, 1987, 1988a, 1988b, 1988c; Sites y Davis, 1989). Los últimos trabajos han determinado que las poblaciones contemporáneas de *S. grammicus* no presentan estructuras poblacionales consistentes con el modelo de cascada, ya que se ha observado que lejos de presentar una población Wrightiana, presentan poblaciones

cercanamente panmíticas, pues los polimorfismos por fisión se mantienen en proporciones del equilibrio Hardy-Weinberg.

Otros estudios recientes han examinado los efectos meióticos de la heterocigocidad en el complejo así como los heterocigotos por fisión o por inversión pericéntrica, (Porter y Sites, 1985; 1986; Reed, 1991) y se encontró que tienen muy poca consecuencia meiótica cuando se presentan dentro de poblaciones (p. ej. de origen no híbrido). Estos descubrimientos son consistentes con la neutralidad meiótica de heteromorfismos interpoblacionales predichos por los citotipos terminales de las especies de la cascada (Hall, 1983). Sin embargo, la reducida aptitud de los heterocigotos debido a la producción de gametos desbalanceados en demos pequeños y aislados, es una suposición que aunque es común a todos los modelos de especiación cromosómica (revisados en Sites y Moritz, 1987) no se ha demostrado en *S. grammicus*, pues aunque Reed (1991) comprobó que existen problemas meióticos asociados a rearrreglos cromosómicos complejos en individuos híbridos, no confirmó que hubiera una interrupción meiótica en organismos heterocigotos para fisiones simples, lo cual es el caso más común en las zonas híbridas de *S. grammicus*.

Resumiendo, los modelos estasiopátrico y de especiación en cascada, proponen que los rearrreglos cromosómicos quedan fijados en pequeñas poblaciones y promueven una especiación rápida por el funcionamiento de los mecanismos de aislamiento citogenético post-reproductivo en zonas de hibridación entre ancestros y citotipos derivados. Los individuos híbridos presumiblemente producen una gran proporción de gametos aneuploides, de este modo se reduce o previene una

introgresión genética a través de zonas de contacto y permite divergencias en citotipos subsecuentes (Sites, 1983).

Modelo de Especiación Alopátrico

Sites (1982) menciona que la especiación o la divergencia cromosómica que se observa en *S. grammicus* se da por un medio distinto al cromosómico postulado por White (1978b). Sugiere que la causa primaria de la diversificación morfológica en *S. grammicus* es el aislamiento geográfico más que las barreras cromosómicas al flujo génico. Además, comenta que los patrones de variación de aloenzimas son consistentes con esta interpretación y sumado al descubrimiento de que la población más aislada geográficamente es la más fuertemente diferenciada morfológicamente, propone que la evolución cromosómica en las poblaciones de este complejo pueden estar ocurriendo determinísticamente más que estocásticamente. Esto es, un aislamiento alopátrico, más que un aislamiento citogenético debido a rearrreglos cromosómicos o cambios fenéticos resultado de sistemas reguladores alterados, ha sido principalmente el responsable de la divergencia morfológica en *S. grammicus*.

El modelo de especiación alopátrica propuesto por Sites (1982), postula que las poblaciones aisladas por una barrera geográfica alcanzan gradualmente diferencias genéticas (convirtiéndose en subespecies) que posteriormente determinan mecanismos de aislamiento reproductivo incompleto (con lo cual se constituyen como semiespecies), los cuales refuerzan y terminan en una etapa de contacto secundario por una menor adecuación de híbridos (Reig, 1983; Méndez de la Cruz, 1988). Lo cual

es consistente con el modelo alopátrico de Mayr (1963) y con lo propuesto por Key (1968) como la hipótesis de divergencia alopátrica primaria seguida de contacto secundario.

Asociado a lo anterior, Reed (1991) al observar las diferencias y el comportamiento meiótico del cromosoma 2 dice que este modelo, es el que más se acerca a lo que sucede en *S. grammicus*, por lo menos en el área que él estudió, por lo que el modelo de cascada queda en entredicho.

Modelo de Interacción Mínima

La hipótesis de la interacción mínima de la evolución del cariotipo (Imai *et al*, 1986) se basa en análisis de los núcleos en meiosis, e implica la resolución deficiente de las interconexiones como un mecanismo en la inducción de inversiones y translocaciones recíprocas. Predice que los rearrreglos por fisión que reducen la frecuencia de interacciones cromosómicas durante la meiosis son selectivamente favorecidas. Reed (1991) menciona que el incremento en el número diploide en el complejo *S. grammicus* y la reducida ocurrencia de inversiones en los citotipos altamente fisionados **FM** son consistentes con esta hipótesis. Sin embargo los rearrreglos más comunes son las fisiones céntricas de los pares 5 y 6, si la selección para tales rearrreglos fuera llevada a cabo sólo por este mecanismo, se esperaría que los elementos metacéntricos más largos (que son los que más fácilmente interactúan con otros elementos) se fisionarían primero, y como esto es contrario a lo que se observa en el complejo, la validez de ésta hipótesis debe tomarse con escepticismo.

Zonas Híbridas

Hibridación se define según Woodruff (1973) como el entrecruzamiento de dos poblaciones o grupos de poblaciones que se distinguen con base en una o más características. Incluyendo características genéticamente controladas, morfológicas, ecológicas, fisiológicas y etológicas. Entendiendo como híbridos a los productos individuales de hibridación y retrocruza asociada. Así, una zona híbrida es un área en donde ocurren ambos tipos parentales e híbridos. Arévalo *et al.* (1991) identifican estas zonas siguiendo dos criterios: individuos heterocigotos para uno o más marcadores cromosómicos y heterocigotos simples recolectados en transectos localizados geográficamente entre dos citotipos.

Tomando estas definiciones, se conocen siete zonas híbridas entre cinco diferentes combinaciones de citotipos de *S. grammicus* (Hall, 1973, 1983; Hall y Selander, 1973; Porter y Sites, 1986; Arévalo *et al.* 1991) con base en marcadores cromosómicos y se sospecha de tres zonas híbridas adicionales basados en marcadores de DNA ribosomal y mitocondrial (Sites y Davis, 1989). Las zonas híbridas conocidas hasta el momento registradas por Arévalo *et al.* (1991) son **S** (tierras altas) x **FM3** ($2n = 32 \times 38$); **F5** x **FM2** ($2n = 34 \times 46$); **S** (tierras bajas) x **FM2** ($2n = 34 \times 46$); **F6** x **S**(tierras altas; $2n = 34 \times 32$) y **S** (tierras bajas) x **F6** ($2n = 32 \times 34$).

Por otra parte, Arévalo *et al.* 1991, suponen que las zonas altamente polimórficas pueden ser nuevas zonas de hibridación, ya que algunas poblaciones con tasas altas de polimorfismos para rearreglos cromosómicos ocurren dentro o cerca de los límites de rango de citotipos particulares.

Muchos estudios de zonas híbridas muestran que el punto de contacto entre poblaciones híbridas se localiza en un ecotono o hábitat transicional. Este no es el caso de *S. grammicus*, salvo para una zona de contacto entre **S** y **F6**, que se distribuyen a lo largo de gradientes altitudinales (Arévalo, 1988).

Las zonas de hibridación entre dos citotipos de *S. grammicus* son muy estrechas, de menos de 1 km. Este hecho sugiere la presencia de una fuerte selección en contra de los heterocigotos y/o una dispersión limitada (Hall, 1973). Sin embargo, la presencia de individuos recombinantes en la zona híbrida indican que los híbridos F_1 son al menos parcialmente fértiles (Reed, 1991).

Morfología del Cromosoma 2

La importancia del par cromosómico 2 para la designación de un citotipo no se conoció sino al usar técnicas de tinción de plata, así como análisis de **SC** (complejo sinaptonemal de células en meiosis, por microscopía electrónica) que permitiera corroborar lo observado en mitosis. Porter *et al.* (1991), demostraron que los NOR's (región del organizador nucleolar) en *S. grammicus* se localizan en este par.

Hall (1973), describió la morfología del par dos como un par de cromosomas submetacéntricos en los citotipos **S**, **F6**, **F5**, **F5+6**; y en los citotipos **FM** (fisiones múltiples) como cuatro cromosomas acrocéntricos, dos grandes y dos pequeños como resultado de una fisión céntrica simple (Fig. 3). Sin embargo, estudios con SC por Reed (1991; Reed *et al.*, 1992), revelaron que en el citotipo **FM2** el cromosoma 2

difiere de los otros citotipos con fisiones múltiples, en que el cromosoma sufrió por lo menos dos eventos independientes de fisión (Fig. 4).

Varios argumentos involucrando eventos de fisión, podrían explicar las diferentes morfologías del par dos en el citotipo **FM2**. El par dos en los citotipos **FM1** y **FM3**, los cuales comparten características filogenéticas con **FM2** (Sites y Davis, 1989), apoyan la fijación inicial de la morfología del citotipo **FM3** (fisión céntrica). Una segunda fisión pudo producirse directamente para dar la morfología del cromosoma 2 en el citotipo **FM2**, pero esto requeriría la síntesis *de novo* de un centrómero y telómero. Además, la presencia de la inversión heteromórfica del cromosoma 2 en el citotipo **FM1** sugiere que el cromosoma 2 en **FM2** (doble fisión) pudo involucrar la fijación inicial de una inversión pericéntrica que produjera un cromosoma metacéntrico con NOR's. La morfología del **FM2** (Fig. 5) pudo entonces lograrse por una subsecuente fisión céntrica (Reed, 1991; Reed *et al.*, 1992).

La posición de los NOR's se confirmó en preparaciones teñidas con plata, donde para los citotipos **S**, **F6**, **F5** y **F5 + 6** están ubicados en la parte telomérica del brazo largo del cromosoma submetacéntrico del par 2, "AA". Para **FM1** y **FM3** el cromosoma se encuentra fisionado; en **FM3** se localiza en la parte telomérica del brazo largo "BB" y para **FM1** se puede observar en la posición de **FM3**, es decir "B" o inversión pericéntrica donde se observan los NOR's en la región centromérica del cromosoma largo, como dos satélites "C", por lo que en el citotipo **FM1** se pueden observar organismos con configuraciones "BB", "BC", o "CC". Para **FM2** se observa una condición especial dada la doble fisión que sufre este cromosoma, pudiendo tener

tres formas diferentes: 1) tres cromosomas acrocéntricos con los NOR's en la parte telomérica del cromosoma inferior "Bd", 2) un cromosoma fisionado tal como sucede en **FM3**, con los NOR's en el telómero del brazo largo "Rc", y 3) un cromosoma metacéntrico de tamaño pequeño y un cromosoma acrocéntrico que tiene a los NOR's en posición telomérica "Rq", ver Fig. 6 (Reed, 1991; Reed, *et al*, 1992).

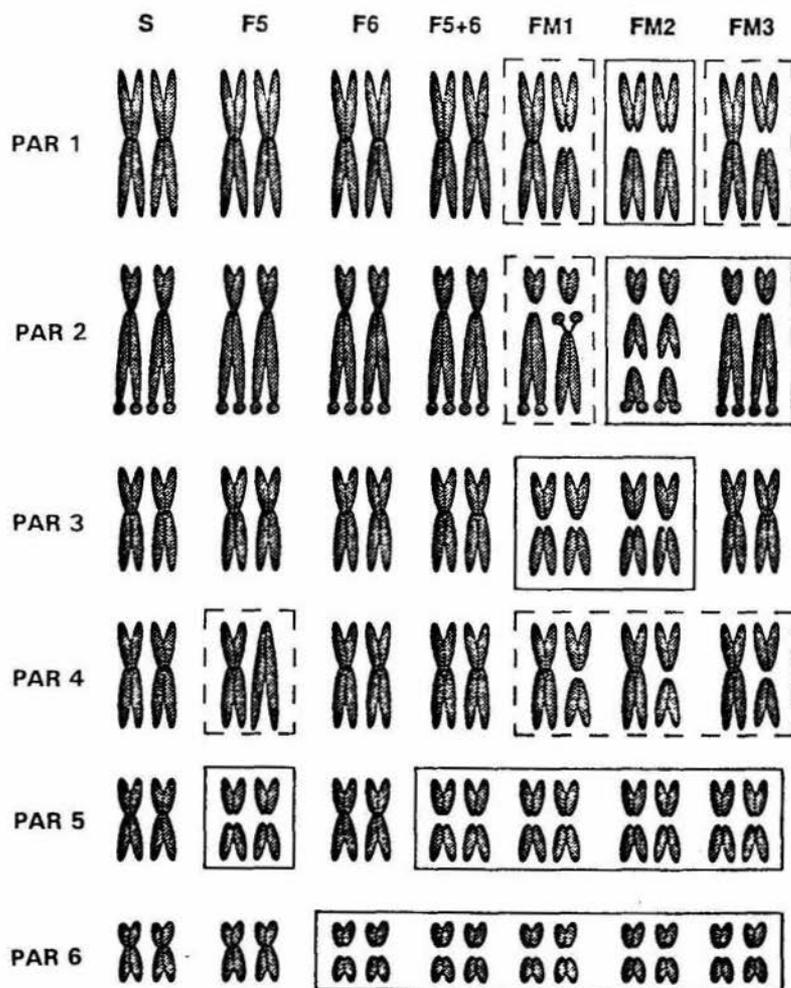


Fig. 3. Ideograma de los macrocromosomas de los citotipos de *Sceloporus grammicus* descritos por Hall (1973), modificados por Reed (1991). Los pares cromosómicos encerrados por líneas seguidas están fijados por fisiones céntricas. Las líneas punteadas indican heteromorfismos intrapoblacionales.

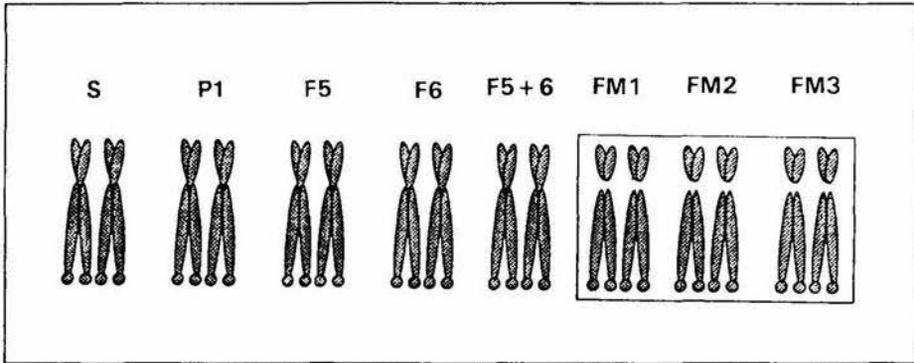


Fig. 4. Morfología del Cromosoma 2 en los distintos citotipos de *Sceloporus grammicus* según Hall (1973).

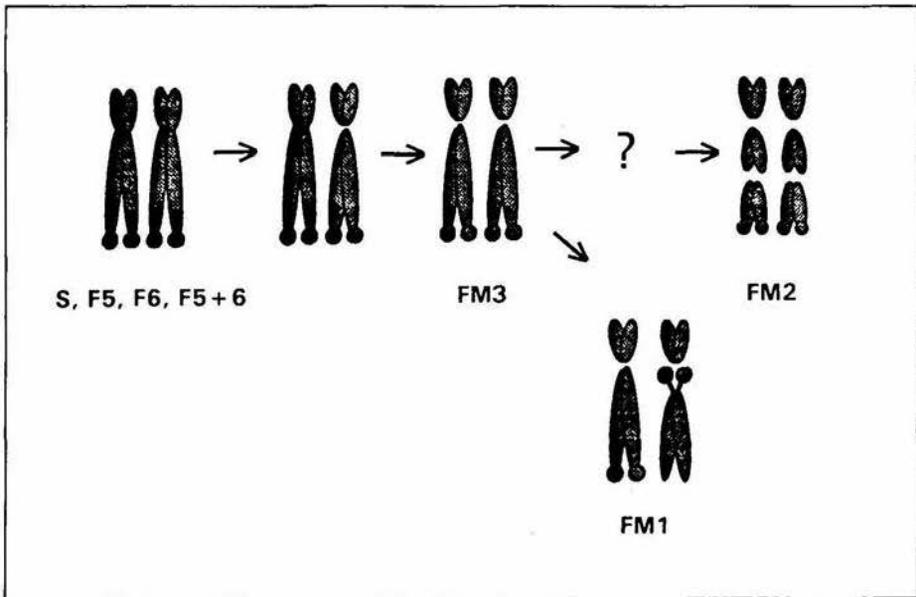


Fig. 5. Evolución del Cromosoma 2 en los distintos citotipos de *Sceloporus grammicus* según Reed *et al.* (1992).

