

00361

4



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**REVISIÓN TAXONÓMICA DEL GRUPO DE ESPECIES
Anolis subocularis (SQUAMATA: POLYCHROTIDAE)**

290529

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

BIOL. MANUEL FERIA ORTIZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADRIAN NIETO MONTES DE OCA

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

A mi madre, Margarita, por el apoyo que me ha brindado a lo largo de mi vida
A Yudit e Iván cuyo cariño me anima a seguir adelante

A la memoria de mi padre, José Fera†

A mis hermanos, Antonio, Rogelio, Demetrio y Jorge

A mis sobrinos, en particular a Patricia

A todos mis amigos

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en particular al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca por proporcionarme el tema de tesis y por toda su ayuda, interés y el tiempo que dedicó a la discusión continua de los resultados. Su amistad y el haber aceptado dirigir este estudio fueron esenciales para poder realizar y terminar esta tesis.

A los doctores Irene Goyenechea Meyen-Goyenechea, Fausto Méndez de la Cruz, Aurelio Ramírez Bautista, Blanca E. Hernández Baños, Isaías H. Salgado Ugarte y Alfredo Bueno Hernández por la detallada revisión del manuscrito y sobre todo por sus valiosos comentarios y sugerencias que sin duda alguna mejoraron considerablemente el trabajo.

Al biólogo Edmundo Pérez Ramos por su ayuda en la recolecta de ejemplares y su constante apoyo como responsable de la colección herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias.

A todas aquellas personas que de alguna manera colaboraron en la realización del presente trabajo.

A la FES Zaragoza por el apoyo otorgado para concluir este trabajo.

CONTENIDO

RESUMEN	i
INTRODUCCIÓN	1
Sistemática del género <u>Anolis</u>	1
Sistemática del género <u>Anolis</u> : situación en México	7
Grupo <u>Anolis subocularis</u>	11
Objetivos	13
Antecedentes del grupo <u>Anolis subocularis</u>	13
METODO	20
Ejemplares y sitios de recolecta	20
Caracteres analizados	24
Análisis de los datos	29
RESULTADOS	32
Dimorfismo sexual	32
Caracteres morfométricos	33
Caracteres merísticos	35
Caracteres cualitativos	44
Caracteres registrados en <u>Anolis Boulengerianus</u>	46
DISCUSIÓN	48
Identidad de las poblaciones de Guerrero y Oaxaca (excluyendo Zanatepec)	48
Identidad de la población de Zanatepec	53
Implicaciones taxonómicas	60
Resurrección de <u>A. Boulengerianus</u>	62
Sugerencias	64
CONCLUSIONES	66
LITERATURA CITADA	68
APENDICE	74

RESUMEN

Con el fin de esclarecer la identidad taxonómica de la población de lagartijas del género Anolis, localizada en los alrededores del poblado de Zanatepec, Oaxaca, se analizaron 29 caracteres de la morfología externa (morfometría, escutelación y patrón de coloración) en un total de 100 lagartijas pertenecientes al grupo A. subocularis procedentes de diferentes localidades en la costa del Pacífico, al sureste de México. Se formaron cinco grupos (Zanatepec, Tehuantepec, Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada) de tal modo que cada grupo estuviera constituido por ejemplares de la misma localidad o localidades muy cercanas. Los grupos de Zanatepec y Tehuantepec tuvieron números similares de escamas dorsales y ventrales, y mayores a los encontrados en los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada, los cuales a su vez, fueron similares con respecto a estos dos caracteres. No se encontró ningún otro carácter que indicara de manera contundente que alguno (o algunos) de los grupos examinados perteneciera a una especie distinta a la de otro grupo o serie de grupos. De esta forma, el análisis morfológico sugirió que los cinco grupos examinados representan a dos especies distintas.

La comparación de los ejemplares tipo de A. Boulengerianus, descrita en el siglo XIX y sinonimizada erróneamente con A. nebuloides y A. nebulosus, con ejemplares procedentes del poblado de Tehuantepec, Oaxaca, asignados a A. isthmicus (descrita en 1978), reveló que las dos series de ejemplares pertenecen a una misma especie. Por lo tanto, de acuerdo al principio de Código Internacional

de Nomenclatura Zoológica, el nombre válido para la especie en cuestión debe ser A. bouleangerianus.

Se considera tentativamente que el grupo A. subocularis está integrado por dos especies, A. bouleangerianus y A. subocularis, pero se recomienda el estudio de caracteres moleculares (así como la inclusión de otras muestras de lagartijas) para establecer más firmemente la composición específica del grupo A. subocularis.

INTRODUCCION

Sistemática del género Anolis

Las lagartijas del género Anolis han experimentado una diversificación sorprendente. Hasta la fecha se han descrito más de 300 especies, de las cuales la mayoría son continentales. Se les ha encontrado en el sureste de Estados Unidos, México, América Central y gran parte de América del Sur (Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Brasil, Paraguay y Bolivia). También se ha encontrado una alta diversidad de especies (más de 120) en las Islas del Caribe (Antillas Mayores y Menores, las Bahamas y algunas otras islas cercanas a tierras continentales; Guyer y Savage, 1986; Hedges y Thomas, 1989; Jackman et al., 1999). Por otro lado, aún siguen apareciendo en la literatura descripciones de especies recién descubiertas (por ejemplo, para México: Campbell et al., 1989; Nieto-Montes de Oca, 1996, 2001; y para Honduras: McCranie et al., 1993a, 1993b y 1993c). La diversidad de estos lacertilios, aunada a la facilidad con la cual muchas especies pueden capturarse y manejarse, ha permitido que se realicen numerosos trabajos relacionados con diferentes aspectos de su biología, principalmente con su comportamiento e historias de vida (Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1977).

No obstante, desde otra perspectiva, aún se desconocen muchos aspectos biológicos de estos lacertilios. Por ejemplo, aún no se cuenta con una clasificación confiable de las especies que conforman este amplio género. La clasificación del género propuesta por Etheridge (1959) elaborada con base en el análisis comparativo de caracteres osteológicos, ha servido como punto de partida para la

realización de otros estudios sistemáticos en los cuales se han pretendido establecer hipótesis de relación más robustas, consistentes con la información proporcionada por distintos tipos de datos (cariológicos, inmunológicos, de aloenzimas y secuencias de ADN). Etheridge (1959) dividió al género en dos secciones: (1) alfa, integrada por especies en las cuales la mayoría o todas las vértebras caudales carecen de procesos transversales y (2) beta, en cuyas especies la mayoría o todas las vértebras caudales poseen un par de procesos transversales finos, los cuales se encuentran orientados hacia adelante y se ubican en una posición posterior con respecto a los septos de autotomía. Asimismo, con base en otros caracteres osteológicos, dividió a cada sección en series de especies: seis para la sección alfa y cinco para la sección beta. Finalmente, el mismo autor dividió a algunas de las series en grupos de especies.

Williams (1976) adoptó y modificó el esquema de clasificación propuesto por Etheridge (1959). Mantuvo la división principal del género en las secciones alfa y beta, pero subdividió a la sección alfa en dos subsecciones definidas por la forma de la interclavícula: la subsección punctatus cuya interclavícula tiene forma de flecha y la subsección carolinensis que se caracteriza por tener una interclavícula en forma de T. Asimismo, con base a caracteres osteológicos, modificó las subdivisiones de cada subsección, así como de la sección beta, en series de especies. Finalmente el género Anolis quedó dividido en 21 series agrupadas en las subsecciones punctatus (5 series) y carolinensis (9 series) y en la sección beta (7 series).

De lo anterior, la sección alfa del género Anolis se encuentra en las islas del Caribe, excepto Jamaica y algunas islas pequeñas como la isla Gran Caimán, y en varios países de América: el sureste de Estados Unidos, América Central (Costa Rica y Panamá) y América del Sur (Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y Brasil). Por su parte, las especies de la sección beta ocupan principalmente México, América Central, parte de la porción norte de América del Sur (Brasil, Paraguay, Bolivia, Perú, Colombia, Venezuela) y las islas de la parte oeste del Caribe, Cuba, Gran Caimán, Jamaica (Guyer y Savage, 1986).

La clasificación de Etheridge (1959) modificada por Williams (1976) tuvo una aceptación muy amplia entre los herpetólogos de su tiempo y subsecuentes. En adherencia a su propuesta, por ejemplo, Savage y Talbot (1978) reconocen formalmente a las secciones alfa y beta como géneros separados. De hecho, la clasificación de Etheridge-Williams fue la base de la taxonomía del género Anolis durante alrededor de 25 años (Cannatella y de Queiroz, 1989).

No obstante, desde finales de la década de los setentas y principios de los ochentas algunos autores pusieron en duda la validez de la división del género Anolis en las secciones alfa y beta y la subdivisión de la primera sección en las subsecciones punctatus y carolinensis, debido a que, según datos inmunológicos y cariológicos ninguno de los tres grupos puede considerarse como monofilético (Shochat y Dessauer, 1977, 1981; Gorman et al., 1980; Wyles y Gorman, 1980).

En un trabajo posterior, con el fin de esclarecer las relaciones filogenéticas entre las series de especies del género Anolis propuestas por Etheridge (1959) y

Williams (1976), Guyer y Savage (1986) analizaron de manera cladística tres series de datos (osteológicos, cariológicos e inmunológicos). Estos autores reconocieron cinco grupos monofiléticos principales y propusieron que cada uno de ellos se considerara como un género distinto. Los géneros propuestos fueron: (1) Dactyloa, compuesto por la antigua serie latifrons, (2) Semiurus, compuesto por la serie cuvieri, (3) Ctenonotus, integrado por las series bimaculatus, crystalellus y cybotes, (4) Anolis, que incluye a las series que conforman a la subsección carolinensis, y (5) Norops, que correspondería a la sección beta de la clasificación de Etheridge (1959) y Williams (1976).

Tres años después, Savage y Guyer (1989) revisaron la clasificación y composición de especies de cada uno de los géneros propuestos por ellos mismos tres años antes. Esto es, enlistaron a las series, subseries, grupos y especies que integrarían a cada género. En realidad, la clasificación infragenérica que presentaron Savage y Guyer (1989) consistió básicamente en un acomodo de las agrupaciones previamente propuestas por autores tales como Etheridge (1959), Williams (1976) y Lieb (1981) excepto por algunas modificaciones pequeñas (v. gr., se elevaron a nivel de serie a los grupos incluidos en la serie latifrons)

En un trabajo subsecuente, Cannatella y de Queiroz (1989) rechazaron este nuevo esquema de clasificación del género Anolis. Entre otras cosas, argumentaron que los árboles obtenidos por Guyer y Savage (1986) con base en análisis separados de los datos cariológicos, inmunológicos y osteológicos (no ponderados) eran incongruentes entre sí. Cannatella y de Queiroz también enfatizaron que no existen

datos que apoyen firmemente la monofilia de varios de los géneros propuestos por Guyer y Savage y que aún en el caso de que se aceptaran sus hipótesis de relación, esto no necesariamente justificaría la división del género Anolis en los cinco géneros propuestos. Williams (1989) tampoco aceptó el esquema clasificatorio del género Anolis sugerido por Guyer y Savage (1986). Entre otras cosas, Williams enfatizó la necesidad de contar con más datos y criticó la manera en la cual se delimitaron los géneros mencionados.

En un trabajo posterior, Guyer y Savage (1992) contestaron a cada una de las críticas hechas por Cannatella y de Queiroz (1989) y Williams (1989), y utilizaron ahora datos osteológicos, cariológicos y electroforéticos para respaldar (con algunos cambios) su propuesta. Sin embargo, en el árbol que obtuvieron uno de los géneros considerados, el género Anolis (sensu stricto), no fue monofilético y tampoco presentaron caracteres que respaldaran la monofilia de los otros géneros propuestos. No obstante, es probable que el género Norops sí sea monofilético. Tanto su distribución geográfica como la presencia de procesos transversales en las vértebras caudales de sus especies, los cuales al parecer son derivados y característicos de este taxón, apoyan la hipótesis de que es monofilético (Nieto-Montes de Oca, 1994).

En un estudio más reciente, Jackman et al. (1999) intentaron esclarecer las relaciones de parentesco entre especies pertenecientes a los géneros Chamaeleolis, Chamaelinorops, Phenacosaurus y diferentes grupos del género Anolis. En este trabajo se utilizaron datos de secuencias de ADN mitocondrial correspondientes a

la subunidad 2 del gen de la deshidrogenasa NADH (ND2) y de genes correspondientes a 17 ARNs de transferencia, así como datos de 16 caracteres morfológicos. De los taxones propuestos por Guyer y Savage (1986), sólo el género Norops resultó ser monofilético en el árbol más parsimonioso. También, la mayoría de los árboles más parsimoniosos que se obtuvieron reflejaron que el género Anolis (tal como se le conoce de manera tradicional) es parafilético con respecto a los géneros Chamaelinorops, Chamaeleolis y Phenacosaurus. Además, encontraron que una fragmentación adecuada del género, que creara únicamente taxones monofiléticos, tendría que abarcar al menos 17 géneros. En consecuencia, recomendaron no dividir al género Anolis e incluir dentro del mismo a las especies de los géneros Chamaelinorops, Chamaeleolis, y Phenacosaurus (los nombres de estos tres géneros podrían seguirse utilizando, pero para referirse a clados dentro del género).

La clasificación de Guyer y Savage (1986, 1992) no ha sido ampliamente aceptada entre los herpetólogos, por razones tales como las señaladas previamente y por lo tanto tampoco se acepta en este trabajo. De manera similar, si bien existen razones para aceptar la hipótesis de monofilia del género Norops, y de hecho varios autores han adoptado este nombre para la sección beta del género Anolis sensu lato (ejemplo, Campbell et al., 1989 y Smith y Smith, 1993), en este trabajo se siguió utilizando al género Anolis tal y como se ha venido considerando de manera tradicional, ya que como señala Nieto-Montes de Oca (1994), el reconocimiento de Norops puede conducir a la formación de un taxón no natural

formado por las restantes especies del género Anolis. Además, en ausencia de una propuesta firme y adecuada respecto a cómo dividir al género Anolis sensu lato, resultaría prematuro aceptar a alguno o algunos de los grupos monofiléticos que incluye este taxón como géneros válidos.

En un nivel de clasificación más bajo, excepto por algunos cambios menores como el reconocimiento de nuevos grupos de especies, aún se siguen utilizando los grupos y series de especies incluidos en el esquema de clasificación original de Etheridge (1959) y Williams (1976). Existen algunos estudios en donde se analizan las relaciones entre las especies de grupos particulares (Gorman, 1968; Gorman et al., 1980). No obstante, en particular para las especies del género Anolis que habitan en regiones continentales, aún no se ha establecido de manera firme la monofilia de la mayoría de las series o grupos de especies. Los grupos de especies se reconocieron y se siguen reconociendo con base en criterios de similitud morfológica y actualmente se aceptan únicamente de manera informal. Asimismo, el conocimiento taxonómico de las lagartijas del género Anolis a nivel de especies sigue siendo inadecuado.

Sistemática del género Anolis: situación en México

En el caso particular de las especies mexicanas del género Anolis, la mayor parte del trabajo taxonómico ha sido realizado por el Dr. Hobart M. Smith de la Universidad de Colorado. Entre otras cosas, Smith describió varias de las especies de Anolis de México. En una obra extensa sobre los reptiles mexicanos (excepto

serpientes), Smith y Taylor (1950a) proporcionaron una clave para la determinación taxonómica de las especies y subespecies mexicanas de Anolis, así como información referente a aspectos tales como sinonimias y la localidad tipo y distribución geográfica de cada especie involucrada. En un trabajo más reciente, Smith y Smith (1993) enlistaron gran parte de las publicaciones que tratan o hacen referencia a anfibios y reptiles mexicanos (incluyendo a los Anolis de México). En dicho trabajo, Smith y Smith también proporcionaron una lista actualizada de las especies mexicanas de Anolis, incluyendo sinonimias. Es de notar que Smith y Smith aceptaron el nombre de Norops para las especies incluidas en la sección beta, como lo propusieron Guyer y Savage (1986, 1992).

Otros autores que han contribuido al conocimiento taxonómico de las especies mexicanas de Anolis son los doctores Henry S. Fitch y Carl S. Lieb. Aproximadamente desde principios de la década de los sesentas hasta finales de la de los setentas, Fitch visitó diferentes localidades de la República Mexicana y recolectó una cantidad considerable de material herpetológico, incluyendo numerosos ejemplares del género Anolis. Como él mismo señala (Fitch et al., 1976) y es evidente en su extensa obra sobre aspectos relacionados con la ecología reproductiva de lagartijas y serpientes (Fitch, 1970), la mayor parte de su esfuerzo se centró en la realización de estudios de tipo ecológico. No obstante, Fitch también se esforzó por esclarecer la taxonomía de varias especies de Anolis. Sin embargo, como señala Lieb (1981), es posible que Fitch se haya visto obligado a realizar

estudios de tipo taxonómico con el fin de precisar la identidad taxonómica de las especies que le interesaban.

Lieb (1981) utilizó técnicas fenéticas y cladísticas con el fin de analizar la sistemática de dos grupos de especies de Anolis endémicos de México, A. gadovi y A. nebulosus. Al principio de su trabajo presentó una clasificación detallada de las especies mexicanas de Anolis. Asimismo, proporcionó información sobre la distribución geográfica e identidad taxonómica de las especies incluidas en la clasificación presentada. A pesar de que Lieb (1981) resaltó la necesidad de trabajar más la taxonomía de este grupo en México, su estudio, durante la siguiente docena de años, quedó prácticamente en el abandono. En tiempos más recientes, Nieto-Montes de Oca (1994) realizó una revisión taxonómica del grupo Anolis schiedii, el de mayor diversidad y más problemático de los grupos mexicanos de Anolis. Entre otras cosas, proporcionó una descripción taxonómica detallada de cada una de las especies que integran este grupo y volvió a poner énfasis en el poco conocimiento taxonómico que se tiene de las lagartijas del género Anolis.

De este modo, hasta la fecha, excepto por la obra de Lieb (1981), todo el trabajo taxonómico realizado con lagartijas mexicanas de género Anolis se ha basado en el análisis de caracteres morfológicos con el fin de esclarecer la identidad taxonómica de ejemplares o muestras de ejemplares particulares (descripción y nominación de especies recién descubiertas, esclarecimiento de sinonimias, etc.) No obstante, a pesar del esfuerzo realizado en esta dirección, aún

persisten muchos problemas en este nivel y en consecuencia todavía estamos lejos de conocer con certeza la composición de especies de Anolis presentes en México.

La insuficiencia del conocimiento taxonómico logrado con estos lacertilios se debe en parte a la gran diversidad de especies de este género en México. Flores-Villela (1993) registró 48 especies de Anolis mexicanas. Sin embargo, no incluyó a varias especies previamente registradas, presumiblemente debido a la incertidumbre existente en torno a su validez. En esa misma fecha, Smith y Smith (1993) reconocieron 67 especies de Anolis en México (las de la sección beta registradas como Norops). La discrepancia entre los números de especies reconocidos en estas publicaciones (19) refleja la confusión existente en torno a la identidad taxonómica de muchas poblaciones de lagartijas pertenecientes a este género.