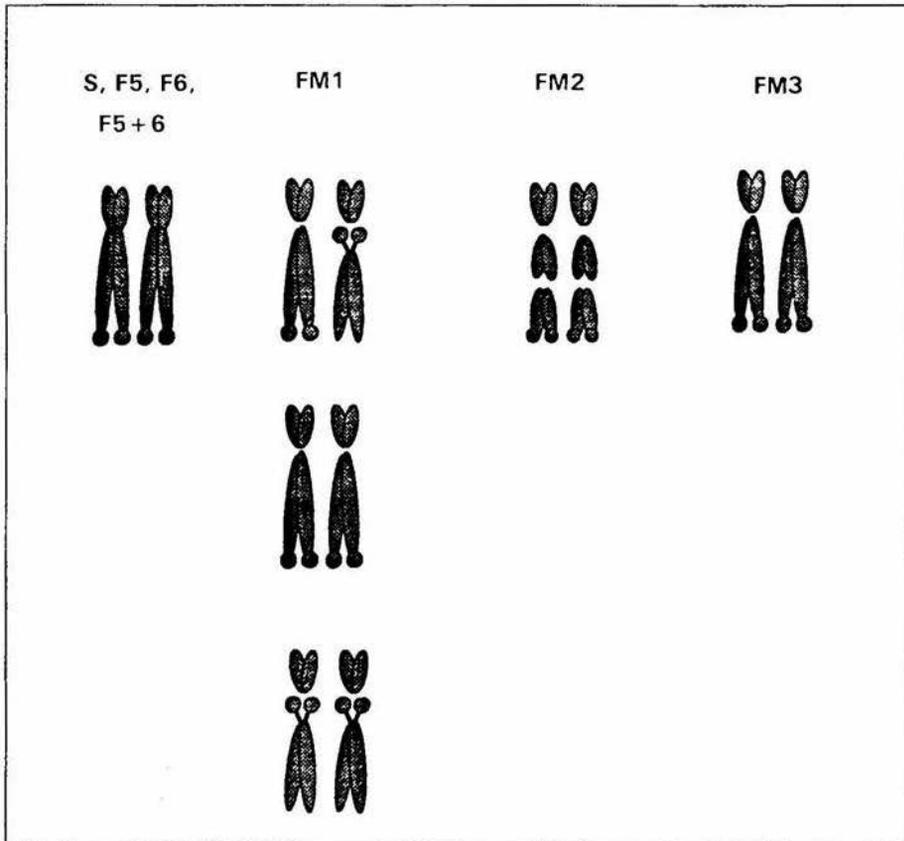


Fig. 6. Posibles configuraciones del Cromosoma 2 en los distintos citotipos de *Sceloporus grammicus* de acuerdo a los heteromorfismos conocidos para cada raza cromosómica, según Reed (1991).

Justificación

El Estado de Hidalgo, en su parte central, ha sido muy estudiado en cuanto al complejo *Sceloporus grammicus* se refiere, ya que en este Estado es donde se encuentran los citotipos que presentan fisiones múltiples, además de que ahí se han encontrado poblaciones polimórficas, zonas de contacto e híbridas, sin embargo; queda todavía mucho por hacer dentro del campo de la citogenética y la bioquímica para determinar el posible modo de especiación cromosómica y sus implicaciones evolutivas.

Dada la información que se maneja, ésta hace pensar que en zonas no muestreadas pueden darse "zonas híbridas" o bien zonas de contacto entre dos citotipos y por lo tanto pueden existir polimorfismos.

En ciertas zonas con gradientes altitudinales, y que por lo tanto presentan diferentes hábitats, se puede realizar un transecto que permita observar los fenómenos que en él ocurren (mediante el uso de técnicas de cariotipo standard y de bandedo de cromosomas) como pueden ser cambios de citotipos a lo largo del transecto, diferencias en el cariotipo en cuanto a los lugares de constricción o donde se encuentran las regiones del organizador nucleolar (NOR's).

OBJETIVOS

El objetivo general del trabajo es conocer la condición citogenética de *Sceloporus grammicus* en la localidad Santuario Mapethé en el Estado de Hidalgo, y a partir de esto se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- 1.- Detectar cambios en los citotipos a nivel altitudinal.
- 2.- Ubicar las regiones donde se localiza el organizador nucleolar (NOR's).
- 3.- Determinar las frecuencias de rearrreglos cromosómicos.
- 4.- Cuantificar polimorfismos cromosómicos.
- 5.- Conocer los cariotipos de la localidad.
- 6.- Explicar los posibles eventos que desde el punto de vista evolutivo pudieran causar y mantener la actual situación de los cariotipos encontrados en el área así como las implicaciones evolutivas de la misma.

AREA DE ESTUDIO

LOCALIZACION

La localidad "Santuario Mapethé" (Fig. 7), se encuentra en el poblado del mismo nombre en el municipio de Cardonal, a 29 Km al noroeste de la ciudad de Ixmiquilpan, Edo. de Hidalgo, en los 99°08'07" longitud oeste y 20°39'06" latitud norte, con una altitud que oscila entre los 2400 y 2700 msnm (Carta F14C69, F14-11, SPP, 1985).

VEGETACION

La localidad está comprendida en la parte seca del estado de Hidalgo, dentro de la Provincia Florística de la Sierra Madre Oriental (Rzedowski, 1981). En esta área se presenta una vegetación típica de matorral xerófilo, con especies como *Hechtia*, *Dasyllirion*, *Yucca*, *Opuntia* y dos especies de maguey pulquero *Agave atrovirens* y *A. salmiana*, las cuales son cultivadas por la gente del lugar. Además, se presenta bosque de *Quercus*, en elevaciones mayores a los 2600 msnm predominando tres especies: *Quercus crassipes*, *Quercus crassifolia* y *Quercus rugosa* (Rzedowski, 1981).

La localidad se encuentra muy perturbada, pues existe una gran tala de árboles y cultivo de terrenos, además de pastoreo excesivo de ganado caprino, vacuno y ovino.

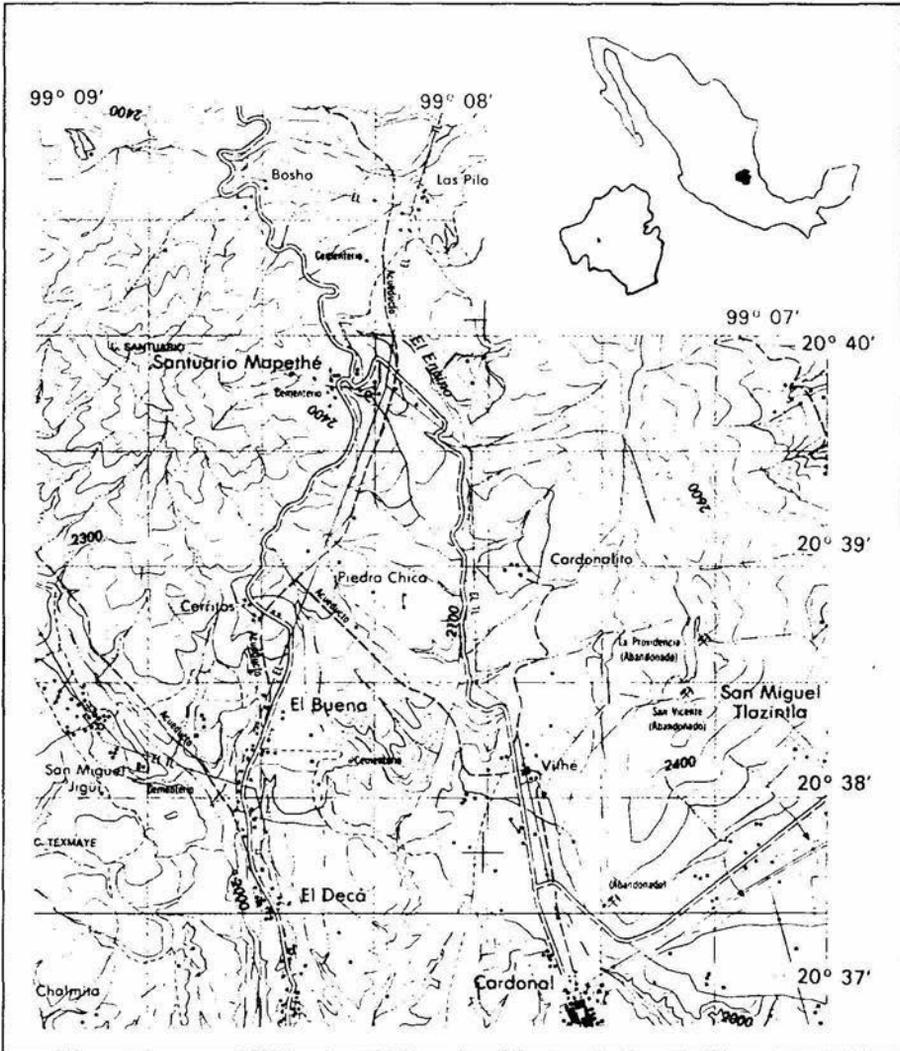


Fig. 7. Ubicación del área de estudio en la región oeste del Estado de Hidalgo. SPP (1985).

CLIMA

El clima en ésta zona varía ampliamente, siendo extremoso, cálido durante el día y frío en la noche, su temperatura media anual varía de los 12 a los 26°C (BW, BS). Es uno de los lugares más áridos de la parte centro-oeste de México con una precipitación media anual de 270mm (Rzedowski, 1981).

METODOLOGIA

Se realizaron seis salidas de un día de duración a la localidad "Santuario Mapethé" en el estado de Hidalgo. En las primeras salidas se recolectó en dos terrenos adyacentes, con una altitud de 2405 y 2410 msnm y una vegetación de *Agave sp.* Las últimas dos salidas se hizo un transecto altitudinal recolectándose los organismos encontrados a lo largo del mismo. La altitud varió de 2400 a 2690 msnm, y la vegetación cambió de terrenos cultivados con *Agave sp.* a bosque de *Quercus sp.* (Fig. 8). Los organismos se recolectaron a mano, con ligas o lazos herpetológicos, se marcaron por ectomización de falanges, se les tomaron medidas somáticas (LHC: longitud hocico-cloaca, LT: longitud total, AC: ancho cabeza), coloración del cuello y vientre. Se recolectaron organismos de ambos sexos, los machos activos reproductivamente se distinguen en que presentan los poros femorales abiertos además de coloración del parche ventral más marcada.

Las lagartijas se trasladaron al laboratorio donde se extrajeron muestras de médula ósea y gónadas para obtener el cariotipo según el método de Baker *et al.* (1982) para cromosomas metafásicos (médula ósea) y el de Sites (1983) y Porter y Sites (1985) para cromosomas meióticos (tejido testicular), que consiste en inyectar una solución de levadura-azúcar 24-36 hrs antes de sacrificar a los organismos. Después, se les mantiene bajo un foco de 100 W; 2-6 hrs antes de sacrificarlas se les inyecta una solución de colchicina al 0.05% en la cavidad del cuerpo. Se disectan, y se retiran los huesos de las extremidades, se maceran con KCl 0.075 M para obtener una suspensión celular que se incuba a temperatura ambiente por 30 minutos y se le

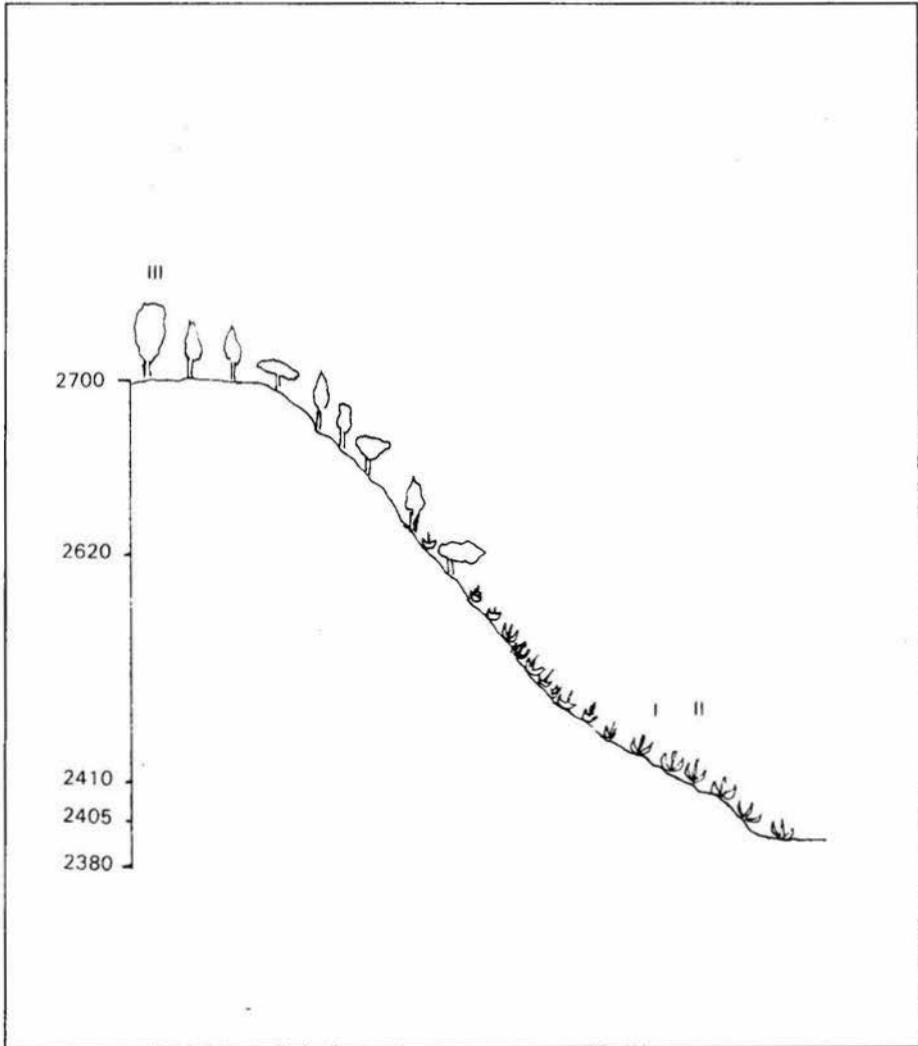


Fig. 8. Ubicación altitudinal de los tres sitios muestreados.

Terreno I.

Terreno II.

Terreno III.

agregan 1-3 ml de fijador (3:1 metanol-ácido acético). Esta suspensión se centrifuga cuatro veces quitando el sobrenadante y agregando 4 ml de fijador fresco, la suspensión final se gotea sobre un portaobjetos limpio y se seca a la flama, para después teñirlas con Giemsa al 5% por 10 minutos (Baker *et al.*, 1982).

Los cromosomas meióticos se obtuvieron de la misma manera pero usando tejido testicular de los machos reproductivamente activos (Sites, 1983; Porter y Sites, 1985).

Para el bandeo de cromosomas se utilizó la técnica anterior con algunas variantes, las preparaciones se secaron al aire, se mantuvieron en un lugar oscuro durante 4-7 días y se procedió a teñirlas con la técnica de nitrato de plata (Rosenfeld, 1989, modificada para reptiles por Sites, com. pers.) ya que los intentos para realizar bandeos C y G en *S. grammicus* no han sido fructíferos y a que las muestras con nitrato de plata han sido ampliamente utilizadas para visualizar la posición de los NOR's en cromosomas somáticos. Esta técnica consiste en colocar las preparaciones en agua destilada 2 hrs, después se tiñen con una solución de gelatina con nitrato de plata y se colocan durante 2-3 minutos sobre una parrilla a 43°C para que cambie de incoloro a café oscuro; se enjuagan en agua destilada y se ponen en una solución de tiosulfato de sodio por 15 minutos, se vuelve a enjuagar y se tiñen con Giemsa al 5% por 2-3 minutos para después observarse al microscopio.