Otro factor que ha obstaculizado el estudio taxonómico de las especies del género Anolis es la poca accesibilidad del material tipo que se encuentra alojado en colecciones extranjeras, en particular el material que se encuentra en colecciones europeas. Desde principios del siglo pasado, diferentes autores, principalmente extranjeros, han ido descubriendo y nombrando poco a poco distintas especies de Anolis, y los ejemplares en los que se basaron las descripciones originales se encuentran ahora dispersos en diversas colecciones biológicas, principalmente extranjeras. La poca accesibilidad a los ejemplares tipo puede evitar que un autor vuelva a examinarlos y esto, entre otras cosas, aumenta la posibilidad de que se publique la descripción de una especie descrita previamente. También, la

convergencia morfológica existente dentro de grupos de especies particulares dificulta el reconocimiento de las especies con base en criterios puramente morfológicos. Además, el hecho de que muchas especies se hayan descrito con base en unos cuantos ejemplares limita el conocimiento de la variación existente en los caracteres considerados.

De este modo, si bien actualmente se han enlistado más de 60 especies de Anolis mexicanas (considerando lo registrado por Smith y Smith, 1993), es posible esperar que conforme se avance en el conocimiento taxonómico de este género se tengan que realizar todavía varios cambios, no sólo con el fin de precisar su composición específica en la República Mexicana, sino también con el fin de asegurar la validez de agrupaciones menores, como series y grupos de especies. Este es un paso fundamental para el conocimiento taxonómico de la fauna mexicana de Anolis.

Grupo Anolis subocularis

Lieb (1981) hizo referencia a 11 grupos de especies de Anolis que o son endémicos de México o al menos poseen una o algunas especies en México. También discutió el caso de varias especies de identidad taxonómica incierta, las cuales no podían incluirse en ninguno de los grupos o series reconocidos. Hasta la fecha, únicamente se ha revisado la taxonomía de los grupos de especies gadovi, nebulosus-nebuloides y schiedii (Lieb, 1981; Nieto-Montes de Oca, 1994). De este modo, es

evidente que aún necesita revisarse la taxonomía de muchos otros grupos de especies de Anolis mexicanos (ver Lieb, 1981).

Uno de los grupos de especies de Anolis que necesita revisarse es A. subocularis. Este está formado por tres especies: A. cuprinus, A. isthmicus y A. subocularis. Desde su formación, la composición del grupo A. subocularis ha permanecido sin cambios y eventualmente ha sido aceptada y retomada por otros autores (por ejemplo, Savage y Guyer, 1989). Sin embargo, recientemente Nieto-Montes de Oca (1994) incluyó a A. cuprinus dentro del grupo A. schiedii y resaltó que esta especie definitivamente no está estrechamente relacionada con A. isthmicus o A. subocularis. La inclusión de A. cuprinus dentro del grupo A. subocularis se debió a que erróneamente se consideró que una población de lagartijas de los alrededores de Zanatepec, Oaxaca, pertenecía a A. cuprinus (ver más adelante). Nieto-Montes de Oca (1994) revisó algunos ejemplares de esta población y concluyó que definitivamente no pertenecen a A. cuprinus sino a una especie aún no descrita y similar a A. isthmicus.

Las otras dos especies del grupo A. subocularis (A. isthmicus y A. subocularis) han sido descritas con base en muestras de ejemplares relativamente grandes. Sin embargo, se pasó por alto el hecho de que desde el siglo XIX, Thominot (1887) describió a A. boulengerianus con base en tres ejemplares recolectados en Tehuantepec (cerca de la localidad tipo de A. isthmicus). Eventualmente, se consideró a A. boulengerianus como sinónima tanto de A. nebulosus como de A. nebuloides (Smith y Taylor, 1950b; Guibé, 1954).

Actualmente se reconoce que ninguna de las dos últimas especies se encuentra en Tehuantepec o en sus alrededores. Por lo tanto, existe la posibilidad de que A. isthmicus y A. bouleangerianus realmente sean una misma especie.

Objetivos

i) Esclarecer la identidad taxonómica de la población que habita en los alrededores del poblado de Zanatepec, Oaxaca. Para cumplir este objetivo se examinaron varios ejemplares de ésta y otras localidades ubicadas dentro de la distribución geográfica del grupo A. subocularis.

ii) Evaluar si A. bouleangerianus representa una especie distinta de A. isthmicus o si ambos nombres realmente aplican a una misma especie. Para este fin se compararon los ejemplares utilizados en la descripción de A. bouleangerianus con aquellos procedentes de los alrededores del poblado de Tehuantepec.

Antecedentes del grupo Anolis subocularis

Davis (1954) describió a A. subocularis con base en ejemplares recolectados en Tierra Colorada, al norte de Acapulco, Guerrero. Si bien enlistó un total de 93 ejemplares (89 recolectados en o cerca de Tierra Colorada, incluyendo el holotipo, y 4 en localidades relativamente cercanas: norte de Acapulco, suroeste de Garrapatas, El Limoncito y Rincón), el análisis de variación de los caracteres lo realizó con base en 20 ejemplares adultos (10 hembras y 10 machos). No especificó los números de museo de estos ejemplares.

Davis (1954) eligió el nombre específico de subocularis en alusión a la hilera de escamas que separan de manera total o parcial a las escamas suboculares de las supralabiales y, al comparar a A. subocularis con otras especies, señaló que este carácter es distintivo para la especie. En la clave para las especies de Anolis que habitan en el estado de Guerrero (la cual incluye al final de su publicación), vuelve a considerar este carácter, así como el color rojo rubí del abanico gular, como características distintivas de esta especie. No obstante, en el apartado de la descripción del holotipo, señala que el abanico era "probably reddish or orange in life".

Veintidós años más tarde, Fitch et al. (1976) recolectaron muestras de ejemplares de A. subocularis en varias localidades del sureste del estado de Guerrero y del suroeste del estado de Oaxaca, todas cerca de la costa del Pacífico. De esta forma, ampliaron considerablemente la distribución geográfica de la especie.

Smith (1964) describió a la especie A. cuprinus con base en un ejemplar macho adulto, recolectado por Thomas MacDougall en "Zanatepec, Oaxaca" (en el sureste de Oaxaca). Smith eligió el nombre cuprinus para hacer referencia al parentesco filogenético que según él tenía esta especie con Anolis cupreus. Si bien Smith (1964) señaló que el holotipo se recolectó en Zanatepec, Oaxaca, la aseveración que hace al final de su artículo, respecto a que el ejemplar se capturó a una altitud de 5,000 pies (1,524 m), indica que el sitio de recolecta no pudo ser Zanatepec, ya que este poblado está ubicado en una área que se encuentra a una

elevación de alrededor de 240 m. Fitch et. al (1976) sugirieron que el sitio de recolecta podría localizarse varios kilómetros al norte de Zanatepec, en la Sierra Madre (ver también Nieto-Montes de Oca, 1994).

A principios de la década de los setentas, Fitch y otros investigadores recolectaron varios ejemplares de Anolis en el Rancho Las Vigas, localizado a 8 km al este de Zanatepec, en altitudes entre 270 y 340 msnm. Fitch et al. (1976) consideraron que estos ejemplares pertenecían a la especie A. cuprinus. Subsecuentemente, varios autores aceptaron que A. cuprinus se presenta en la planicie costera, en los alrededores del poblado de Zanatepec (P. ej., Henderson y Fitch, 1975; Fitch, 1976, 1978, 1982; Avery, 1982; Fitch y Hillis, 1984; Carpenter, 1986; Flores-Villela y Gerez, 1994).

Fitch (1978) describió a A. isthmicus con base en una muestra de 25 ejemplares recolectados en los alrededores del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. El holotipo lo recolectó a 19.5 km al ONO de Tehuantepec. Fitch (1978) presentó una definición de la especie y documentó la variación existente en algunos caracteres. En esta misma publicación, Fitch (1978) comparó a Anolis isthmicus con la muestra de lagartijas recolectada en los alrededores de Zanatepec, la cual, como se señaló previamente, se había considerado que pertenecía a la especie A. cuprinus. Señaló que ambas especies son similares en patrón de coloración, tamaño y apariencia general, así como en el tipo de hábitat en el que se encuentran (hábitats xéricos en cañadas al pie de las montañas). No obstante, señaló que a diferencia de A. isthmicus, la muestra recolectada en Zanatepec presenta (condición de A.

isthmicus entre paréntesis) de 4 a 6 hileras de escamas dorsales ligeramente agrandadas (soló se señaló que el holotipo tuvo 24 escamas dorsales agrandadas); escamas ventrales sólo débilmente quilladas (fuertemente quilladas), no mucronadas; dos hileras de supraoculares agrandadas (una); dos hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales (una); escamas dorsales de la cabeza quilladas (planas o ligeramente rugosas); escamas postanales no agrandadas en los machos (agrandadas); y abanico rojo sangre (rojo-naranja).

Fitch (1978) también comparó a A. isthmicus con A. subocularis e indicó que probablemente ésta es su especie más relacionada. Asimismo, mencionó que estas dos especies son similares en los mismos aspectos que lo son A. cuprinus y A. isthmicus (tamaño, apariencia general y patrón de coloración), excepto porque A. subocularis se encuentra en una variedad mayor de hábitats. Fitch (1978) especificó diferencias en varios caracteres entre A. isthmicus y A. subocularis.

Los ejemplares de A. subocularis que utilizó Fitch (1978) para compararlos con A. isthmicus se recolectaron en la región costera del sureste de Guerrero (cerca de Marquelia) y suroeste de Oaxaca (cerca de Río Grande, Guachupin, La Estancia y Jamiltepec). No obstante, Fitch también revisó el holotipo y otros machos adultos obtenidos cerca de Tierra Colorada y Acapulco (Guerrero) y notó que éstos eran de más esbeltos, de piernas más largas y con escamas más pequeñas, por lo que sugirió la posibilidad de que los ejemplares del sureste de Guerrero y suroeste de Oaxaca pertenecieran a una subespecie o incluso a una especie distinta de A. subocularis.

Fitch (1978) no comparó a A. isthmicus con A. bouleangerianus, una especie descrita por Thominot (1887) con base en tres ejemplares procedentes de Tehuantepec. En la fecha en que Fitch (1978) describió a A. isthmicus, A. bouleangerianus era un nombre no válido: se consideraba sinónimo de A. nebuloides (Guibé, 1954) o de A. nebulosus (Smith y Taylor, 1950b). Esto, y el hecho de que desde su descripción muy pocos autores hicieran alusión a ella provocaron que bouleangerianus fuera un nombre poco conocido entre los herpetólogos. Probablemente por esta razón Fitch (1978) no comparó a A. isthmicus con A. bouleangerianus. Ahora es claro (ver Lieb, 1981) que ni A. nebulosus ni A. nebuloides ocurren en o cerca del poblado de Tehuantepec, Oaxaca y que por lo tanto A. bouleangerianus es una especie distinta de las especies señaladas. Sin embargo, aún se desconoce su relación con A. isthmicus.

Lieb (1981) reconoció y nombró por primera vez al grupo A. subocularis y desde entonces quedó constituido por las especies A. cuprinus, A. isthmicus y A. subocularis. Presumiblemente, su decisión de incluir a estas especies en un nuevo grupo se basó en el trabajo de Fitch (1978), en dónde se resaltan las similitudes morfológicas entre las mismas (ver arriba). De acuerdo con Lieb (1981), éstas especies comparten los siguientes caracteres: escamas ventrales quilladas, dorsales más pequeñas que las ventrales, dorsales más grandes en la parte media dorsal y gradualmente más pequeñas hacia los costados, abanico gular rojizo en los machos (rosa, rojo y rojo naranja según la especie). Ocho años más tarde, Savage y Guyer (1989) expusieron de manera detallada la clasificación y composición de especies

del género Anolis (dividido en cinco géneros) y, al igual que Lieb (1981), incluyeron a A. cuprinus, A. isthmicus y A. subocularis dentro del grupo A. subocularis (como Norops). Lieb (1981) señaló que las tres especies habitan en bosques secos con clima tropical localizados de las costas del Pacífico en altitudes por abajo de los 1000 msnm.

Posteriormente, Nieto-Montes de Oca (1994) incluyó a A. cuprinus dentro del grupo A. shiedeii. Asimismo, se percató de la similitud morfológica entre esta especie y A. breedlovei, descrita previamente por Smith y Paulson (1968), y aclaró que ambos nombres en realidad se referían a una misma especie (A. cuprinus).

Nieto-Montes de Oca (1994) también revisó los ejemplares recolectados por Fitch y colaboradores en los alrededores de Zanatepec y los comparó con ejemplares de A. cuprinus y A. breedlovei (= A. cuprinus) recolectados más al norte, en la Sierra Madre. De este modo, se percató de que la población de Zanatepec realmente no pertenece a A. cuprinus sino más bien a una especie aún no descrita, más similar a A. isthmicus que a A. cuprinus. Además, Nieto-Montes de Oca (1994; 2001) aclaró que A. cuprinus habita elevaciones relativamente altas (1200-1500 m) en las montañas de la Sierra Madre en el extremo oriental de Oaxaca (cerro Baúl, las montañas de la región de los Chimalapas y las pendientes altas de la costa del Pacífico en el extremo oriental de la Sierra Madre de Oaxaca) y que definitivamente no se encuentra en la planicie costera del sureste de Oaxaca. De este modo, se demostró que A. cuprinus esta más relacionada con especies de grupo A. shiedeii que con A. isthmicus o A. subocularis. Sin embargo, aún resta

MÉTODOS

Ejemplares y sitios de recolecta

Una parte de los ejemplares examinados (69) se obtuvo durante el transcurso de tres viajes de recolecta a la costa del Pacífico. Excepto por un sitio (Tierra Colorada), la vegetación de los sitios que se visitaron (Fig. 1) fue bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). El clima en los sitios de recolecta fue cálido y la humedad, como se especifica en seguida, varió de un sitio a otro. El primer viaje se llevó a cabo del 25 de marzo al 2 de abril de 1997 en los alrededores del poblado de Zanatepec, situado en el extremo sureste de Oaxaca. Los ejemplares (15) se recolectaron en dos sitios. El primer sitio está localizado aproximadamente a 8 km al este de Zanatepec, en el Rancho Las Vigas, a una altitud de aproximadamente 180 m. Los ejemplares se recolectaron sobre rocas que se encontraban a los lados y sobre el lecho de un río donde corría poca agua. El segundo sitio se encuentra aproximadamente a 5 km al norte de Zanatepec, a una altitud aproximada de 400 m. En este sitio, los ejemplares se recolectaron sobre rocas y troncos de árboles en una ladera pedregosa ubicada en la cañada del río Bejucal. La mayoría de los árboles del lugar poseían troncos relativamente delgados y tendían a ramificarse cerca de sus bases. El ambiente de este sitio era un poco más seco que el del Rancho Las Vigas.

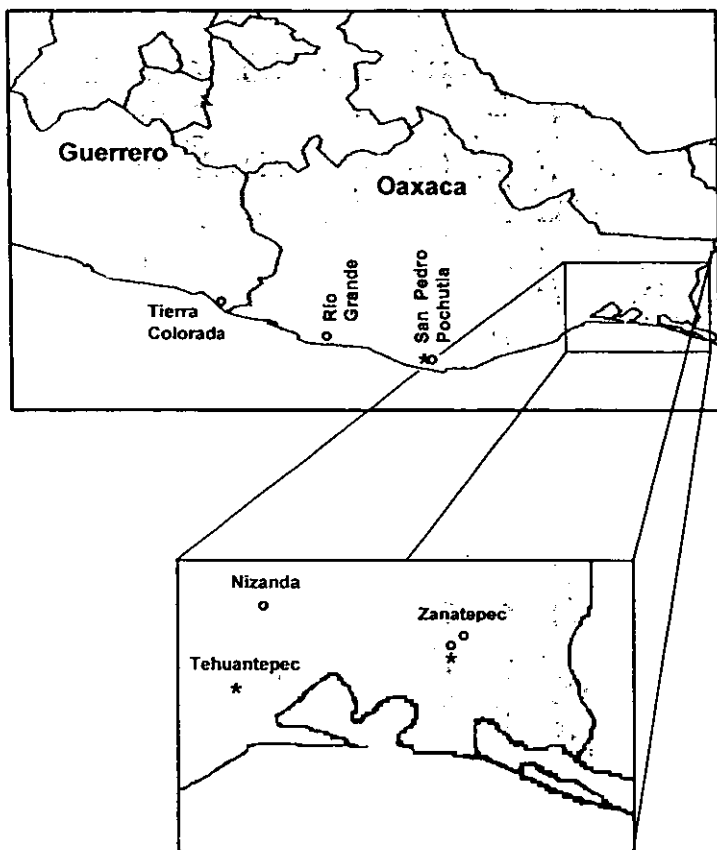


Fig. 1. Sitios de donde provienen los ejemplares examinados. Los círculos muestran los lugares donde se recolectaron organismos y los asteriscos los sitios de donde proceden los ejemplares de museo.

El segundo viaje se realizó del 16 al 19 de noviembre de 1997 al poblado de Nizanda, ubicado aproximadamente a 35 km al noreste del poblado de Tehuantepec, entre los poblados de Chivela e Ixtepect. Este poblado se encuentra a una elevación de aproximadamente 150 m. Los ejemplares (13) se recolectaron a ambos lados de un río (en un sitio denominado agua tibia). Todos, excepto uno que se capturó sobre una roca, se recolectaron sobre troncos de árboles los cuales eran relativamente gruesos. El sitio era relativamente húmedo.

En el tercer viaje, realizado del 26 de febrero al 5 de marzo de 1998, se recolectaron ejemplares del grupo A. subocularis en tres sitios: San Pedro Pochutla y Río Grande al suroeste de Oaxaca y Tierra Colorada en el sureste de Guerrero y adyacente a Oaxaca. La altitud en estos sitios fue de 100, 16 y cero m, respectivamente. En San Pedro Pochutla, los ejemplares (10) se recolectaron cerca de un río (aproximadamente 2 km al norte de Puerto Ángel). El hábitat es relativamente seco y los árboles (en su mayoría de troncos relativamente delgados) tienden a ramificarse cerca de sus bases. En Río Grande los ejemplares (18) se recolectaron en una plantación de árboles frutales cuyas copas relativamente grandes proporcionaban sombra al lugar que, por lo tanto, era ligeramente fresco. Sin embargo, la vegetación circundante era similar a la de San Pedro Pochutla. En Tierra Colorada la vegetación consistía en Palmar y las lagartijas (15) se recolectaron sobre los troncos de las palmeras.

Los ejemplares se recolectaron con la mano o con la ayuda de una liga ancha. El mismo día de su captura, se sacrificaron inyectándoles una cantidad

pequeña de pentobarbital y se fijaron con formol buffer al 10%. Inmediatamente después se prepararon de acuerdo a las recomendaciones de Duellman (1962). Posteriormente se transportaron al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC), donde se lavaron y preservaron en alcohol al 70%.