Los cariotipos se determinaron examinando un mínimo de 5 células por cada individuo, aunque la mayoría de las veces se revisó un número mayor para poder definir el cariotipo obtenido. Cuando fue posible se revisaron para cada individuo,

células tanto en mitosis como en meiosis. Todos los rearrreglos cromosómicos fueron interpretados visualmente siguiendo los lineamientos de Sites (1983). Las células que presentaban configuraciones cromosómicas diferentes fueron fotografiadas con un fotomicroscopio Olympus AH-2 con película Kodak Gold asa 100.

Los cromosomas se ordenaron por tamaños del mayor al menor siguiendo los criterios de Hall (1973) y Sites (1983): Los pares 1, 3, 4 y 5 son metacéntricos, los pares 3 y 4 son indistinguibles tanto en tamaño como en morfología, por lo tanto, los rearrreglos en estos pares se asignan arbitrariamente al par 4; debido a esto, sólo se utilizaron los pares 1, 2 y 6 como marcadores diagnósticos. Los pares 2 y 6 son submetacéntricos, y el par 2 es el que presenta las regiones del organizador nucleolar (NOR's). Un par no fisionado se registró como AA, un heterocigoto por fisión AB, un homocigoto por fisión BB, un par homocigoto por inversión CC, un heterocigoto por inversión AC y un heterocigoto por fisión e inversión BC (Fig 9).

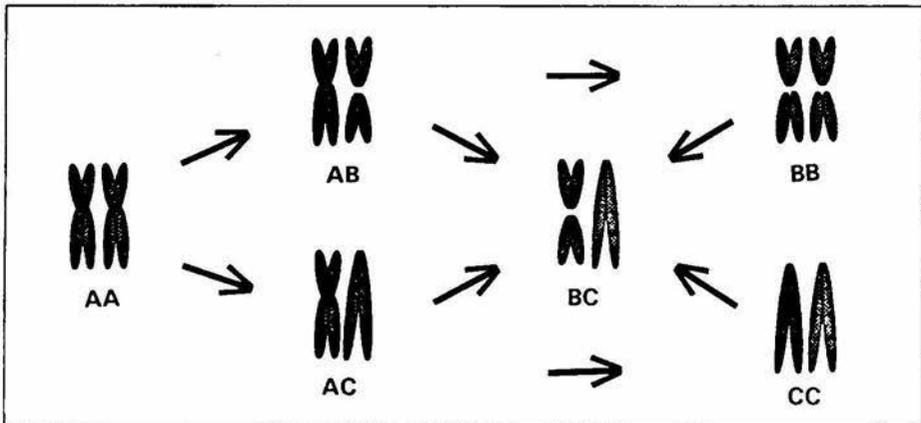


Fig. 9. Secuencia de derivación hipotética para cualquier par macrocromosómico basada en rearrreglos cromosómicos; adaptado de Arévalo *et al.* (1991).

Para conocer el cariotipo inequívocamente se seleccionó a cada organismo teniendo en cuenta tres aspectos: 1) sexo del individuo (para distinguir el cromosoma "Y" del par 6); 2) la morfología del cromosoma 2 con respecto a la posición de los NOR's y 3) el número diploide total del organismo.

En el momento de disectar a los organismos, se obtuvieron muestras de corazón, pulmón, hígado, riñón, estómago y músculo y se introdujeron en nitrógeno líquido para futuros estudios moleculares.

Los organismos así como las preparaciones cariológicas y los tejidos quedaron depositados en el Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC).

Se realizó una prueba de X^2 para conocer si las frecuencias de polimorfismos u otros rearrreglos cromosómicos concordaban con las proporciones esperadas de Hardy-Weinberg. (Ayala y Kiger, 1984). La fórmula para la X^2 es: $X^2 = (O-E)^2/E$ y la fórmula del equilibrio Hardy-Weinberg es: $(p + q)^2 = 1$ donde $p = 2(O) + 2/2N$ y $q = 1-p$. Se utilizó la fórmula binomial tomando a las diferentes clases de heterocigotos en conjunto siguiendo a Porter y Sites (1986).

RESULTADOS Y DISCUSION

La condición citogenética de *Sceloporus grammicus* en la localidad Santuario Mapethé es muy compleja. Se registraron 20 cariotipos diferentes (Cuadro 2, Fig. 10), lo cual indica que la población es altamente polimórfica, debido posiblemente a que se muestreó en una zona de contacto entre dos citotipos, o que posee una tasa alta de mutaciones espontáneas (Arévalo *et al.* 1991).

Cuadro 2. Diferentes configuraciones cariotípicas observadas en Santuario Mapethé, Hgo.

PAR 1	PAR 2	PAR 3	PAR 4	PAR 5	PAR 6	NO.INDIV. CATALOGO IGM:	CARIOTIPO
AA	AA	AA	AC	BB	AA	5: 142, 143, 145, 147, 149	F5 inv. p 4
AA	BC	BB	BB	BB	AA	1: 097	Retrocruza
AB	AC	AB	AA	BB	AB	2: 080, 144	F ₁
AB	AC	AB	AB	BB	AB	1: 146	F ₁
AB	BC	BB	BB	BB	BB	1: 091	FM1 p 4
BB	AA	BB	AA	BB	BB	2: 071, 078	Retrocruza
BB	AB	AB	BB	BB	AB	2: 106, 107	Retrocruza
BB	AB	BB	AB	BB	BB	5: 069, 070, 074, 075, 077	Retrocruza
BB	AB	AB	AA	BB	AB	1: 095	Retrocruza
BB	AC	AB	AA	BB	BB	2: 103, 104	Retrocruza
BB	AC	AB	AB	BB	BB	2: 109, 110	Retrocruza
BB	AC	AB	BB	BB	AA	1: 148	Retrocruza
BB	BB	AA	AA	BB	BB	2: 081, 108	Retrocruza
BB	BB	AA	AB	BB	AB	1: 073	Retrocruza
BB	BB	BB	AA	BB	BB	2: 068, 111	FM1
BB	BB	BB	AB	BB	AB	1: 067	Retrocruza
BB	CC	AA	AA	BB	BB	1: 102	Retrocruza
BB	CC	AB	AB	BB	AB	2: 093, 105	Retrocruza
BB	CC	AB	BB	BB	AB	1: 086	Retrocruza
BB	CC	BB	BB	BB	BB	1: 096	FM1

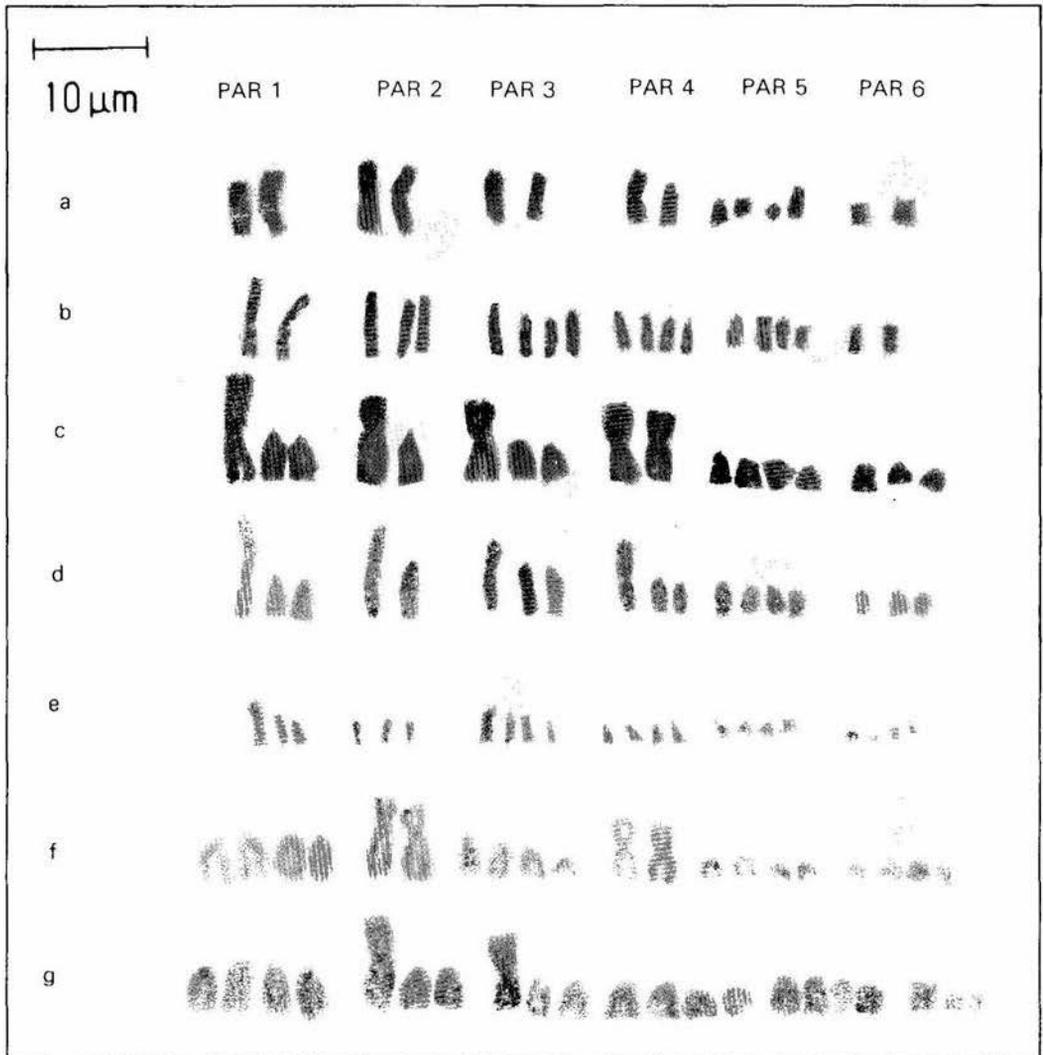


Fig. 10. Cariotipos encontrados en el área de estudio. Notese que el cariotipo "a" es el más cercano al silvestre, pero presenta el par cinco fisionado y el par cuatro con inversión pericéntrica. El cariotipo "b" presenta inversión en el par dos.

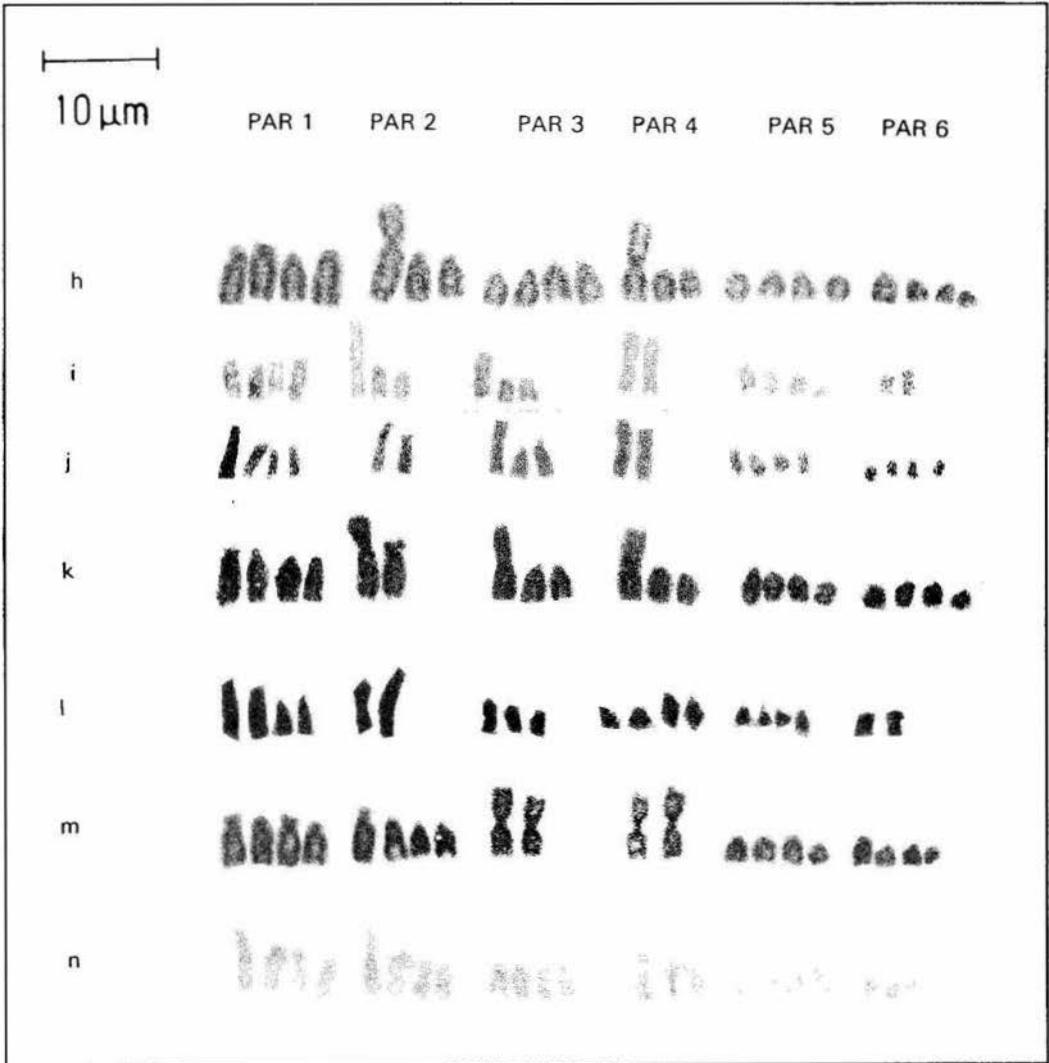


Fig. 10. Cariotipos encontrados en el área de estudio (Continuación). El cariotipo "h" es uno de los que más se observó en el área de estudio.

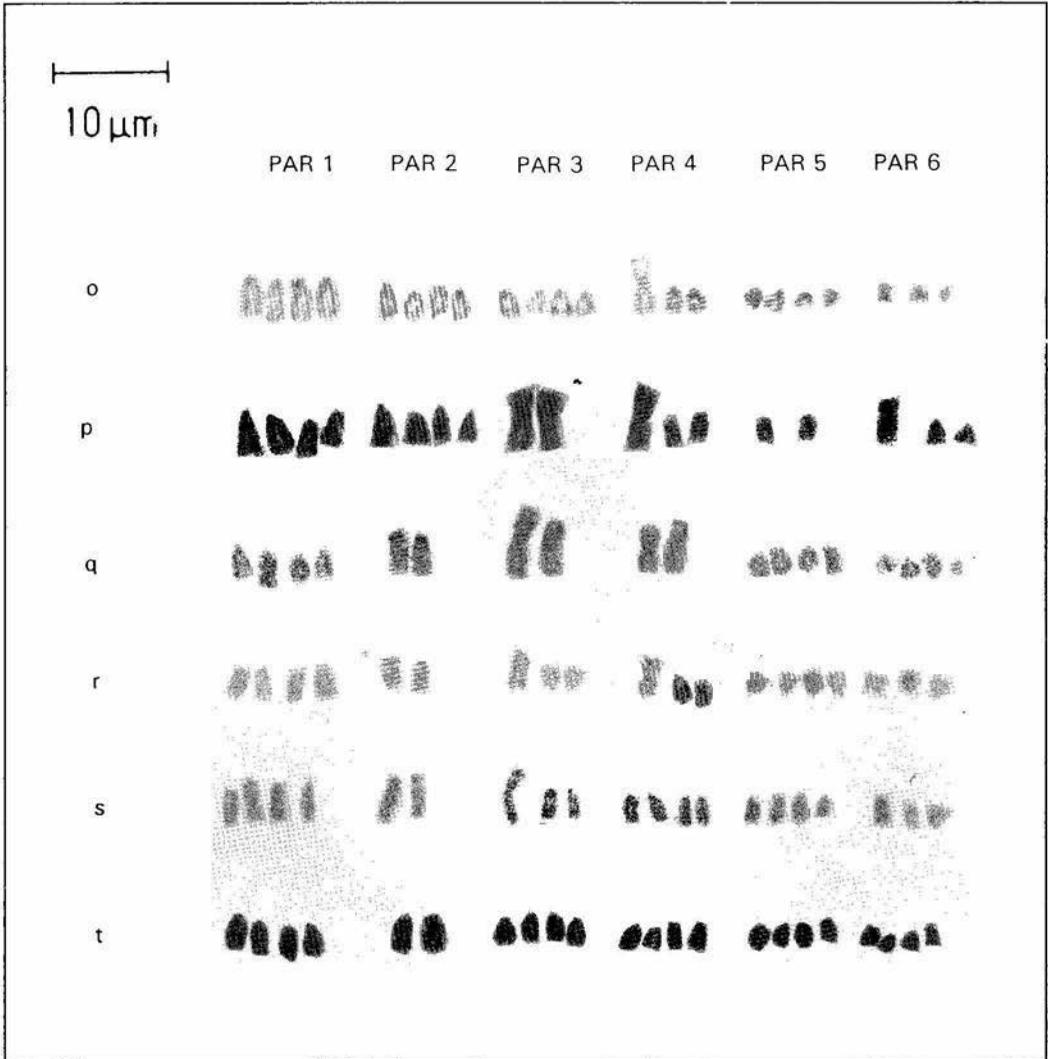


Fig. 10. Cariotipos encontrados en el área de estudio (Continuación). El cariotipo "p" presenta una fusión de los pares 5 y 6 para dar un cromosoma submetacéntrico.

CROMOSOMA 2

Estudios anteriores al de Reed (1991) no tomaban en cuenta la morfología del cromosoma 2, pues se desconocía que los NOR's en el complejo *Sceloporus grammicus* se localizan en dicho par (Porter *et al.* 1991), con lo cual algunas veces se tenían configuraciones cromosómicas designadas a un cariotipo, que al ser revisadas teniendo en cuenta la morfología del par 2, cambiaron de configuración (Reed, com. pers.).

Se observaron varias configuraciones para el par dos, representadas por: "A", "B" y "C", tanto homocigotos como heterocigotos.

La presencia de "A" indica que se trata de algún citotipo de los menos derivados (S, F6, F5 o F5 + 6) sin embargo, dado que la distribución geográfica de S y F6 está muy alejada de la zona estudiada y a que la frecuencia de fisión del par 5 es muy alta, estos dos citotipos se descartaron y solo se discernió entre F5 + 6 y F5, de los cuales se desechó F5 + 6 debido a la alta frecuencia de aparición del cromosoma 6 como metacéntrico (homocigoto o heterocigoto) condición que se presenta en F5. Por lo tanto, uno de los citotipos en contacto es F5.

La presencia de "B" indica que se puede tratar de FM1 o FM3, pero la existencia de "C" muestra claramente que el otro citotipo en cuestión es FM1 pues esta condición de inversión sólo se presenta en ese citotipo (ver antecedentes). Cabe señalar, que la población más cercana de FM1 de que se tiene conocimiento está localizada en Amealco, Hgo. al sur de la zona estudiada (Arévalo *et al.*, 1991).

CITOTIPOS EN CONTACTO

Se muestreó en una zona de contacto entre los citotipos **F5** y **FM1**. Donde además de entrar en contacto, los citotipos hibridizaron, por lo que se registra una nueva zona híbrida entre dos citotipos, y la primera entre **F5** y **FM1**.

Esto fue imprevisto, pues se tenía la posibilidad de encontrar una zona de hibridación, pero para la parte Oeste de Hidalgo se esperaba que existieran zonas híbridas entre **FM2** y **FM1** y/o **F5 + 6** (Arévalo *et al.*, 1991).

Además, no se conoce ninguna población de **FM1** ni de **F5** para esa región del Estado de Hidalgo. Pues, como ya se mencionó, la localidad más cercana de que se tiene conocimiento para **FM1** es al sur de la zona de estudio, y cabe señalar que este citotipo se encuentra localizado en una línea norte-sur entre los citotipos **FM2** y **F5 + 6** (Arévalo *et al.*, 1991), geográficamente el sitio muestreado entra dentro de esta área de distribución, y la población estudiada puede considerarse como una nueva localidad **FM1**. El citotipo **F5** tampoco ha sido registrado en este lugar, pero debido a que quedan muchos puntos con hábitats típicos de **F5** (bosques de encino) sin recolectar, es posible que con este hallazgo se amplíe el área de distribución del citotipo. Por lo que sumado al hecho de haber encontrado una nueva zona híbrida entre dos citotipos que no se sabía que entraban en contacto, se registra una nueva localidad para cada uno de los citotipos.

CARIOTIPOS

Se obtuvieron cariotipos con números diploides que van de $2n = 34$ a $2n = 44$, lo que implica que se muestreó en una zona de hibridación entre dos citotipos, dando como resultado la diversidad de números diploides encontrados. El $2n$ del citotipo **F5** es 34 y el de **FM1** es 40-44. Esto es congruente con los números diploides registrados en este estudio.

Todas las lagartijas procesadas presentaron además de los seis pares macrocromosómicos que varían de un individuo a otro, 20 microcromosomas invariablemente (19 en los machos), razón por la cual sólo se hará mención a los macrocromosomas.

Existen configuraciones cromosómicas diversas para designar un **FM1** puro, debido a que este citotipo se encuentra fijado por la fisión de los pares 3, 5 y 6, además presenta heteromorfismos intrapoblacionales en los pares 1, 2 y 4 (Fig. 11) obteniéndose 23 combinaciones diferentes, por lo que la denominación de un individuo puro para este citotipo fue un tanto compleja. El citotipo **F5** tiene fijados como metacéntricos los pares macrocromosómicos 1, 2, 3, 4, 6 y el par 5 fijado por fisión, además presenta heteromorfismo intrapoblacional en el par 4 (Fig. 12). Así, los híbridos F_1 o retrocruzas serán heterocigotos para los seis pares macrocromosómicos. Se realizó el ideograma para la cruce de los citotipos **F5** y **FM1** (Fig. 13) para conocer las posibles configuraciones cromosómicas que se obtendrían al hibridizar estos citotipos, observándose ocho cariotipos diferentes; y se trabajó con las retrocruzas posibles, de las cuales se originan muchas combinaciones debido a los

heteromorfismos que se conocen para cada uno de los citotipos implicados en la hibridación. Por tal motivo, la amplia gama de cariotipos encontrados no fue casual.

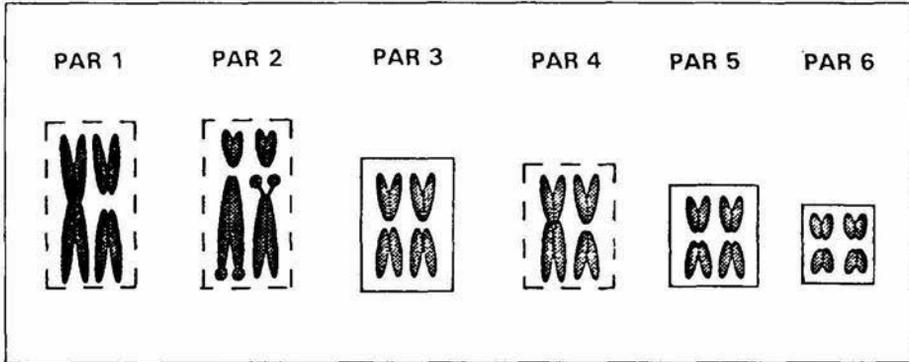


Fig. 11. Ideograma del citotipo FM1. Además de los seis pares macrocromosómicos posee 20 microcromosomas.

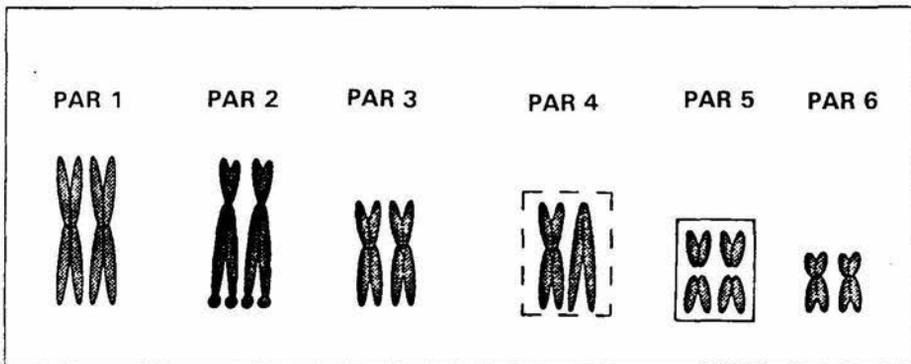


Fig. 12. Ideograma del citotipo F5. Además de los seis pares macrocromosómicos posee 20 microcromosomas.

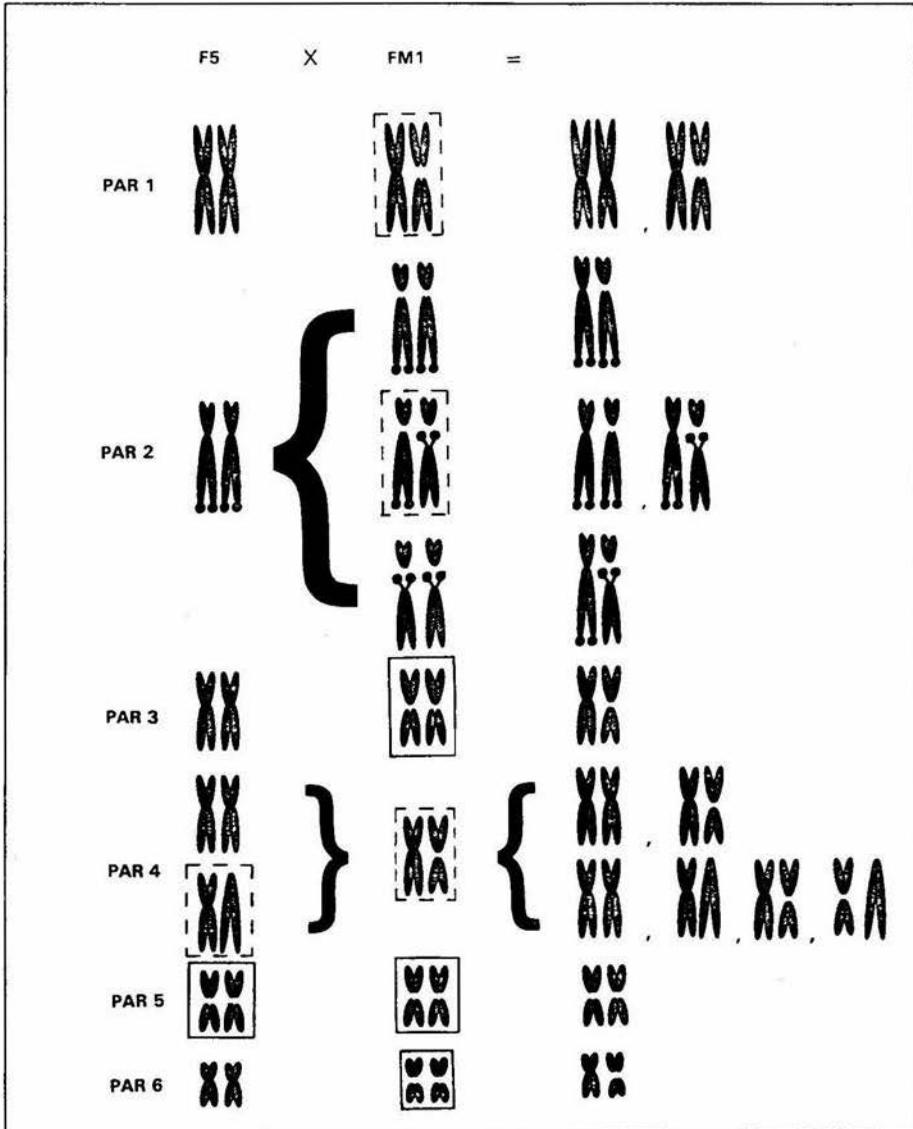


Fig. 13. Ideograma de la cruce de los citotipos F5xFM1, observándose ocho posibles configuraciones.

Terreno I

En este sitio se obtuvieron 14 cariotipos diferentes de 21 organismos procesados (Cuadro 3, Figura 14).

Cuadro 3. Configuraciones cariotípicas observadas en los organismos del terreno I.

No.	SEXO	2n	PAR 1	PAR 2	PAR 3	PAR 4	PAR 5	PAR 6
067	♀	42	BB	BB	BB	AB	BB	AB
068	♀	42	BB	BB	BB	AA	BB	BB
069	♀	42	BB	AB	BB	AB	BB	BB
070	♀	42	BB	AB	BB	AB	BB	BB
071	♀	40	BB	AA	BB	AA	BB	BB
073	♀	38	BB	BB	AA	AB	BA	AB
074	♀	42	BB	AB	BB	AB	BB	BB
075	♀	42	BB	AB	BB	AB	BB	BB
077	♀	42	BB	AB	BB	AB	BB	BB
078	♀	40	BB	AA	BB	AA	BB	BB
080	♀	38	AB	AC	AB	AA	BB	AB
081	♂	40	BB	BB	AA	AA	BB	BB
086	♂	42	BB	CC	AB	BB	BB	AB
091	♀	43	AB	BC	BB	BB	BB	BB
093	♀	41	BB	CC	AB	AB	BB	AB
095	♂	40	BB	AB	AB	AA	BB	AB
096	♂	44	BB	CC	BB	BB	BB	BB
097	♂	40	AA	BC	BB	BB	BB	AA
108	♀	40	BB	BB	AA	AA	BB	BB
109	♀	41	BB	AC	AB	AB	BB	BB
111	♂	42	BB	BB	BB	AA	BB	BB

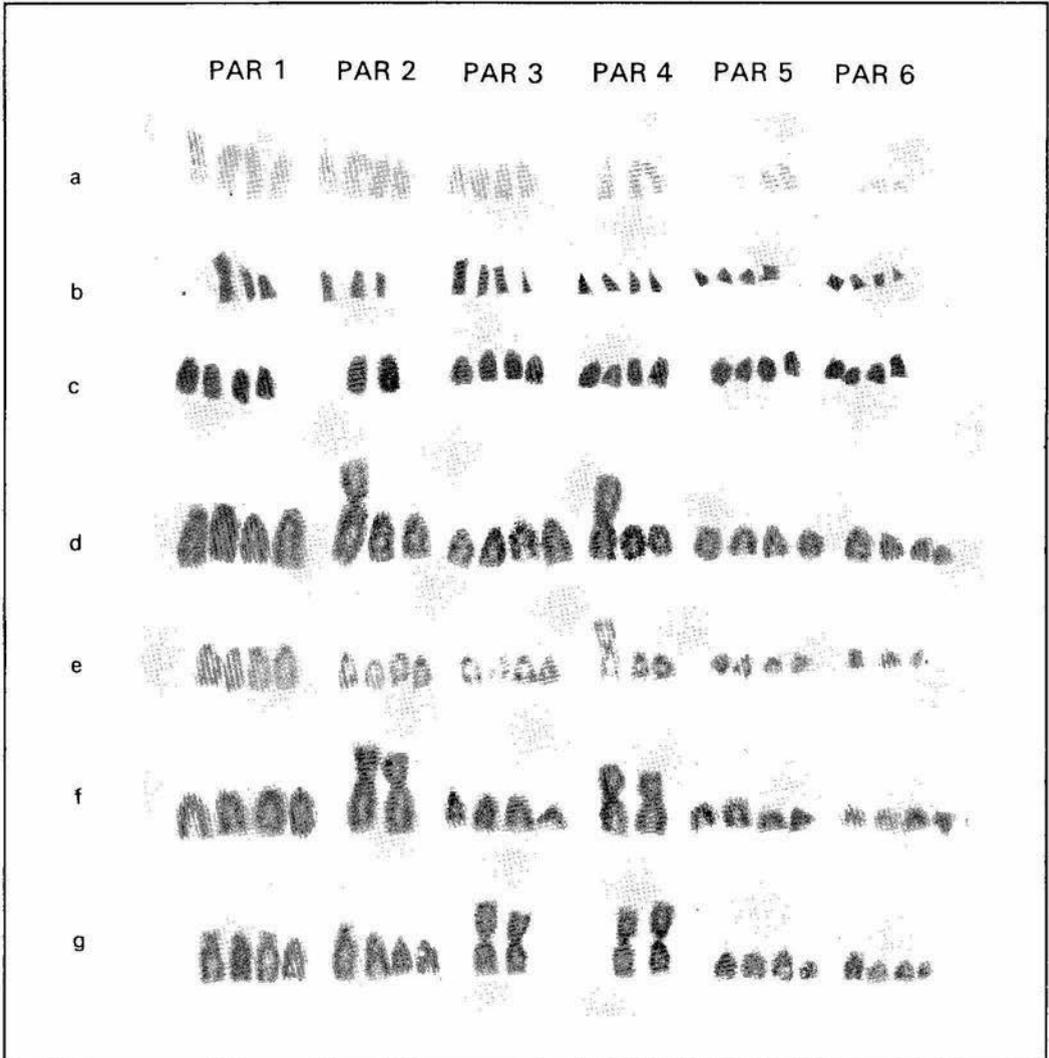


Fig. 14. Cariotipos encontrados en el terreno I.