Además se examinaron: a) 20 de los ejemplares previamente revisados por Fitch (1978) y depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Kansas. 10 de estos ejemplares fueron previamente asignados a Anolis isthmicus y proceden de las cercanías de Zanatepec; los otros 10 proceden de los inmediaciones de Zanatepec y forman parte de los ejemplares que Fitch consideró como A. cuprinus (Fig.1), y b) 11 ejemplares de Anolis subocularis recolectados en San Pedro Pochutla, Oaxaca y depositados en el MZFC y c) los tres ejemplares que utilizó Thomiot (1887) para describir a A. bouleangerianus los cuales se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural de París.

Los ejemplares recolectados y de museo (excepto los examinados por Thomiot, 1887) se reunieron en cinco grupos. Cada grupo correspondió con una región o localidad particular. La agrupación se realizó con el fin de evitar comparaciones entre muestras muy pequeñas y de localidades muy cercanas y aumentar la posibilidad de detectar diferencias taxonómicamente importantes. Los grupos obtenidos fueron:

1. Zanatepec. Formado por los ejemplares recolectados en las cercanías de Zanatepec. Se reunieron los ejemplares adquiridos en la salida realizada en marzo-

abril de 1997 y los de la colección de la Universidad de Kansas revisados previamente por Fitch (N = 25; 14 machos y 11 hembras).

2. Tehuantepec. Formado por los ejemplares que se recolectaron en la salida de fines de 1997 a Nizanda, Oaxaca y parte de los que utilizó Fitch (1978) en la descripción de A. isthmicus, provenientes del área de Tehuantepec y depositados en la Universidad de Kansas (N = 23; 19 machos y 4 hembras).

3. Pochutla. Integrado por los ejemplares de A. subocularis procedentes de San Pedro Pochutla, Oaxaca: los que se encontraban depositados en el MZFC más los recolectados en la salida de febrero-marzo de 1998 (N = 21; 15 machos y 6 hembras).

4. Río Grande. Integrado por los ejemplares de A. subocularis recolectados en Río Grande, Oaxaca (N = 18; 13 machos y 5 hembras).

5. Tierra Colorada. Integrado por los ejemplares de A. subocularis recolectados en Tierra Colorada (N = 15; 13 machos y 2 hembras).

Caracteres analizados

Se eligieron los caracteres (abajo indicados) de tal modo que los resultados pudieran compararse con las descripciones y diagnosis de A. isthmicus, A. subocularis, y la muestra de ejemplares de los alrededores de Zanatepec.

1. Caracteres morfométricos. Se registraron (en milímetros) los siguientes caracteres (Fig. 2): (1) longitud hocico-cloaca (LHC), (2) longitud de la cabeza (LCA), desde la punta del hocico hasta el margen posterior del tímpano, (3) ancho

máximo de la cabeza (ACA), (4) longitud de la tibia (LTI) y (5) altura de la abertura auditiva (AOI). Los primeros cuatro caracteres se midieron con la ayuda de un vernier (± 0.1 mm). La altura de la abertura auditiva se midió con la ayuda de una regla de plástico graduada en milímetros. Debido al pequeño tamaño del tímpano, el registro obtenido fue realmente una estima dada en décimas de milímetro.

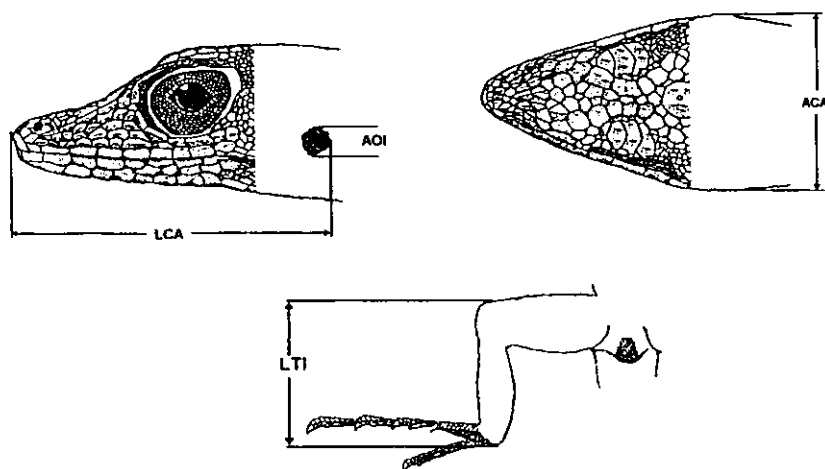


Fig. 2. Caracteres morfométricos analizados. LCA = largo de la cabeza; AOI = altura de la apertura auditiva; ACA = ancho de la cabeza; LTI = longitud de la tibia

2. Caracteres merísticos (Fig. 3). La nomenclatura de las escamas corresponde a Smith (1946) y Fitch y Hillis (1984): (1) número de hileras de

escamas alrededor del cuerpo (NCORP), (2) número de escamas dorsales, contadas desde una línea imaginaria al nivel de las axilas hasta una línea imaginaria a nivel de las ingles (DOR), (3) número de escamas ventrales, contadas desde una línea imaginaria al nivel de las axilas hasta una línea imaginaria al nivel de las ingles (VEN), (4) número de laminillas subdigitales en la antepenúltima falange del cuarto dedo de las extremidades posteriores (LAM), (5) número de escamas postmentonales (POSTM), (6) número de escamas postrostrales (POSTR), (7) número de escamas internasales (INTERN), (8) número de hileras de escamas loreales (HLOR), (9) número de escamas supraoculares (SPOC), (10) número de escamas infralabiales (INFLAB), (11) número de escamas supralabiales (SPLAB), (12) número de escamas a lo ancho del hocico al nivel de la segunda cantal (BHOC), (13) número de escamas de los semicírculos supraorbitales que se encuentran en contacto (C-SEMSP), (14) número mínimo de escamas que separan a la interparietal de los semicírculos supraorbitales (IN-SE), (15) número de hileras gorgueto-externales (HIL-GE), las hileras de escamas que se encuentran sobre la piel que forma el abanico gular, ubicadas debajo de la región correspondiente a la garganta y al tórax. (16) número de escamas a lo largo de la cuarta o quinta hilera gorgueto-esternal (ESC-GE) y (17) hileras de escamas en la parte anterior del margen del abanico gular (MAR-AN).

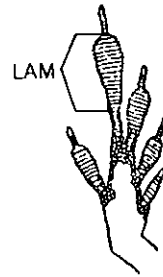
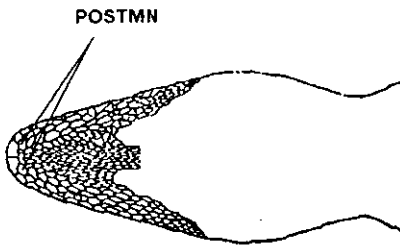
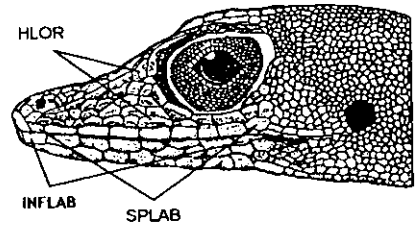
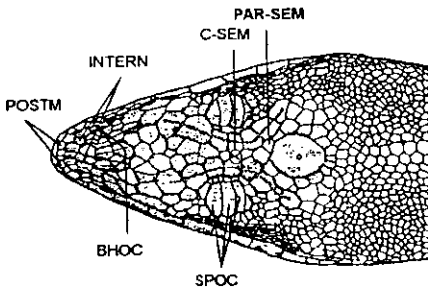


Fig. 3. Caracteres merísticos examinados. 1. dorsal. INTERN = internasales; BHOC = escamas del borde del hocico; SPOC = supraoculares; C-SEM = contacto entre los semicírculos supraorbitales; PAR-SEM = escamas que separan a la escama parietal de los semicírculos supraorbitales; 2. lateral. HLOR = hileras de loreales; SPLAB = supralabiales; INFLAB = infralabiales; 3. ventral POSTMN = postmentonales; 4. cuerpo LAM = laminillas subdigitales.

3. Caracteres cualitativos. Se registraron los siguientes caracteres: (1) condición de las escamas de la parte dorsal de la cabeza (quilladas, lisas o rugosas), (2) tamaño de las escamas dorsales en comparación con las laterales, (3) condición de las escamas ventrales (fuerte o débilmente quilladas), (4) presencia o ausencia de escamas postanales en los machos, (5) grado en que las escamas suboculares entran en contacto con las supralabiales. Se consideraron las siguientes cinco categorías: a) contacto total, cuando ninguna escama de la hilera lorilabial separó a las suboculares de las supralabiales; b) contacto amplio, si el contacto no fue total y la hilera lorilabial terminó cuando más a nivel de la cuarta parte de la longitud de la órbita; c) contacto moderado, si el contacto no cayó en ninguna de las dos categorías previas y la hilera lorilabial terminó cuando más a nivel de la mitad de la longitud de la órbita; d) contacto ligero, si la hilera lorilabial terminó en un nivel entre la mitad y la totalidad de la longitud de la órbita; y e) sin contacto, si la hilera lorilabial separó totalmente a las escamas suboculares de las supralabiales, (6) la coloración de las escamas granulares del párpado y (7) el patrón de coloración del abanico gular.