- a. IGM 068, IGM 111.
- b. IGM 091.
- c. IGM 096.
- d. IGM 069, IGM 070, IGM 074, IGM 075, IGM 077.
- e. IGM 067.
- f. IGM 071, IGM 078.
- g. IGM 081, IGM 108.

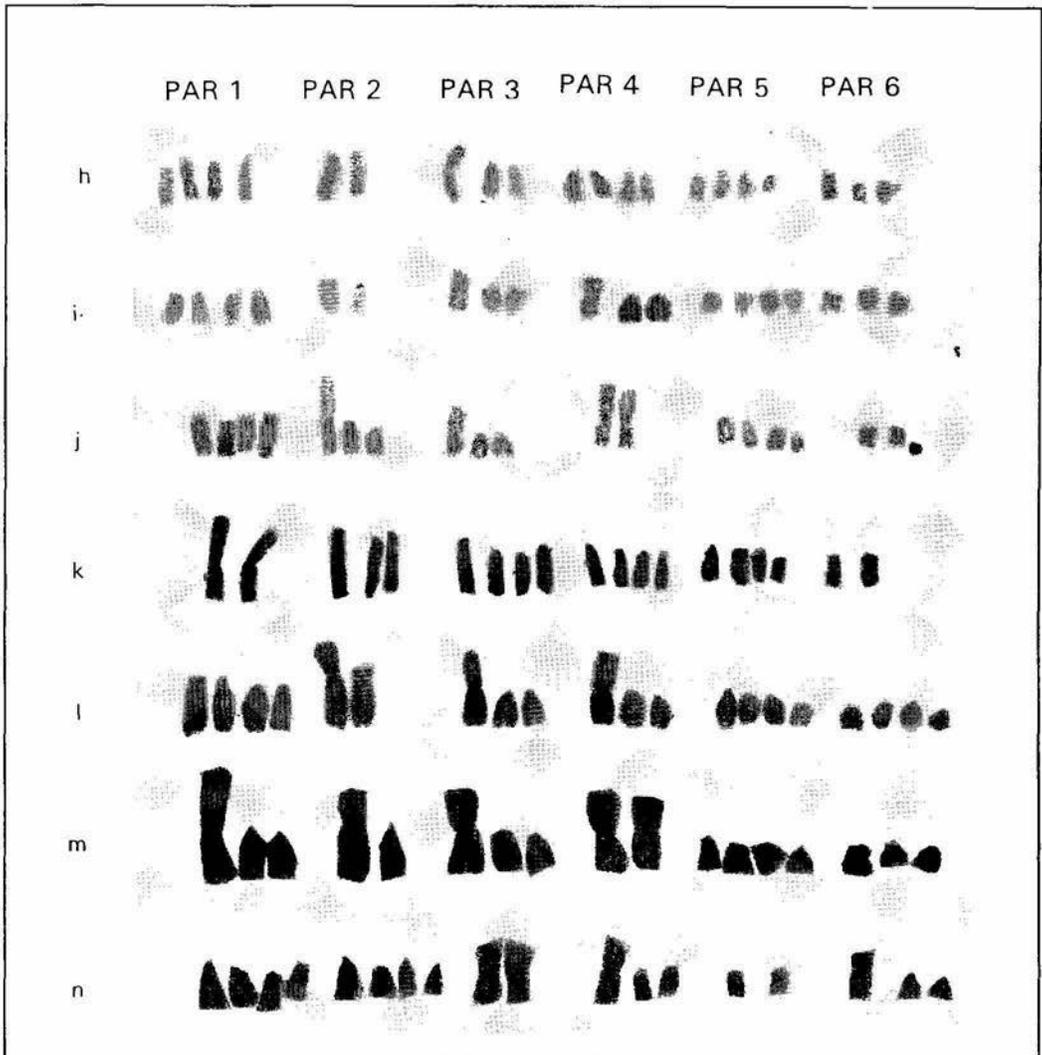


Fig. 14. Cariotipos encontrados en el terreno I (Continuación).

- h. IGM 086.
- i. IGM 093.
- j. IGM 095.
- k. IGM 097.
- l. IGM 109.
- m. IGM 080.
- n. IGM 073.

Cuatro individuos presentaron el citotipo parental **FM1** y de estos, dos compartieron la misma configuración cromosómica. Estos dos organismos se numeraron IGM 068 y 111 (Fig. 14a), los cuales presentan todos los pares macrocromosómicos fisionados excepto el par 4. Esta variación aparente con el ideograma para **FM1** se debe a los heteromorfismos intrapoblacionales. Las otras dos lagartijas con citotipo **FM1** quedaron registradas como IGM 091 (Fig. 14b) que presenta al par uno heterocigoto por fisión, al par dos heterocigoto por inversión (condición típica del citotipo), y los restantes pares macrocromosómicos homocigotos por fisión; e IGM 096 (Fig.14c), que es homocigoto por fisión de todos los pares macrocromosómicos excepto el par dos, que se encuentra homocigoto por inversión (condición exclusiva de este citotipo).

El cariotipo más registrado en toda la zona de estudio se presentó en el terreno I, y se caracteriza por presentar los pares 1, 3, 5 y 6 como homocigotos fisionados, y los pares 2 y 4 como heterocigotos (Fig. 14d). Esta configuración la presentaron los ejemplares IGM 069, 070, 074, 075 y 077, y se designaron como retrocruzas de híbridos F_1 con individuos parentales **FM1**.

Adicionalmente, se denominaron 7 cariotipos como retrocruzas, comprendiendo 9 individuos. El número IGM 067, (Fig.14e) presentó los pares 4 y 6 heterocigotos, mientras que los restantes fueron homocigotos por fisión. La presencia del par 6 como heterocigoto indica que el organismo es una retrocruza entre un híbrido F_1 y un parental **FM1**. IGM 071, 078 (Fig. 14f), poseen los pares 2 y 4 homocigotos metacéntricos, mientras que se observa un estado homocigoto por fisión en los pares

1, 3, 5 y 6, por lo que se designó como retrocruza, pues sólo así se puede obtener la condición homocigota metacéntrica del par 2. Los individuos IGM 081 y 108 (Fig. 14g) presentaron un cariotipo con los pares 3 y 4 como metacéntricos homocigotos y los pares restantes homocigotos por fisión, razón por la que se le designó retrocruza. Otra denominación de retrocruzas la obtuvieron IGM 086 (Fig. 14h) y 093 (Fig. 14i) que difirieron entre sí en el par 4, donde el primero presenta un carácter homocigoto por fisión y el segundo es heterocigoto. Por lo que respecta a los otros pares, ambos son homocigotos por fisión en los pares 1 y 5, heterocigotos en 3 y 6 y homocigotos por inversión en el par 2. Otros dos organismos registrados como retrocruzas son IGM 095 (Fig. 14j) que presenta los pares 1 y 5 homocigotos por fisión, el par 4 homocigoto metacéntrico y los pares 2, 3 y 6 heterocigotos e IGM 097 (Fig. 14k) el cual exhibe los pares 1 y 6 homocigotos metacéntricos, el par dos heterocigoto por fisión/inversión y los pares 3, 4 y 5 homocigotos por fisión. El organismo IGM 109 (Fig. 14l) también se registró como retrocruza, y posee los pares 1, 5 y 6 homocigotos por fisión, los pares 3 y 4 heterocigotos por fisión y el par 2 heterocigoto por inversión.

El único individuo híbrido F_1 reconocido que se obtuvo en este terreno, se catalogó con el número IGM 080 (Fig. 14m). Este organismo es heterocigoto para los 3 marcadores diagnósticos (par 1 y 6 por fisión y par 2 por inversión), además de ser heterocigótico por fisión para el par 3, es decir, presenta heterocidad en cuatro de los seis pares macrocromosómicos. Los pares 4 y 5 presentan condición homocigota, el

primero metacéntrica y el segundo por fisión. Cabe mencionar que la condición parental **FM1** sólo se observó en este terreno.

El organismo IGM 073 (Fig. 14n) merece mención aparte. Este fue denominado retrocruza junto con el individuo IGM 067, sin embargo, al observarse más células mitóticas, se observó que uno de los cromosomas metacéntricos atribuidos al par 6 no correspondía en tamaño, así, se designó como homocigoto por fisión para los pares 1 y 2; homocigoto metacéntrico para el par 3, heterocigoto para el par 4, y fusión de dos elementos de diferente tamaño (posiblemente par 5 y 6) para producir un cromosoma submetacéntrico, con un número diploide $2n = 38$. Esta situación (fusión de dos elementos de distinto par cromosómico) fue registrada por Porter y Sites (1986) quienes encontraron este rearrreglo en un sólo organismo, y por Arévalo *et al.* (1991) quienes concluyen que estos rearrreglos tienen un origen mutacional en las zonas híbridas. El hallazgo de este rearrreglo en la zona de estudio concuerda con lo propuesto por estos autores, discutiéndose más adelante las posibles implicaciones evolutivas de este rearrreglo.

De los cinco cariotipos tres son exclusivos de este lugar y los otros dos son compartidos con el terreno I. Todos los organismos de este terreno se designaron como retrocruzas entre híbridos F_1 y los citotipos parentales **F5** y **FM1**.

El individuo IGM 102 (Fig. 15a) presentó una configuración muy cercana a un organismo **FM1**, todos los pares se adecuan a dicho citotipo excepto el par 3 que aparece como homocigoto metacéntrico y se esperaría que fuera homocigoto por fisión si fuese **FM1**. Así, presenta el par 1, 5 y 6 homocigoto por fisión, el par 2 homocigoto por inversión y los pares 3 y 4 homocigotos metacéntricos. Este organismo pudo ser considerado como **FM1** polimórfico para el par 3, sin embargo, dada la homocigocidad de tal par y a las múltiples combinaciones que se obtienen de los individuos retrocruzas, se designó como retrocruza.

El organismo IGM 105 (Fig. 15b) compartió su configuración con el individuo IGM 93 del terreno I, el cariotipo de este organismo se discutió anteriormente.

Se hallaron tres configuraciones adicionales de retrocruzas comprendiendo seis organismos. La primera incluye a los organismos IGM 103 y 104 (Fig. 15c), que son homocigotos metacéntricos para el par 4, homocigotos por fisión para los pares 1, 5 y 6, heterocigotos por fisión para el par 3 y heterocigotos por inversión para el par 2. Los ejemplares IGM 106 y 107 (Fig. 15d) son homocigotos por fisión para los pares 1, 4 y 5 y heterocigotos para los pares restantes. La última configuración la presentó el organismo IGM 110 (Fig. 15e), que compartió la configuración con el organismo IGM 109 del terreno I, y que es homocigoto por fisión para los pares 1, 5 y 6, heterocigoto para 3 y 4 y heterocigoto por inversión para el par 2.

Terreno III

En este terreno se observaron 4 cariotipos diferentes, correspondientes a 8 organismos (Cuadro 5, Figura 16), de los cuales, tres son exclusivos de este lugar y sólo uno de ellos se compartió con un individuo del terreno I.

Cuadro 5. Configuraciones cromosómicas observadas en los organismos del terreno III.

No.	SEXO	PAR 1	PAR 2	PAR 3	PAR 4	PAR 5	PAR 6
142	♂	AA	AA	AA	AC	BB	AA
143	♂	AA	AA	AA	AC	BB	AA
144	♀	AB	AC	AB	AA	BB	AB
145	♀	AA	AA	AA	AC	BB	AA
146	♂	AB	AC	AB	AB	BB	AB
147	♂	AA	AA	AA	AC	BB	AA
148	♂	BB	AC	AB	BB	BB	AA
149	♂	AA	AA	AA	AC	BB	AA



Fig. 16. Cariotipos encontrados en el terreno III.

- a. IGM 142, IGM 143, IGM 145, IGM 147, IGM 149.
- b. IGM 144.
- c. IGM 146.
- d. IGM 148.

El cariotipo más frecuente en este terreno fue el que presentaron los organismos IGM 142, 143, 145, 147 y 149 (Fig. 16a) el cual se designó como **F5 inv. p.4**, es decir, los pares 1, 2, 3 y 6 son metacéntricos, el par 5 se observa fisionado (condición típica del cariotipo) y el par 4 es heteromorfo por inversión. Esta condición de heteromorfismo en el par 4 no se observó en los terrenos I y II, por lo que se comprueba lo referido por Arévalo *et al* (1991) con respecto a que este heteromorfismo es raro y en las áreas híbridas no se observa. Esta configuración representa la raza pura o parental, y es muy importante porque corrobora la existencia de la zona híbrida entre los citotipos F5 y FM1, así como el hallazgo de una nueva zona para la raza en cuestión.

Cabe señalar que esta configuración es la única que se encontró en los encinos propiamente, pues los otros organismos recolectados en este terreno, se capturaron

en una franja intermedia entre los terrenos I y II y el III, pero como en este terreno se realizó el transecto altitudinal, por esto se incluyen aquí.

El organismo IGM 144 (Fig. 16b) se designó como híbrido F_1 , que comparte la configuración con el individuo IGM 080, único organismo que se había registrado como F_1 en el terreno I.

Otro organismo que resultó híbrido F_1 , fue el IGM 146 (Fig. 16c), que es heterocigoto para todos los pares macrocromosómicos (excepto para el par 5 que se encuentra fijado por fisión tanto en **F5** como en **FM1**).

El individuo IGM 148 (Fig. 16d) se registró como retrocruza, presentando el par 6 homocigoto metacéntrico, los pares 1, 4 y 5 homocigotos por fisión, el par 3 heterocigoto por fisión y el par 2 heterocigoto por inversión.

Debido a la gran variabilidad cromosómica que se presentó se realizó una prueba de X^2 para advertir si las frecuencias genotípicas (heterocigotos y homocigotos) estaban bajo las expectativas del equilibrio Hardy-Weinberg, observándose que todos los pares macrocromosómicos se conforman dentro de lo esperado (Cuadro 6), es decir, se cruzan al azar, por lo que no se desvían significativamente del equilibrio Hardy-Weinberg, lo que sugiere que los rearrreglos se comportan como mutaciones neutrales o casi neutrales y por lo tanto no contribuyen a los procesos de especiación como lo sugirieron White (1978) y Hall (1980). Esta situación es semejante a la discutida por Sites y Davis (1989) quienes comentan al respecto de una zona híbrida que los organismos parentales puros hibridizan y producen F_1 en frecuencias similares a las esperadas para un apareamiento al azar en individuos de zonas vecinas, y que

los polimorfismos extensos que aparentemente no causan desbalanceo meiótico se presentan en frecuencias Hardy-Weinberg.

Cuadro. 6 Comparación de valores observados y esperados del Equilibrio Hardy-Weinberg para los diferentes pares macrocromosómicos utilizando la corrección de Yates para muestras pequeñas. Obs = Observado, Esp = Esperado, gl = grados de libertad, P = Probabilidad.

Par	HOMOCIGOTOS		HETEROCIGOTOS		X ²	gl	P
	Obs	Esp	Obs	Esp			
1	32	30.460	4	5.540	0.286	1	0.59
2	18	18.058	18	17.942	0.0002	1	0.98
3	22	19.40	14	16.620	0.3875	1	0.53
4	19	18.216	17	17.748	0.0143	1	0.90
5	36	36.00	0	0.000	0.000	1	0.00
6	25	21.549	11	7.222	0.2353	1	0.627

Se debe mencionar que durante el estudio se recolectaron muy pocas lagartijas machos, las cuales no mostraban actividad reproductiva salvo en muy pocos ejemplares, por lo que se obtuvieron escasos datos de meiosis, los cuales son muy importantes para corroborar los resultados obtenidos en mitosis y para observar si los organismos retrocruzas o híbridos segregan gametos balanceados. Los organismos procesados cariotípicamente para meiosis presentaron gametos balanceados, sin embargo, éstos no se muestran ni discuten.

FRECUENCIAS CROMOSOMICAS

Se efectuó el conteo de homocigotos y heterocigotos para cada par macrocromosómico obteniéndose las frecuencias de los mismos por cada combinación (Cuadro 7).

Cuadro 7. Frecuencias de homocigotos y heterocigotos observadas para cada par macrocromosómico. El asterisco denota una frecuencia de 36 para los homocigotos por fisión, no se toma en cuenta el organismo IGM 073 que presentó fusión entre los pares 5 y 6.

FRECUENCIA	Par 1	Par 2	Par 3	Par 4	Par 5	Par 6
HOMOCIGOTOS AA	6	7	9	12	-	7
HOMOCIGOTOS BB	26	6	13	7	36*	18
HOMOCIGOTOS CC	-	5	-	-	-	-
HETEROCIGOTOS AB	4	8	14	12	-	11
HETEROCIGOTOS AC	-	8	-	5	-	-
HETEROCIGOTOS BC	-	2	-	-	-	-

La frecuencia de homocigotos "AA" (metacéntricos) en todos los pares macrocromosómicos es baja, y se observa en todos los pares excepto el 5. La baja frecuencia en el par 1 se debe a que **FM1** presenta heteromorfismo para este par. Los pares 2 y 6 son homocigotos en **F5** pero no así en **FM1**, por lo que la baja frecuencia de aparición de estos pares como homocigotos metacéntricos puede deberse a que al cruzarse ambos citotipos, **F5** es enmascarado. El par 4 exhibe el valor máximo, esto se debe a que éste es polimórfico en **FM1** y al cruzarse o retrocruzarse se da tal frecuencia. El par 5 no se observa homocigoto metacéntrico pues ninguno de los dos citotipos en contacto presentan esta condición.

La frecuencia de homocigotos por fisión "BB" es sumamente alta en el par 1, donde 26 organismos presentan esta condición. El par 2 tiene relativamente una baja frecuencia de homocigotos por fisión, y el par 3 tiene una frecuencia media para este rearreglo. El par 5 se presenta fisionado en todos los casos, debido a que en ambos citotipos se da esta situación (excepto en el individuo IGM 073 que presentó fusión de cromosomas de los pares 5 y 6, observándose un arreglo "BA"). El par 6 tiene una alta frecuencia de fisiones, lo que sugiere que existe una cruce entre **F5** y **FM1**.

Sólo se observan homocigotos por fisión "CC" (así como heterocigotos por inversión "AC" o "BC") en el par 2, lo que muestra que el citotipo **FM1** está involucrado, y la situación homocigota indica que se puede tratar de individuos **FM1** puros o retrocruzas. La condición "AC" se presentó también en el par 4 de todos los organismos **F5** puros, con esto, aunque el heteromorfismo en dicho par es generalmente raro, los organismos muestreados **F5** puros lo presentan siempre. Sin embargo, este heteromorfismo no se observó ni en los individuos híbridos ni retrocruzas, por lo que no se lleva a cabo la introgresión de este par.

En cuanto a los heterocigotos por fisión "AB", la frecuencia para el par 1 es muy baja, pues la mayoría de los individuos resultaron homocigotos por fisión. El par 2 tiene una mayor frecuencia que el par 1 ya que este par en **FM1** se encuentra fisionado y en **F5** metacéntrico, por lo que al cruzarse, se dará esta situación. Los pares 3 y 4 son los que vuelven a presentar las más altas frecuencias por razón similar a la del par 2. El par 5 no presenta tales rearreglos, y el par 6 muestra una frecuencia alta, lo que concuerda con la hibridación de ambos citotipos.

POLIMORFISMOS CROMOSOMICOS

Dentro de la población muestreada se observan varios polimorfismos que pueden ser debidos a dos alternativas posibles. La primera es tomar a todos los cariotipos encontrados como polimorfismos intrapoblacionales, es decir con una alta frecuencia de rearrreglos para uno o más macrocromosomas. La segunda es tomar la posición de zona de hibridación y así sólo tomar como polimórficos a los organismos **FM1** puros pero que presentan rearrreglos debidos a los heteromorfismos que presenta tal citotipo.

Para que se lleve a cabo la primera alternativa, se asume que el citotipo encontrado es **FM1**, el cual tendrá una gran variedad de rearrreglos que involucran tanto fisiones, inversiones y fusiones, lo cual no ocurre normalmente, sin embargo; existe el antecedente de una población altamente polimórfica cerca de Cadereyta, en Vizarrón, Querétaro, donde se encontraron organismos con dos y hasta tres rearrreglos cromosómicos, registrándose un caso de fusión entre dos macrocromosomas de diferente par (Porter y Sites, 1985). Esta población se reconoció más adelante como una posible zona de hibridación entre el citotipo **F5 + 6** y uno de los citotipos **FM**, de acuerdo a análisis alozimáticos realizados por Sites y Davis (1989) se reconoció que el DNA ribosomal en sitios de restricción era representativo de **F5 + 6** y **FM1**, sin embargo; no se tenía noción de que ambos citotipos hibridizaran, además de que la localidad **FM1** más cercana se encuentra a 30 km de la localidad. Por otra parte, los pares macrocromosómicos que se consideraron polimórficos eran exactamente los que caracterizan a **F5 + 6** y **FM1**, por lo que Arévalo, *et al.* (1991) concluyeron que la

localidad Vizarrón representa un punto histórico de reciente hibridación, y que los rearrreglos cromosómicos que se están segregando en dicha población son selectivamente neutrales en sus efectos meióticos.

No obstante, algunos de los cariotipos registrados en Santuario Mapethé, no se acomodan dentro de las suposiciones de esta alternativa, pues requerirían de rearrreglos en todos los pares macrocromosómicos para poder ajustarse al citotipo **FM1**, y utilizando el criterio que se manejó para localidad Vizarrón, es mucho más probable que en Santuario Mapethé se esté dando la misma situación.

De acuerdo a la segunda alternativa, los únicos organismos que presentan polimorfismos cromosómicos son los **FM1** puros debido a que existen heteromorfismos intrapoblacionales en los pares 1 y 4, y ambos rearrreglos se observaron en dichos individuos, es decir son polimórficos para dos pares cromosómicos. Todos los demás organismos son híbridos o retrocruzas, por lo que no se puede hablar de polimorfismos.

ZONA HIBRIDA

Estudios recientes con híbridos naturales y/o experimentales han demostrado una elevada tasa de mutaciones cromosómicas (Hägele, 1984; Naviera y Fontdevila, 1985; Peters, 1982; Shaw *et al.* 1983) que presumiblemente aceleran los eventos de hibridación. Esto parece ocurrir en *Sceloporus grammicus*, pues se han encontrado nuevas clases de rearrreglos en dos localidades donde se sospecha que se está llevando a cabo hibridación (Arévalo *et al.* 1991; presente trabajo). Así, se explican

los polimorfismos encontrados en las zonas híbridas, como un acontecimiento previo a la total hibridación.

La zona estudiada es el resultado del contacto entre los citotipos **F5** y **FM1**, lo que se ratifica al obtener tanto retrocruzas como organismos híbridos F_1 y parentales.

Ecológicamente, ambos citotipos se distribuyen en sitios diferentes, **FM1** se encuentra en terrenos cultivados en hábitats como **Agave**, **Opuntia** y bardas de piedra, mientras que **F5** prefiere los bosques de **Quercus** (Hall, 1973).

Los terrenos I y II, poseen una vegetación de **Agave** y están rodeados por bardas de piedra, lo que los hace hábitats susceptibles para el citotipo **FM1**. En ellos, se observan organismos con coloración ventral variada, desde la típica para machos (parche ventral) hasta diferentes colores de vientre y cuello, siendo intermedios a los dos citotipos en contacto.

El citotipo **F5** se localiza al Oeste de los terrenos, dentro del bosque de **Quercus**, a una altitud mayor a los 2600 msnm., con organismos típicos morfológicamente, los machos presentan el parche ventral muy conspicuo y poseen manchas negras en cuello y hombros, además de color naranja tanto en cuello como en vientre.

El citotipo **FM1** se localiza hacia el Este, donde la vegetación está compuesta por **Agave**, **Opuntia** y más al Este por **Yucca**, con organismos con características ventrales menos marcadas. Hay que añadir que al encontrarse organismos **FM1** parentales en el terreno I, se infiere que existe cierta introgresión de **FM1** a la zona de contacto.

La existencia de organismos híbridos F_1 y retrocruzas fuera de los terrenos I y II muestra que la zona híbrida no se encuentra confinada a estos sitios, además, se corrobora que el citotipo **FM1** introgresiona el área de la raza **F5**.

Hall y Selander (1973) estudiaron la dinámica de dos razas cromosómicas hibridizantes (**F6** y **S**) en el complejo *S. grammicus*. Establecieron un transecto altitudinal en los volcanes que dividen al Valle de México, y demostraron que el punto de contacto se estableció en el ecotono entre dos diferentes tipos vegetacionales. En elevaciones medias el citotipo **F6** habita bosques húmedos de abetos, mientras que a mayor altitud, **S** se encuentra confinado a terrenos más secos de bosques de pino. Distinguieron individuos híbridos F_1 además de varias combinaciones de retrocruzas dentro de una extensión de 400-500 m. Concluyeron que aparentemente no existe introgresión de **S** hacia el hábitat de **F6**, pero sí se registró una pequeña introgresión de **F6** hacia el hábitat de **S**. Argumentaron que: 1) los individuos retrocruzas sobrevivían pobremente, 2) los que sobrevivían no se reproducían y 3) el contacto entre estas poblaciones lleva al menos 7 mil años. Más tarde, Hall (1980) argumentó que los F_1 y las retrocruzas eran lo suficientemente fértiles para permitir introgresión entre la primera generación y las retrocruzas, lo que contradice su postulado dos (Hall y Selander, 1973), pero la evidencia demostró apareamiento al azar, fertilidad híbrida y viabilidad de retrocruzas dentro de la zona, lo que además contradice su hipótesis de especiación en cascada, creada para explicar la divergencia genética en esta especie.

Los resultados obtenidos por Hall (1980) son consistentes con lo observado en Santuario Mapethé, donde los híbridos F₁ son fértiles pues se dan retrocruzas, que no se obtendrían si los híbridos no tuvieran capacidad de reproducirse. Asimismo se observa que las frecuencias de rearreglos no se desvían de lo esperado, por lo que se asume que se están reproduciendo al azar. Se advierte además, una relación parecida en hábitats, donde **F5** solo se encuentra en bosques de *Quercus*, mientras **FM1** puede explotar otro tipo de vegetación, por lo que es factible que **FM1** haya ganado terreno encontrándose con el otro citotipo, que dadas las condiciones, tiene en los terrenos más bajos una barrera que no le permite el paso.

Es importante mencionar el hecho de haber encontrado una zona híbrida entre dos citotipos que no habían entrado en contacto, además las dos razas difieren en varios pares cromosómicos, a diferencia de las registradas anteriormente (salvo la zona **F5** x **FM2**), en donde los citotipos en cuestión difieren por uno o dos rearreglos cromosómicos.

IMPLICACIONES EVOLUTIVAS

Los rearreglos cromosómicos han estado implicados tanto en evolución filética (por divergencia adaptativa de grupos de linaje genético) a través de niveles taxonómicos amplios, como en procesos de especiación a nivel población (Sites *et al.*, 1992).

Desde que Hall (1973) propuso el modelo de especiación en cascada para explicar el posible modo de evolución de *Sceloporus grammicus*, muchos

investigadores (Sites, 1983; Porter y Sites 1985, 1986; Sites *et al.* 1988) han tratado de probar este y otros modelos, observando varias inconsistencias, como son falta de una estructura de población adecuada, aunada al papel neutral que parecen ejercer los heterocigotos cromosómicos.

Muchas hipótesis de especiación cromosómica (cascada, Hall, 1973; estasiopátrica, White, 1978b) predicen que los individuos heterocigotos para uno o más rearrreglos cromosómicos formados como consecuencia de apareamiento al azar en una zona de hibridación entre poblaciones cromosómicamente diferenciadas deben exhibir una reducida aptitud reproductiva con respecto a los homocigotos cromosómicos. Imai, *et al.* (1986) son los únicos que proponen una situación contraria. La única manera de que un rearrreglo fuertemente subdominante pueda ser movido de una condición heterocigota a una homocigota en una población es por deriva génica, fuerzas meióticas, endogamia, fuerte selección para el nuevo homocigoto o alguna combinación de estos factores que invalidarán la fuerza de selección en contra del heterocigoto (Hedrick, 1981; Lande, 1979). Esta aptitud reducida de los heterocigotos que puede resultar por varios mecanismos genéticos (Sites y Moritz, 1987), así como el mecanismo meiótico que actuó, pueden ser confundidos por factores diferentes a la heterocigocidad de la estructura cromosómica *per se*. Por ejemplo, se han realizado estudios en cepas de laboratorio de *Mus sp.* que han mostrado que el comportamiento del apareamiento meiótico y los patrones de segregación en la anafase pueden ser diferentes a los mismos rearrreglos en diferentes acervos génicos (De Boer, 1986). Estos y otros resultados indican que los estudios

del comportamiento meiótico cromosómico en híbridos intraespecíficos o intrapoblacionales debe ser interpretado con cuidado si los efectos génicos son desconocidos (Sites *et al.* 1992).

La conexión precisa entre el origen de las zonas de hibridación entre poblaciones genéticamente diferenciadas (como las define Woodruff *et al.*, 1979) y los procesos de especiación no están claros todavía. Las zonas híbridas naturales sin embargo, ofrecen material experimental para la cuantificación de algunas de las diferencias genéticas en los genomas, morfología, ecología y comportamiento de las poblaciones hibridizantes, y por lo tanto proporcionan un panorama de la divergencia causalmente relacionada o asociada con la especiación (Sites *et al.*, 1992).

En ausencia de datos extensivos de meiosis en las zonas híbridas, la subdominancia puede aclararse observando la frecuencia de polimorfismos cromosómicos dentro de estas poblaciones. Con una alta subdominancia los polimorfismos cromosómicos deberían ser raros fuera de la zona híbrida. Tales rearreglos son seleccionados en contra tan pronto se originan como heterocigotos y en una población grande se perderán rápidamente. En una población muy pequeña estos rearreglos pueden perderse o fijarse después de pocas generaciones por deriva, así, no importando el tamaño de la población, los polimorfismos cromosómicos deberían ser raros excepto en zonas híbridas (Sites *et al.*, 1987).

Los resultados del estudio de Reed (1991) y de investigadores previos (Porter y Sites, 1985, 1986; entre otros) sugieren que la neutralidad meiótica dentro de los heteromorfismos poblacionales es característica del complejo *Sceloporus grammicus*.

Esto es consistente con lo obtenido en el presente estudio, pues aunque el número de machos estudiados fue mínimo, y por lo tanto hubo escasos resultados de células en meiosis, éstas parecen segregarse de manera normal, lo cual se confirma al obtener tanto retrocruzas como híbridos, que no se encontrarían si los gametos de individuos heteromórficos no actuaran de manera neutral.

Recientemente, se ha demostrado que existe una elevada tasa de mutaciones cromosómicas en híbridos naturales o experimentales (Hägele, 1984; Naveira y Fontdevila, 1985; Peters, 1982; Shaw *et al.*, 1983) lo cual puede acelerar los procesos de hibridación. Esto parece ocurrir en *S. grammicus* debido a que se han encontrado nuevas clases de rearrreglos en localidades donde se supone ocurre hibridación. Muchos investigadores (Baker y Bickhman, 1986; Capanna, 1982; Moritz, 1986) han hipotetizado que las fusiones monobraquiales pueden representar mecanismos efectivos para el aislamiento de razas cromosómicas después de contacto secundario, mientras que las mutaciones Robertsonianas (fusiones y fisiones) no necesariamente interrumpirán el flujo génico (lo que se ha observado en *S. grammicus*). La influencia de las fusiones monobraquiales en procesos de especiación ocurre por la interrupción de los multivalentes en cadena durante la segregación cromosómica. Sin embargo, el efecto negativo potencial de la formación de multivalentes en la segregación no se puede evaluar pues no se tienen datos de frecuencia meiótica de los organismos con fusiones monobraquiales. No obstante, si la segregación aneuploide es severa en esas poblaciones, los heterocigotos

monobraquiales pueden contribuir significativamente al aislamiento post-reproductivo en estas zonas sin importar su origen (Arévalo *et al.*, 1991).