4. Caracteres de A. bouleangerianus. Se examinaron los tres ejemplares asignados a A. bouleangerianus con el fin de compararlos con los ejemplares del grupo de Tehuantepec y por lo tanto no se incluyeron en este grupo. Además, en estos ejemplares únicamente se registraron los siguientes caracteres: LHC, LCA, LTI, SPOC, IN-SE, HLOR, INFLAB, DOR, VEN, HIL-GE, ESC-GE y los caracteres cualitativos 2 a 4 señalados anteriormente. No se registraron todos los caracteres mencionados previamente debido a que los ejemplares asignados a A.

boulengerianus se examinaron antes que todos los demás, cuando aún no se decidía que caracteres registrar y, dada la poca accesibilidad de los mismos (se encuentran en el Museo de Historia Natural de París), no fue posible examinarlos por segunda ocasión. No obstante, se consideró que estos catorce caracteres permitirían estimar adecuadamente el grado de similitud existente entre los ejemplares del grupo de Tehuantepec y los asignados a A. boulengerianus.

Análisis de los datos

1. Caracteres morfométricos. Dentro de cada grupo considerado, se realizó una prueba de t de student para detectar si existían diferencias significativas entre los tamaños medios de hembras y machos. Debido a que sí se encontraron diferencias sexuales significativas en tres grupos (ver resultados), se realizó un análisis de varianza para cada sexo con el fin de detectar posibles diferencias significativas en los tamaños promedio de machos y hembras entre los cinco grupos. En este análisis también se encontraron diferencias significativas. Por lo tanto, con el fin de eliminar el efecto del tamaño, se realizaron dos análisis de covarianza (uno para cada sexo) para detectar diferencias significativas en los valores promedio de los otros caracteres morfométricos (LC, AC, LT y AT) entre los cinco grupos. En estos análisis se consideró a la longitud hocico cloaca como covariada y a cada una de las variables morfométricas en cuestión (LCA, ACA, LTI y AOD) como variables de respuesta. Tanto en los análisis de varianza como en los de covarianza, se utilizaron pruebas de contraste de Scheffé para detectar entre qué par o pares de

muestras existían diferencias significativas. Se utilizó esta prueba por ser una de las más conservadoras (Lyman, 1993). Esto es, para determinar la diferencia entre el par de valores comparados como significativa, la prueba de Scheffé requiere que tal diferencia sea más grande que en el caso de otras pruebas de contraste. En todas las pruebas estadísticas realizadas se consideró un nivel de significancia mínimo de 0.05. Se registraron los valores promedio, errores estándar e intervalos de variación.

2. Caracteres merísticos. Con excepción de los caracteres relacionados con el abanico gular (los cuales sólo se registraron en machos adultos), los caracteres merísticos considerados en este estudio normalmente no muestran dimorfismo sexual. En consecuencia, los datos de los caracteres merísticos de ambos sexos se analizaron de manera conjunta. Asimismo, no se realizaron pruebas estadísticas para ajustar los valores de estos caracteres al tamaño corporal de los organismos: los caracteres merísticos que se registraron generalmente no están correlacionados con el tamaño (no varían ontogenéticamente) y por lo tanto no es necesario ajustar los valores. Se realizaron análisis de varianza de una vía para detectar diferencias significativas entre grupos en los caracteres (CORP, DOR y VEN) cuyos valores satisfacían las suposiciones de este análisis: en el caso de los demás caracteres se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para detectar diferencias significativas entre las medianas de los grupos considerados. En estas pruebas también se consideró un nivel de significancia mínimo de 0.05. Se obtuvo el promedio y el error estándar de aquellos caracteres (CORP, DOR y VEN) cuyos valores se distribuyen de

manera gaussiana; en los demás caracteres se calculó el primero, segundo (mediana) y tercer cuartil. Asimismo, en el caso de los primeros tres caracteres, en virtud de que exhibieron diferencias significativas entre grupos, se construyeron gráficos de caja para ilustrar valores promedio (\pm un error estándar), mientras que en otros tres caracteres merísticos (LAM, INFLAB y C-SEMSP), que también exhibieron diferencias significativas, se construyeron diagramas de caja para ilustrar los cuartiles (primero, segundo y tercer cuartil) correspondientes.

Todos los análisis y la estadística descriptiva (para datos morfométricos y merísticos) se realizaron con la ayuda del paquete estadístico Statistic para Windows (versión 4).

3. Caracteres cualitativos. Para cada carácter, se estimó la frecuencia de cada condición dentro de cada uno de los cinco grupos considerados. Los caracteres cualitativos analizados en este estudio (excepto por la coloración del abanico gular), al igual que los merísticos, normalmente no muestran dimorfismo sexual o variación ontogenética. Por lo tanto, no se separaron a machos y hembras ni se consideraron categorías de tamaño. Además, no fue necesario realizar pruebas estadísticas para detectar diferencias significativas entre las frecuencias de las condiciones de los caracteres cualitativos: excepto por un carácter (grado de contacto entre las suboculares y las supralabiales), en el cual se observaron diferencias intergrupales marcadas, prácticamente no hubo variación en los otros caracteres cualitativos.

RESULTADOS

Dimorfismo sexual

El tamaño promedio de los machos fue significativamente mayor que el tamaño promedio de las hembras en tres de los grupos estudiados (Zanatepec, Río Grande y Pochutla). En el grupo de Tehuantepec, el tamaño promedio de los machos también fue mayor que el de las hembras, si bien en este caso la diferencia no fue significativa. En el grupo de Tierra Colorada las hembras parecen ser tan grandes como los machos. Sin embargo, los resultados para los últimos dos grupos pueden deberse a tamaños de muestra pequeños (Cuadro 1).

Cuadro 1. Tamaños corporales (LHC) de machos y hembras en cada uno de los cinco grupos de *Anolis* considerados en este trabajo. El tamaño de muestra se indica entre corchetes. Se señalan los valores de t y F obtenidos en las pruebas de t de student y de varianza que se realizaron. *** P < 0.001.

Grupo	LHC ($\bar{x} \pm ES$ mm)		
	Machos	Hembras	
Zanatepec	59.5 \pm 1.4 (14)	48.8 \pm 1.1 (11)	t ₂₃ = 5.95 ***
Tehuantepec	49.6 \pm 1.0 (19)	45.0 \pm 1.5 (4)	t ₂₁ = 1.90
Pochutla	47.8 \pm 0.4 (12)	39.5 \pm 1.6 (6)	t ₁₆ = 6.76 ***
Río Grande	51.8 \pm 1.6 (13)	38.6 \pm 0.8 (5)	t ₁₆ = 4.99 ***
Tierra Colorada	45.5 \pm 1.7 (13)	46.2 \pm 1.5 (2)	t ₁₃ = 0.16
	F _{4,67} = 15.85 ***	F _{3,52} = 15.25 ***	

Caracteres morfométricos

Machos. Un análisis de varianza demostró que existen diferencias significativas en el tamaño promedio de los machos entre los cinco grupos (Cuadro 1). Los machos de Zanatepec fueron significativamente más grandes que los machos de cualquiera de los otros cuatro grupos ($P < 0.001$ en todos los casos; prueba de contraste de Scheffé). Las diferencias entre los tamaños de los machos de Tehuantepec, Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada no fueron significativas ($P > 0.05$).

No se encontraron diferencias significativas en la LTI entre los cinco grupos considerados (Cuadro 2). Las LCA de los grupos de Zanatepec y Río Grande fueron significativamente diferentes entre sí y de todas las de los demás grupos estudiados ($P < 0.001$, en todas las comparaciones). En cambio, no hubo diferencias significativas en la LCA en ninguna de las comparaciones pareadas entre los grupos de Tehuantepec, Pochutla y Tierra Colorada. En el caso del ACA, se detectaron diferencias significativas entre el grupo de Zanatepec y los otros cuatro grupos ($P < 0.01$ en los cuatro casos). También, las anchuras de la cabeza en los grupos de Pochutla y Tierra Colorada fueron significativamente diferentes de las anchuras correspondientes en los grupos de Tehuantepec y Río Grande ($P < 0.5$ en las cuatro comparaciones). No se encontraron diferencias significativas en el ACA en las otras dos comparaciones (Pochutla vs. Tierra Colorada y Tehuantepec vs. Río Grande). La AOI fue significativamente mayor en los ejemplares del grupo de Zanatepec que en los del grupo de Tehuantepec ($P < 0.05$). También, este valor fue significativamente más grande para el grupo de Río Grande que para el grupo de

Tehuantepec ($P < 0.01$). En ninguna de las otras comparaciones pareadas se detectaron diferencias significativas.

Cuadro 2. Promedios ajustados por el ANCOVA (en mm) de cuatro caracteres morfométricos. También se señalan los valores de F obtenidos en cada uno los análisis de covarianza que se realizaron. LCA = longitud de la cabeza; ACA = ancho de la cabeza; LTI = longitud de la tibia; AOI = altura de la abertura auditiva. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

Grupos	Caracteres							
	Machos				Hembras			
	LCA	ACA	LTI	AOI	LCA	ACA	LTI	AOI
Zanatepec	1.37	0.93	1.41	1.81	1.20	0.83	1.23	1.83
Tehuantepec	1.36	0.90	1.43	1.64	1.15	0.75	1.59	1.65
Pochutla	1.36	0.86	1.39	1.70	1.24	0.74	1.54	1.40
Río Grande	1.40	0.90	1.37	1.89	1.24	0.80	1.23	1.82
Tierra Colorada	1.42	0.88	1.31	1.72				
F(4, 66)	4.88 ***	3.11 *	2.08	3.87 **	2.87	4.03 *	2.30	4.40 *

Hembras. En el caso de las hembras, el análisis de covarianza no incluyó al grupo de Tierra Colorada debido a que sólo se capturaron dos hembras. Como en el caso de los machos, las hembras de Zanatepec fueron significativamente más grandes que las hembras de Pochutla y Río Grande ($P < 0.001$ en ambos casos). No obstante, las demás diferencias entre los tamaños de las hembras, incluyendo la diferencia entre el grupo de Zanatepec y Tehuantepec, no fueron significativas (Cuadro 1).

No se encontraron diferencias significativas en el LCA ni en la LTI entre los grupos de Zanatepec, Tehuantepec, Pochutla y Río Grande (Cuadro 2). El ACA en los ejemplares de Zanatepec fue significativamente mayor al de los ejemplares de

Pochutla y Río Grande ($P < 0.05$). No se encontraron diferencias significativas en el ancho de la cabeza en las demás comparaciones pareadas entre los grupos analizados. La altura del oído fue significativamente diferente entre los grupos de Zanatepec y Pochutla y entre los grupos de Pochutla y Río Grande ($P < 0.05$ en ambos casos). No se detectaron diferencias significativas en ninguna de las otras comparaciones pareadas.

Caracteres merísticos

No hubo diferencias significativas en los valores de diez caracteres merísticos (POSTM, POSTR, INTER, HLOR, BHOC, SPLAB, IN-SE, HIL-GE, ESC-GE y MAR-AN) entre los cinco grupos analizados (Cuadro 3). Si bien se encontraron diferencias significativas en el número de escamas supraoculares, el primer cuartil, la mediana y el tercer cuartil de este carácter fueron muy similares entre los cinco grupos (Cuadro 3).

El número de escamas alrededor del cuerpo fue significativamente mayor en el grupo de Zanatepec que en los grupos de Tehuantepec, Pochutla y Tierra Colorada ($P < 0.02$ en las tres comparaciones, Fig. 4). Las diferencias en este carácter entre las restantes parejas de grupos no fueron significativas.

Cuadro 3. Estadística descriptiva de los caracteres merísticos de los cinco grupos de *Anolis*. Se muestran los promedios \pm 1 error estándar de los primeros tres caracteres y el primer cuartil, mediana y tercer cuartil (en este orden) en el caso de los caracteres restantes. Entre paréntesis se muestra el intervalo de variación. NCORP = número de escamas alrededor del cuerpo; DOR = número de escamas dorsales; VEN = número de escamas ventrales; LAM = número de laminillas subdigitales; POSTM = número de escamas postmentonales; POSTR = número de escamas postrostrales; INTERN = número de escamas internasales; HLOR = número de hileras de loreales; BHOC = número de escamas a lo ancho del hocico; C-SEMSP = número de escamas de los semicírculos supraorbitales que se encuentran en contacto medial, IN-SE = número mínimo de escamas que separan la interparietal de los semicírculos supraorbitales; HIL-GE = número de hileras gorgueto-esternales, ESC-GE = número de escamas a lo largo de la cuarta o quinta hilera gorgueto-esternal; MAR-AN = hileras de escamas en la parte anterior del margen del abanico gular. La hilera inferior muestra los valores de F o χ^2 obtenidos en las pruebas estadísticas correspondientes (Análisis de varianza o de Kruskal-Wallis). * P < 0.05; *** P < 0.0001; n.s. = no significativo

Grupo	Caracteres									
	n	NCORP	DOR	VEN	LAM	POSTM	POSTR	INTERN	HLOR	BHOC
Zanatepec	25	128.8 \pm 1.73 (111-146)	54.84 \pm 0.80 (48-63)	44.68 \pm 0.58 (39-50)	12-12-12 (10-13)	4-4-5 (4-6)	4-4-4 (3-4)	5-5-5 (4-6)	5-6-6 (5-6)	8-8-9 (7-9)
Tehuantepec	23	118.4 \pm 2.14 (98-137)	56.22 \pm 1.33 (45-70)	44.91 \pm 1.31 (35-58)	11-11-12 (10-13)	4-4-4 (4-6)	4-4-4 (3-5)	5-5-5 (4-6)	5-6-6 (5-6)	8-8-9 (7-11)
Pochutla	18	115.6 \pm 2.11 (100-139)	44.55 \pm 0.81 (38-51)	38.94 \pm 0.78 (35-44)	10-10-11 (8-11)	4-4-5 (4-6)	4-4-4 (4-5)	5-5-5 (4-6)	5-6-6 (4-6)	8-8-9 (7-10)
Río Grande	18	123.05 \pm 2.26 (97-141)	42.89 \pm 0.64 (38-47)	37.78 \pm 0.67 (32-43)	11-11-12 (10-13)	4-4-4 (4-6)	3-4-4 (3-4)	4-5-5 (4-6)	5-5-6 (5-6)	7-8-8.5 (7-9)
Tierra Colorada	15	117.93 \pm 2.77 (103-143)	41.47 \pm 0.80 (36-49)	37.27 \pm 0.57 (34-41)	11-11-12 (10-12)	4-4-4 (4-5)	3-4-4 (3-4)	5-5-5 (4-6)	5-5-6 (5-6)	8-8-9 (7-9)
F _{4,94} ó χ^2		6.5 ***	53.27 ***	18.58 ***	31.10 ***	3.79 n.s.	2.82 n.s.	1.71 n.s.	0.0 n.s.	1.38 n.s.

Cuadro 3. Continuación. Estadística descriptiva de los caracteres merísticos de los cinco grupos de Anolis.

		Caracteres							
		Supraoculares		Infralabiales		Supralabiales			
Grupo	n	Derecha	Izquierda	Derecha	Izquierda	Derecha	Izquierda	C-SEMSP	IN-SE
Zanatepec	25	3-3-4 (3-6)	3-3-4 (3-5)	7-8-8 (7-9)	7-8-8 (7-9)	7-8-8 (6-9)	7-8-8 (7-10)	4-4-6 (3-6)	2-4-4 (1-5)
Tehuantepec	23	3-3-4 (2-6)	3-3-4 (2-6)	7-7-8 (6-8)	7-7-7 (6-9)	7-7-8 (6-9)	7-7-7 (6-10)	0-2-3 (0-4)	2-2-4 (0-6)
Pochutla	18	3-3-4 (3-4)	3-4-4 (3-9)	7-7-7 (6-8)	7-7-7 (6-8)	7-8-8 (6-8)	7-8-8 (7-9)	2-4-4 (2-5)	2-3-4 (2-5)
Río Grande	18	3-3-3 (2-4)	3-3-3 (2-3)	6-7-7 (6-8)	7-7-7 (6-7)	7-7-8 (7-9)	7-7-7 (6-8)	0-2-4 (0-5)	2-3-3.5 (2-5)
Tierra Colorada	15	3-3-3 (3-5)	3-3-3 (3-5)	7-7-8 (7-8)	7-7-8 (7-8)	7-8-8 (7-9)	7-8-8 (7-9)	0-2-3 (0-4)	2-3-4 (1-4)
$\bar{x} \pm s$		9.9 *	18.62 ***	24.14 ***	24.42 ***	5.55 n.s.	4.61 n.s.	44.7 ***	4.09

Cuadro 3. Continuación Estadística descriptiva de los caracteres merísticos de los cinco grupos de Anolis.

Grupo	Caracteres					
	HIL-GE	n	ESC-GE	n	MAR-AN	n
Zanatepec	9-9.5-10.5 (9-11)	12	15-18-21 (10-22)	11	5-5.5-6.5 (5-8)	12
Tehuantepec	8-9-9 (7-11)	17	15-17-18.5 (13-24)	14	4-4-5 (3-7)	19
Pochutla	9-9-9.5 (7-10)	12	15-16.5-17.5 (10-18)	12	4-4-5 (4-6)	12
Río Grande	8-9-9.5 (7-11)	13	14-15-16.5 (13-18)	13	5-5-6 (4-8)	13
Tierra Colorada	8-9-9 (8-10)	11	12-15-16 (11-21)	11	5-5-7 (4-9)	15
χ^2	4.44 n.s.		5.54 n.s.		7.54 n.s.	

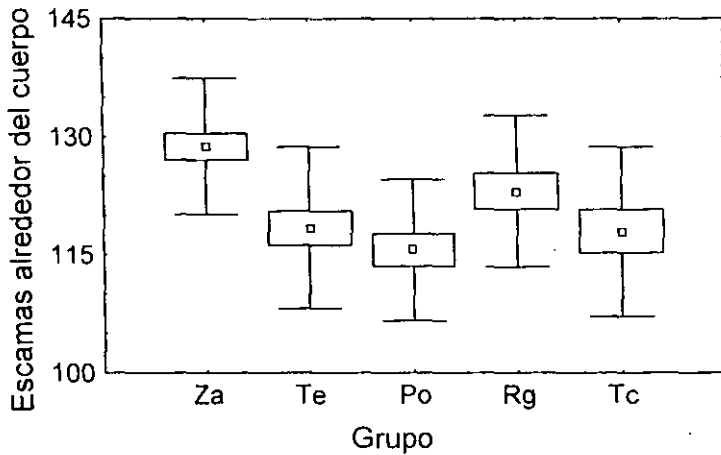


Fig. 4. Distribución del número de escamas alrededor del cuerpo. Los diagramas muestran la media (cuadro pequeño) \pm un error estándar (rectángulo) y el intervalo de variación (líneas horizontales). Za = Zanatepec; Te = Tehuantepec; Po = Pochutla; Rg = Río Grande; Tc = Tierra Colorada.

El número de escamas dorsales fue significativamente mayor en el grupo de Zanatepec que en los grupos de Tehuantepec, Pochutla y Río Grande ($P < 0.05$ en todas las comparaciones). No se encontraron diferencias significativas en ninguna de las otras comparaciones pareadas entre grupos. En contraposición con lo encontrado en el caso del NCORP, el número de DOR es similar en los grupos de Zanatepec y Tehuantepec, los cuales se encuentran geográficamente más cerca uno del otro que a cualquiera de los otros grupos. No obstante, el grado de superposición en el número de DOR es menor que el encontrado en el NCORP (Fig. 5).