Una interpretación alternativa al origen espontáneo de rearrreglos monobraquiales en zonas inducidas a hibridación, es que pueden representar individuos marcadores F_1 . Sin embargo, no hay evidencia de contacto secundario entre las poblaciones fijadas para las fusiones monobraquiales. Se concluye que estos rearrreglos tienen un origen mutacional en las zonas híbridas pues en dos localidades donde ambos pares 5 y 6 son acrocéntricos se presentó dicho rearrreglo (Arévalo *et al.* 1991). La resolución del cariotipo "standard" no permite detectar rearrreglos delicados, pero los patrones de apareamiento meiótico sugieren la presencia de rearrreglos crípticos, posiblemente translocaciones además de las fusiones monobraquiales. Una alternativa es que los mismos rearrreglos básicos estén involucrados, pero éstos tienen diferentes consecuencias meióticas en acervos génicos distintos. Estos efectos están bien documentados en mamíferos (De Boer, 1986; Searle, 1988) y pueden esperarse en una zona que contenga organismos tanto F_1 como F_2 así como diferentes combinaciones de retrocruzamiento. Por esto, se hacen necesarios estudios posteriores aplicando técnicas de complejo sinaptonemal.

Los resultados obtenidos por diversos investigadores durante varios años de estudio sugieren que muchos de los polimorfismos por fisión en poblaciones de *Sceloporus grammicus* no son fuertemente subdominantes y por lo tanto no funcionan como mecanismos de aislamiento post-reproductivo en zonas híbridas, al menos en la forma en que Hall (1980, 1983) lo visualizó. White (1968, 1978), y muchos otros

(Barton, 1979; Spirito *et al.* 1983) sugieren que uno o dos rearrreglos cromosómicos pueden no ser adecuados para reducir apreciablemente el flujo génico dentro de las zonas híbridas.

Esto no descarta la posibilidad de que se esté llevando especiación cromosómica por otros mecanismos como la acumulación de múltiples rearrreglos donde cada uno tendrá efectos poco subdominantes. Alternativamente, la especiación puede ocurrir por una serie de fusiones monobraquiales céntricas en la forma propuesta por Baker y Bickham (1986), además, las posibilidades de otros modos de especiación en *Sceloporus grammicus* pueden incrementarse.

Recientemente, Reed (1991) observó que la subdominancia asociada con el cromosoma 2 juega un papel significativo en la dinámica de una zona híbrida entre los citotipos F5 x FM2. Sin embargo, no obtuvo evidencia directa de que la subdominancia esté asociada con las fisiones céntricas simples de los cromosomas 1, 3, 4 y 6. Debido a que la mayoría de las restantes zonas híbridas del complejo *S. grammicus* involucran citotipos que difieren por fisiones céntricas simples, no habrá subdominancia meiótica en estas zonas, por lo que no resulta evidente que los rearrreglos cromosómicos jueguen un papel importante en el origen de los citotipos en *S. grammicus*. Las diferencias cromosómicas observadas en los citotipos serán entonces el resultado de la fijación para rearrreglos cromosómicos alternativos en alopatria (Bush, 1975).

Existe una considerable evidencia empírica que sugiere un papel activo de los rearrreglos cromosómicos para el mantenimiento de las zonas híbridas (*Mus musculus*,

Capanna *et al.* 1977; Capanna, 1982; *Sores araneus*, Searle, 1988; *Caledia captiva*, Shaw y Wilkinson, 1980; Shaw *et al.*, 1990). En cada uno de los casos los rearrreglos cromosómicos no parecen servir como papel primario en la diferenciación de los taxa involucrados.

Sin embargo, Templeton (1981) observó que la fijación de rearrreglos en demos pequeños no es especiación. La divergencia cromosómica en el complejo *S. grammicus* puede ser el resultado de un incremento en la tasa de mutación, donde los rearrreglos actúan como otras clases de cambios genéticos. Donde los heteromorfismos intrapoblacionales pueden representar mecanismos alternativos para reducir la combinación y aislar complejos génicos coadaptados. Si la fijación de rearrreglos cromosómicos individuales en los citotipos representan eventos alopátricos independientes, es posible que todas las zonas híbridas en el complejo representen contactos secundarios (Reed, 1991).

Estos descubrimientos sumados a la falta de una estructura de población adecuada y a la incertidumbre potencial de la filogenia cromosómica, pone en duda el modelo de especiación en cascada.

Todas las suposiciones mencionadas parecen concordar con la situación observada en la localidad Santuario Mapethé, donde se descubrió una nueva zona híbrida entre dos citotipos que difieren entre ellos por más de una fisión simple, los cuales presentan una alta tasa de polimorfismos, los heterocigotos parecen desempeñar un papel neutral en cuanto a la segregación de gametos aneuploides. Es importante señalar que la zona híbrida de Santuario Mapethé es parecida a la que se

encuentra en Tulancingo, Hidalgo entre los citotipos **F5** y **FM2**, ya que en ambos casos las razas cromosómicas se encuentran separadas por varios rearrreglos.

Basados en la filogenia hipotetizada por Reed (1991) para el complejo *Sceloporus grammicus* (Fig. 17), los citotipos **F5** y **FM1** representan extremos opuestos de la secuencia de la cascada y están separadas por varias razas cromosómicas intermedias. Debido al número de diferencias cromosómicas y a que los citotipos en cuestión no son taxa hermanos la zona de hibridación no es equivalente a la zona primaria hipotetizada por Hall (1983). Si los efectos acumulados de los múltiples rearrreglos no aíslan formas como **F5** y **FM1** (situación similar a la observada entre **F5xFM2**), entonces el modelo en Cascada y otros no son útiles para explicar los procesos que ocurren en *Sceloporus grammicus* (Reed, 1991).

Una alternativa que puede llevarse a cabo en *S. grammicus* es la hipótesis de divergencia primaria alopátrica seguida de contacto secundario (sistema de dos componentes) descrita por Key (1968), en la cual está fundamentada el modelo de especiación alopátrico propuesto por Sites (1982), debido a que las diferencias estructurales y el comportamiento meiótico del cromosoma 2 parecen apoyar esta hipótesis (Reed, 1991).

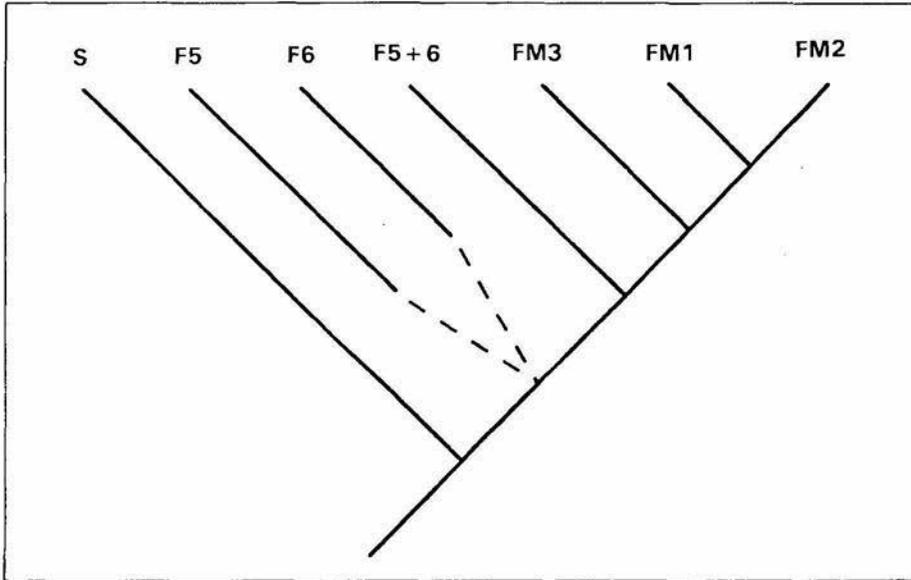


Fig. 17. Cladograma que muestra la posible filogenia de *Sceloporus grammicus*; tomado de Reed (1991).

Estudios más complejos y finos en *Sceloporus grammicus* proveerán niveles estimados de divergencia genómica nuclear y mitocondrial así como las relaciones filogenéticas de todas las razas involucradas en los contactos. Cuando esta información esté disponible, será posible evaluar los efectos meióticos y las consecuencias en la aptitud reproductiva de la heterocigocidad cromosómica en el contexto de un rango conocido de divergencias tanto cromosómicas como de DNA mitocondrial y nuclear (Sites *et al.*, 1992).

COMENTARIO TAXONOMICO

Gracias a los estudios citogenéticos, se han podido utilizar caracteres diferentes a los puramente morfológicos para nombrar especies, sin embargo siempre se ha cuestionado si un carácter de este tipo, como puede ser el número cromosómico se puede considerar como diacrítico para separar especies o subespecies.

Si se utiliza el cariotipo como carácter diagnóstico, el complejo *Sceloporus grammicus* debió dividirse en 7 subespecies cuando se reconocieron las siete razas cromosómicas en 1973. Sin embargo, y aunque todos los estudios realizados desde esa fecha corroboran la existencia de dichas razas, no se han propuesto como especies debido a estas controversias, salvo la razas P1 y F6 (Hall, 1973) que Lara-Góngora (1983) nombró como *S. anahuacus* y *S. palaciosi* respectivamente argumentando que existen diferencias morfológicas conspicuas asociadas a dichas razas cromosómicas.

No obstante, otros investigadores (e.g. Sites, 1986; Arévalo *et al.* 1991) han seguido una visión más conservadora argumentando que hasta que no se tengan pruebas más contundentes, *Sceloporus grammicus* debe seguir tomándose como un complejo. Esta visión, es acertada, desde mi punto de vista, pues los resultados obtenidos en diversos trabajos han mostrado que distintas razas pueden entrar en contacto y producir tanto organismos híbridos como retrocruzas, es decir, descendencia fértil, con pocas o nulas diferencias morfológicas.

Por otra parte, como se ha mencionado a lo largo del presente trabajo, los modelos de especiación propuestos explícitamente para el complejo, no se cumplen

en todos sus supuestos pues, el modelo de especiación en cascada (Hall, 1973) asume como un supuesto fundamental que los heterocigotos segregan gametos euploides y por lo tanto será poco factible encontrar organismos híbridos o retrocruzas, situación contraria a lo que se ha observado, pues se han registrado siete zonas híbridas, más la registrada en este trabajo. Además, el modelo establece que la especiación se debe llevar a cabo linealmente; si esto fuese así, y por algún mecanismo se encontraran organismos híbridos, éstos sólo podrían formarse entre dos citotipos emparentados cercanamente, lo que no se ha observado, por lo menos en la población estudiada por Reed (1991) y la estudiada en Santuario Mapethé, donde las razas que entran en contacto no están emparentadas cercanamente.

El otro modelo de especiación propuesto para el complejo (Modelo Alopátrico de Sites, 1982) que está basado en la hipótesis de divergencia alopátrica seguida de contacto secundario (Key, 1968), también postula que los híbridos van a tener una menor adecuación, aunque no por causas cromosómicas, sino por un aislamiento geográfico. Sin embargo, los postulados generales del modelo, parecen cumplirse para el complejo, pues se han observado poblaciones aisladas geográficamente debido a que se distribuyen en hábitats diferentes las cuales forman zonas híbridas en el ecotono, lo que podría apoyar la "creación" de semiespecies (organismos híbridos) que a la larga presentarían incompatibilidades reproductivas como una estrategia de aislamiento. Esta situación fue observada por Reed (1991) mediante técnicas de microscopía electrónica, donde los organismos híbridos para múltiples rearrreglos tenían problemas meióticos.

Como se puede apreciar, el modelo alopátrico es el que hasta el momento parece explicar los fenómenos que suceden en el complejo *Sceloporus grammicus* y puesto que se propone que se formarán semiespecies que son difícilmente reconocibles por características distintas a las citogenéticas, pienso que la posición conservadora que se ha seguido de mantener la taxonomía del complejo como tal sin describir nuevas especies es apropiada, sin embargo; en los casos en que los citotipos estén bien determinados y no se observen zonas de contacto cercanas, será posible describir a tales razas como especies diferentes, con base en caracteres tanto morfológicos, citogenéticos como bioquímicos.

CONCLUSIONES

La condición citogenética de *Sceloporus grammicus* en la localidad Santuario Mapethé, Hidalgo es muy compleja, pues se presenta una zona de contacto entre dos razas cromosómicas, con lo que se observan polimorfismos cromosómicos.

Los citotipos en contacto son los designados como **F5** y **FM1**, los cuales no se conocía que entraban en contacto. Se establece una nueva localidad para cada uno de los citotipos, además de una extensión de área de distribución para ambas razas cromosómicas. Los citotipos en cuestión además de entrar en contacto forman en la localidad una zona de hibridación.

Ambas razas cromosómicas se distribuyen en hábitats diferentes, **FM1** ocupa sitios con vegetación xerófila mientras que **F5** habita los bosques de encinos.

La zona de hibridación se localiza en un ecotono entre vegetación de matorral xerófilo y bosque de encinos, observándose que el citotipo **FM1** introgresiona en el hábitat de la raza **F5**, la cual se encuentra confinada al bosque de encinos que constituye una barrera.

Dentro del área de hibridación se presentan organismos con las configuraciones cromosómicas de ambos parentales así como híbridos F_1 y retrocruzas.

Las dos razas cromosómicas difieren entre ellas en más de un rearrreglo cromosómico.

La existencia de retrocruzas indica que los organismos híbridos son al menos parcialmente fértiles y pueden aparearse con individuos parentales o con otros organismos y formar retrocruzas.

Los rearrreglos cromosómicos actúan de forma neutral en la formación de gametos.

Los organismos heterocigotos (retrocruzas o híbridos) segregan gametos balanceados.

Los heterocigotos (en todos los pares macrocromosómicos) no se desvían significativamente del Equilibrio Hardy-Weinberg.

Estos resultados refuerzan lo propuesto por otros autores de que el modelo de especiación en cascada no explica los procesos que se llevan a cabo en *Sceloporus grammicus* como lo propuso Hall (1973).

RECOMENDACIONES

Se propone continuar el trabajo realizando un estudio electroforético con los tejidos obtenidos de los organismos recolectados, para observar diferencias en las enzimas de dichos ejemplares.

Es deseable que se sigan haciendo trabajos de este tipo sobre todo en la parte menos estudiada del estado de Hidalgo, además de hacer un seguimiento en la localidad Santuario Mapethé.

GLOSARIO

Acervo genético: Suma total de genes de una población. También llamado pool génico.

Acrocéntrico: Cromosoma cuyo centrómero está ubicado muy cerca de uno de sus extremos.

Alelo: Forma alternativa de un gen.

Aloenzimas: Formas alternativas de una enzima codificada por diferentes alelos de un mismo locus.

Alopátrica: Poblaciones o especies que habitan regiones geográficas separadas.

Aneuploidía: Condición de la célula, en la que uno o más cromosomas completos de un conjunto normal faltan o se presentan más de una vez. Exceso o déficit de uno o más cromosomas respecto al número usual.

Bandeo C: Método de coloración diferencial de cromosomas que muestra la localización de la heterocromatina en las regiones bandeadas teñidas de los cromosomas.

Bandeo G: Método de coloración de cromosomas con tinción Giemsa que produce patrones de bandas intensamente teñidas que son separadas de sí mismas por regiones débilmente teñidas.

Cariotipo: Dotación cromosómica de una célula u organismo, caracterizado por el número, tamaño y configuración de los cromosomas. Hacer una

caracterización de un conjunto de cromosomas de un individuo (planta o animal) con relación a su número, tamaño y forma.

Centrómero: Región cromosómica que se asocia con las fibras del huso durante la mitosis y la meiosis.

Citogenética: Estudio de los sistemas biológicos mediante métodos combinados de citología y genética.

Citotipo: Raza cromosómica. En el presente trabajo se utiliza indistintamente el término citotipo, cariotipo y configuración cromosómica para denominar el número de cromosomas de un organismo.

Complejo Sinaptonemal: Orgánulo presente durante la meiosis que interviene en el apareamiento íntimo entre regiones homólogas de las cromátidas. Componente estructural complejo que se sitúa entre un par de cromosomas homólogos en sinapsis durante el paquinema de la meiosis I.

Configuración cariotípica: Sinónimo de citotipo y cariotipo.

Cromosoma: Estructura que contiene los genes en el núcleo.

Demo: Población pequeña y panmítica.

Especiación: Proceso de formación de especies.

Equilibrio Hardy-Weinberg: Principio por el cual las frecuencias genotípicas pueden predecirse basándose en la frecuencia de los genes, suponiendo que hay apareamiento al azar.

Estasipátrico: Poblaciones o especies que tienen distribución amplia pues van a generar especies hijas a partir de rearreglos cromosómicos, que van a disminuir la fecundidad o viabilidad de los heterocigotos.

Fisión céntrica: Formación de dos cromosomas por la escisión de un cromosoma en el (o cerca del) centrómero.

Fusión céntrica: Fusión de dos cromosomas acrocéntricos o telocéntricos en un cromosoma metacéntrico.

F₁: Organismos híbridos.

Heterocigoto: Célula u organismo que tiene dos alelos diferentes en un locus dado en cromosomas homólogos.

Heteromorfismo: Formas alternativas que puede tener un cromosoma. En este trabajo se usa como término equivalente a locus.

Heterosis: Superioridad del heterocigoto sobre los homocigotos con respecto a uno o más caracteres; también llamado vigor híbrido

Homocigoto: Célula u organismo que tiene el mismo alelo en un locus dado de los cromosomas homólogos.

Ideograma: Representación esquemática.

Introgresión genética: Capacidad de cierto par cromosómico de introducirse o presentarse con más frecuencia en un cariotipo.

Inversión Pericéntrica: Inversión cromosómica que incluye al centrómero.

Locus: Plural loci; lugar en el mapa genético en el que reside una mutación o un gen particular.

Marcador cromosómico: Cromosoma(s) que se utilizan para observar que citotipos se encuentran en contacto. Son los cromosomas que no presentan heteromorfismos.

Mecanismo de aislamiento post-reproductivo: Mecanismo por el cual dos organismos pueden aparearse pero su descendencia no es viable, o si llega a vivir es estéril.

Metacéntrico: Posición medial del centrómero en el cromosoma; cromosoma con un centrómero medial y que por lo tanto posee dos brazos iguales.

Monobraquial: Fusión que comparte al menos un brazo cromosómico.

Mutaciones Robertsonianas: Mutación cromosómica debida a fusión o fisión céntrica.

NOR's: Región del organizador nucleolar, sector específico del cromosoma organizador del nucleólo en donde se encuentran los genes de RNA ribosomal y en donde se produce el nucleólo.

Número diploide: Número que corresponde a dos complementos cromosómicos.

Ortoselección: Selección en línea. Hipótesis que dice que los cariotipos se derivaron de forma lineal.

Parapátrico: Poblaciones que tienen distribución geográfica continua pero que no se sobrelapan.

Polimorfismos cromosómicos: La presencia en una población de más de una secuencia génica para un cromosoma dado.

Razas cromosómicas: Sinónimo de citotipo. Se llaman así a los diferentes cariotipos que se presentan en una misma especie, y que por su diferencia cromosómica podrían ser representantes de diferentes especies.

Recombinante: Individuo que forma parte de la segunda generación de organismos con parentales híbridos.

Región del organizador nucleolar: Sector específico del cromosoma en donde se encuentran los genes del RNA ribosomal y donde se produce el nucleólo.

Relaciones filogenéticas: Relaciones ancestro-descendiente.

Retrocruza: Individuo F_1 el cual se cruza con un parental para dar un cariotipo diferente.

Submetacéntrico: Centrómero ubicado a corta distancia del centro del cromosoma, cuyo centrómero no se ubica en posición medial lo que hace que uno de sus brazos sea un poco más largo que el otro.

Telómero: Punta del cromosoma.

Translocación: Transferencia de un segmento de cromosoma a un cromosoma no homólogo, que se forma por la adición de tal segmento.

Triploide: Célula, tejido u organismo que posee tres dotaciones de cromosomas.

Zona híbrida: Área donde ocurren organismos tanto parentales como híbridos.

LITERATURA CITADA

- AREVALO-M, E. 1988. Variación entre diferentes poblaciones de *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Iguanidae) en un gradiente altitudinal de la Sierra del Ajusco, México. Tesis M.C. UNAM 47 pp.
- AREVALO, E., C. PORTER, A. GONZALEZ, F. MENDOZA, J. L. CAMARILLO, J. W. SITES Jr. 1991. Evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Central Mexico III. Extended Population Cytogenetic Studies. Herpetol. Monogr. 5:79-115.
- AYALA, F. J., J. A. KIGER Jr. 1984. Genética Moderna. Fondo Educativo Interamericano, p. 631-636.
- BAKER, R. J., M. W. HAIDUK, K. W. ROBBINS, A. CADENA, B. F. KOOP. 1982. Chromosomal studies of South American bats and their systematic implications. Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecol. 6: 303-327.
- BAKER, R. J., J. W. BICKHAM. 1986. Speciation by monobrachial centric fusions. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Evolution. Vol 83: 8245-8248.
- BARTON, N. H. 1979. The dynamics of hybrid zones. Heredity 43: 341-359.
- BICKHAM, J. W., R. J. BAKER. 1979. Canalization model of chromosomal evolution. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 13: 70-84.
- BUSH, G. L. 1975. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 339-364.
- CAPANNA, E. 1982. Robertsonian numerical variation in animal speciation: *Mus musculus*, an emblematic model In: Mechanisms of speciation (C. Berigozzi ed.) A.R. Liss., New York p. 155-177.
- CAPANNA, E, M. V. CTIVELLI, and M. CRISTALDI. 1977. Chromosomal rearrangements, reproductive isolation, and speciation in mammals. The case of *Mus musculus*. Bull. Zool. 44: 213-246.
- COLE, C.J., C.H. LOWE and J.W. WRIGHT. 1967. Sex chromosomes in lizards. Science. 155: 1028-1029.
- DE BOER, P. 1986. Chromosomal causes of fertility reduction in mammals. P 427-467 In: F. J. de Serres (Ed), Chemical mutagens, Vol 10. Plenum Press, New York.
- FROST, D. R. and R. ETHERIDGE. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian (Reptilia: Squamata). Misc. Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 81: 1-65.
- GADSEN, H. 1987. Comparación altitudinal de algunos caracteres del complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria, Iguanidae) en la sierra de Tepoztlán, Morelos. Tesis Doctoral. Fac. Ciencias UNAM 77p.
- GONZALEZ A, A. 1989. Rango geográfico de una raza cromosómica del complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) en el Este de México Central. Tesis Profesional ENEPI UNAM p. 1-57.

- GORMAN, G. C. 1973. The Chromosomes of the Reptilia, a cytotaxonomic interpretation. In: Charielli, A. B. and E. Cappana (ed.), Cytotaxonomy and vertebrate evolution. Academic Press. London. p. 349-423.
- HÄGELE, K. 1984. Different hibrid effects in reciprocal crosses between *Chironomus thummi thummi* and *Ch. th piger* including spontaneous chromosome aberrations and sterility. *Genetica* 63: 195-211.
- HALL, W. P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the iguanid lizard genus *Sceloporus*. Ph.D. Dissertation, Harvard Univ., Cambridge, MASS. p. 1- 173.
- _____. 1980. Chromosomes, speciation and evolution of Mexican iguanid lizards. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.* 12(1971): 304-329.
- _____. 1983. Modes of speciation and evolution in the sceloporine iguanid lizards. I. Epistemology of the comparative approach and introduction to the problem. In: *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Essays in honor of E. Williams.* Edited by A.G.J. Rhodin and K. Miyata. *Mus. Comp. Zool., Cambridge, MA.* p. 643-679.
- _____ and R. K. SELANDER. 1973. Hybridization of karyotypically differentiated population in the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) *Evolution.* 27: 226-242.
- HEDRICK, P. W. 1981. The establishment of chromosomal variants. *Evolution.* 35: 322-332.
- IMAI, H.T., T. MATUYAMA, and T. GOJOBORI. 1986. Theoretical bases for karyotype evolution. I. The minimum-interaction hypothesis. *Amer. Nat.* 128: 900-920.
- KEY, K. H. L. 1968. The concept of stasipatric speciation. *Syst. Zool* 17: 14-22.
- KING, M. 1981. Chromosome change and speciation in lizards. In: *Evolution and Speciation: essays in honor of M. J. White.* (W. R. Atchley and D. Woodruff eds.) Cambridge Univ. Press. London p. 262-285.
- LANDE, R. 1979. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. *Evolution* 33: 234-251.
- LARA-GONGORA, G. 1983. Two new species of the lizard genus *Sceloporus* (Reptilia: Sauria: Iguanidae) from the Ajusco and Ocuilan Sierras, México. *Bull. Maryland Herp. Soc.* 19: 1-14.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution.* Cambridge: Belknap Press, Harvard Univ. p.247.
- MENDEZ DE LA CRUZ, F. 1988. Estudio comparativo de la reproducción, tipología y aloenzima de dos poblaciones cercanas de *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Iguanidae) de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral. UNAM.
- MORITZ, C. 1986. The population biology of *Gehyra* (Gekkonidae): Chromosomal Change and Speciation. *Syst. Zool.* 35: 45-67.
- NAVIERA, H. y A. FONTDEVILA. 1985. The evolutionary history of *Drosophila buzzati* IX. High frecuencies of new chromosome rearrangements induced by introgressive hybridization. *Chromosoma.* 91: 87-94.

- PAULL, D. E. WILLIAMS and W. P. HALL. 1976. Lizard karyotypes from the Galapagos Islands: Chromosomes in phylogeny and evolution. *Breviora* 441: 1-31.
- PETERS, G. 1982. the recurrence of chromosome fusion interpopulation hybrids of the grasshopper *Atractomorpha similis* *Chromosoma*. 85: 323-347.
- PORTER, C. A. 1988. Triploidy in the Lizard *Sceloporus grammicus*. *Jour. of Herpetology* 22 (1): 112-115.
- PORTER, C.A., M. J. HAMILTON, J. W. SITES Jr., and R. J. BAKER. 1991. Location of ribosomal DNA in chromosomes of squamate reptiles: systematic and evolutionary implications. *Herpetologica*. 47: 271-280.
- PORTER, C. A. and J. W. SITES Jr. 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. *Cytogene. Cell Genet.* 39: 250-257.
- _____. 1986. Evolution of *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in Central Mexico: Population cytogenetics. *Syst. Zool.* 35 (3): 334-358.
- REED, K. M. 1991. Cytogenetic aspects of hibrid zone dynamics between two cytotypes of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae). Ph.D. Dissertation, Texas A&M Univ, College Station, Tx. p. 1-183.
- REED, K. M., J. W. SITES Jr. and I. F. GREENBAUM. 1992. Synapsis, recombination, and meiotic segregation in the mezquite lizard, *Sceloporus grammicus*, complex. II. Fission heteromorphism of the FM2 cytotype and evolution of chromosome 2. *Cytogenet. Cell. Genet.* 61: 46-54.
- REIG, A. 1983. Métodos no morfológicos en la sistemática animal contemporánea. Informe final del IX Congreso Latinoamericano de Zoología Perú. p. 242 (resumen).
- RZEDOWSKI, J. 1981. Vegetación de México. Editorial Limusa México. 432 p.
- ROSENFELD, M. J. 1989. Cytogenetic methodology for fishes and lizards: Non-lethal sampling, cell culture and improvements in chromosome staining techniques. pp. 1-14. (no publicado).
- SEARLE, J. B. 1988. Selection and Robertsonian variation in nature: The case of the common shrew. P. 507-531 In: A. Daniel (Ed.) *The Cytogenetics of Mammalian Autosomal Rearrangements*. A. R. Liss, New York.
- SHAW, D.D., A. D. MARCHANT, M. L. ARNOLD, N. CONTRERAS, and B. KOHLMAN. 1990. The control of gene flow across a narrow zone: a selective role for chromosomal rearrangement. *Can. Jour. Zool.* 68: 1761-1769.
- SHAW, D. D and P. WILKINSON. 1980. Chromosomal differentiation, hybrid breakdown and the maintenance of a narrow hybrid zone in *Caledia*. *Chromosoma*. 80:1-31.
- SHAW, D. D., P. WILKINSON and R. J. COATES. 1983. Chromosomal variation and the concept of the coadapted genome. a direct cytological assessment. In: *New chromosome conference II*. (P. E. Brandham and M. D. Barnett eds.) G. Allen and Unwin, London. p. 207-216.

- SITES, J. W. Jr. 1982. Morphological variation within among three chromosomal races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the North-Central part of its range. *Copeia* 4: 13-40.
- _____. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus* I. Chromosome polymorphism. *Evolution*. 37: 38-53.
- _____. 1986. Chromosomal variation in *Sceloporus grammicus* what does it mean? In: *Memorias del IV Curso y Simposio Int. Biol. Cont. Agosto, 1986. ENEPI UNAM SEDUE* p. 133-145.
- SITES, J. W., Jr., J. W. ARCHIE, C. J. COLE, and O. FLORES-VILLELA. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 213: 1-110.
- SITES, J. W., Jr., J. L. CAMARILLO, A. GONZALEZ, F. MENDOZA, L. JAVIER, M. MANCILLA and G. LARA-GONGORA. 1988a. Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. *Herpetologica*. 44: 297-307.
- SITES, J. W., Jr., R. K. CHESSER, and R. J. BAKER. 1988b. Population genetic structure and the fixation of chromosomal rearrangements in *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae): a computer simulation study. *Copeia*, 1988: 1043-1053.
- SITES, J. W., Jr., and S.K. DAVIS. 1989. Phylogenetic relationships and variability within and among six chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) based on nuclear and mitochondrial markers. *Evolution*, 43: 296-317.
- SITES, J. W., Jr., and J. R. DIXON. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard, *Sceloporus grammicus*, from northeastern México, with comments on its evolutionary implications and the status of *S. g. disparilis* *Jour. Herp.* 15: 59-69.
- SITES, J.W., Jr., AND I. F. GREENBAUM. 1983. Chromosome evolution in the Iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. II. Allozyme variation. *Evolution*. 37: 54-65.
- SITES, J. W., Jr., and C. MORITZ. 1987. Chromosome evolution and speciation revisited. *Syst. Zool.* 36: 153-174.
- SITES, J.W., Jr., C. A. PORTER, and P. THOMPSON. 1987. Genetic structure and chromosomal evolution in the *Sceloporus grammicus* complex. *Nat. Geog. Res.* 3: 343-362.
- SITES, J. W., Jr., P. THOMPSON and C. A. PORTER. 1988c. Cascading chromosomal speciation in lizards: a second look. *Pacific Science* 42 (1-2): 89-104.
- SMITH, H. M. 1939. The Mexican and Central American lizards of the genus *Sceloporus*. *Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist.* 26: 1-397.
- SMITH, H. M. y E. H. TAYLOR. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 199: 1-253.

- SPIRITO, F., C. ROSSI and M. RIZZONI. 1983. Reduction of gene flow due to the partial sterility of heterocigotes 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.
- S.P.P. 1985. Cartas de división política y vegetación F14C69; F14-11. Tasquillo, Hidalgo, México.
- TEMPLETON, A. R. 1980. Modes of spetiation and inferences based on genetic distançes. *Evolution* 34: 719-729.
- _____. 1981. Mechanisms of speciation. A population genetic aproach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 23-48.
- 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.
- WHITE, M. J. 1968. Models of Speciation. *Science.* 159: 1065-1070.
- _____. 1978a. Models of Speciation. W. H. Freeman, San Francisco, U.S.A.
- _____. 1978b. Chain processes in chromosomal speciation. *Syst. Zool.* 27: 285-298.
- _____. 1982. Mechanisms of Speciation. A. R. Liss. Inc., N.Y.
- WOODRUFF, D. S. 1973. Natural hybridization and hybrid zones. *Syst. Zool.* 22: 213-218.
- WOODRUFF, D. S., J. N. THOMPSON Jr. and R. F. LYMAN. 1979. Intraspecific hibridization and the release of mutator activity. *Nature.* 278: 277-279.