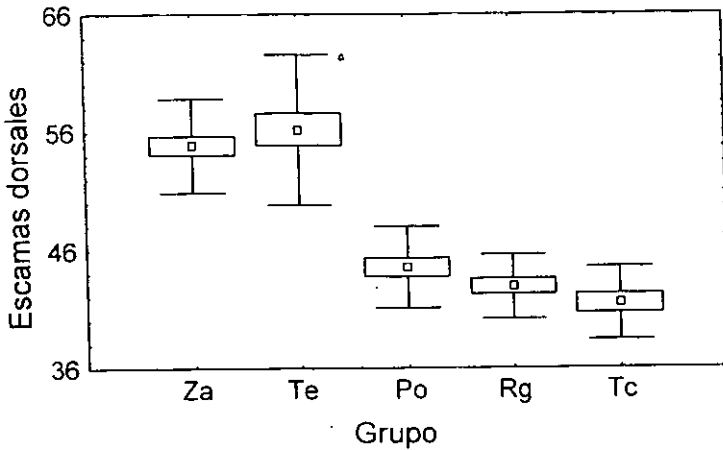


Fig. 5- Distribución del número de escamas dorsales. Los diagramas muestran la media (cuadro pequeño) \pm un error estándar (rectángulo) y el intervalo de variación (líneas horizontales). Za = Zanatepec; Te = Tehuantepec; Po = Pochutla; Rg = Río Grande; Tc = Tierra Colorada.

Los resultados obtenidos en el caso del número de escamas ventrales fueron similares a los obtenidos con las DOR (Cuadro 3). Esto es, el número de VEN fue similar en los grupos de Zanatepec y Tehuantepec y significativamente mayor en estos grupos que en los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada (Fig. 6)

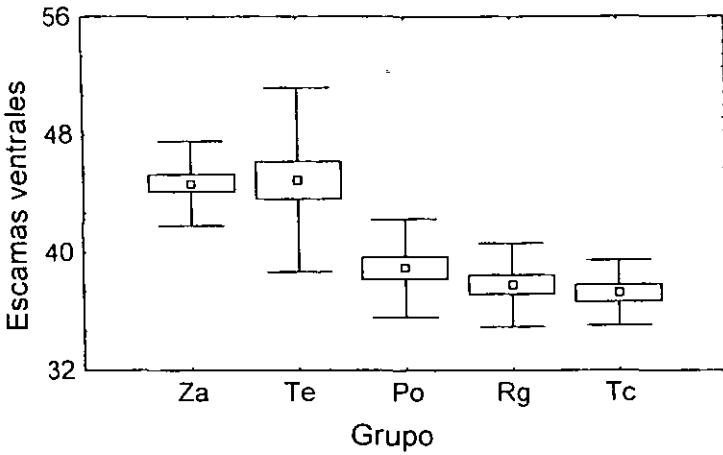


Fig. 6. Distribución del número de escamas ventrales. Los diagramas muestran la media (cuadro pequeño \pm un error estándar (rectángulo) y el intervalo de variación (líneas horizontales). Za = Zanatepec; Te = Tehuantepec; Po = Pochutla; Rg = Río Grande; Tc = Tierra Colorada

Se encontraron diferencias significativas en el número de laminillas subdigitales entre los cinco grupos (Cuadro 3). El primer cuartil y la mediana de las LAM fue mayor en el grupo de Zanatepec que en cualquiera de los otros cuatro grupos. Contrariamente, el primer cuartil y la mediana de este mismo carácter en el grupo de Pochutla fue menor que en cualquiera de los otros cuatro grupos. El primer cuartil la mediana y el tercer cuartil son similares en los grupos de Tehuantepec, Río Grande y Tierra Colorada (Fig. 7).

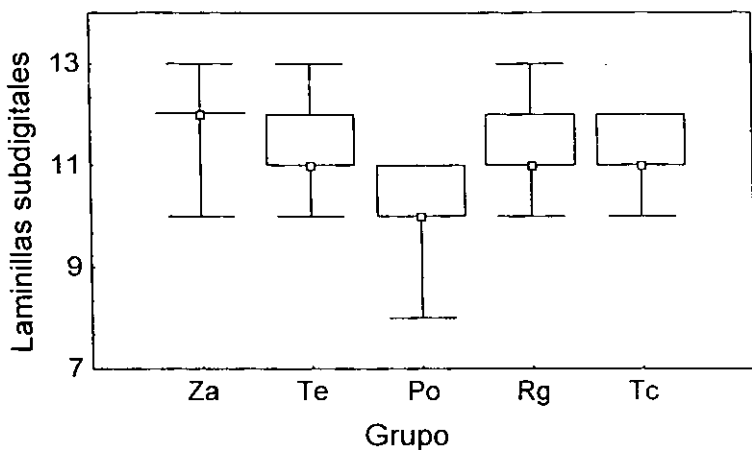


Fig. 7. Distribución del número de laminillas subdigitales. Los diagramas muestran la mediana (cuadro pequeño), el primer y tercer cuartil (rectángulo) y el intervalo de variación (líneas horizontales). Za = Zanatepec; Te = Tehuantepec; Po = Pochutla; Rg = Río Grande; Tc = Tierra Colorada

La mediana de las escamas infralabiales varió significativamente entre los cinco grupos examinados (Cuadro 3). La mediana de este carácter en el grupo de Zanatepec fue mayor que en los grupos de Tehuantepec, Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada y fue idéntica en estos últimos cuatro grupos (Fig. 8).

El número de escamas de los semicírculos supraorbitales que se encuentran en contacto medial también varió significativamente entre los grupos. En este caso, la mediana fue similar en los grupos de Zanatepec y Pochutla, si bien el primer y tercer cuartil son mayores en el primero que en el segundo grupo. El primer cuartil y la mediana en los grupos de Tehuantepec, Río Grande y Tierra Colorada fueron similares (Fig. 9).

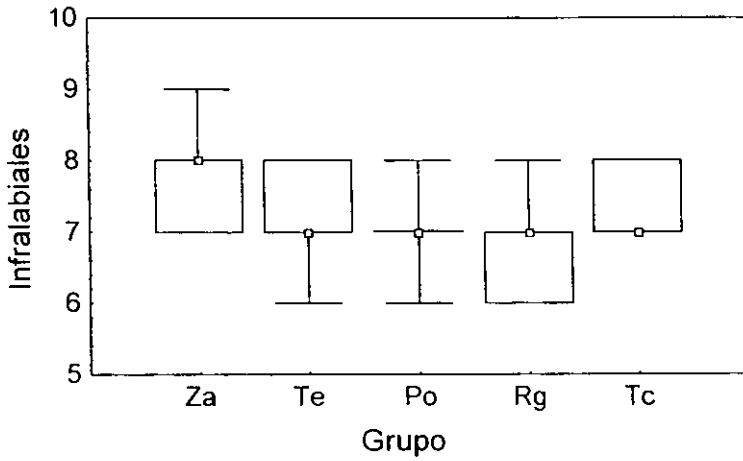


Fig. 8. Distribución del número de escamas infralabiales. Los diagramas muestran la mediana (cuadro pequeño), el primer y tercer cuartil (rectángulo) y el intervalo de variación (líneas horizontales). Za = Zanatepec; Te = Tehuantepec; Po = Pochutla; Rg = Río Grande; Tc = Tierra Colorada

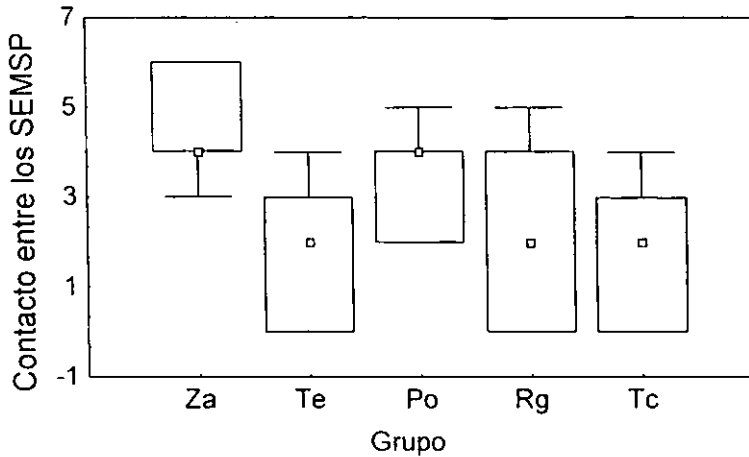


Fig. 9. Distribución del número de escamas de los semicírculos supraorbitales que se encuentran en contacto medial. Los diagramas muestran la mediana (cuadro pequeño), el primer y tercer cuartil (rectángulo) y el intervalo de variación (líneas horizontales). SEMSP = semicírculos supraorbitales; Za = Zanatepec; Te = Tehuantepec; Po = Pochutla; Rg = Río Grande; Tc = Tierra Colorada

Caracteres cualitativos

En los cinco grupos, todos los ejemplares machos que se examinaron presentaron escamas postanales agrandadas. Asimismo, en los ejemplares (machos y hembras) de los cinco grupos, las escamas dorsales fueron ligeramente agrandadas y disminuyeron gradualmente en tamaño hacia los costados, hasta igualar el tamaño de las escamas laterales. En los cinco grupos, las escamas ventrales fueron

quilladas. Las escamas de la parte dorsal de la cabeza fueron ligeramente rugosas en los ejemplares de Tehuantepec, Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada. En el grupo de Zanatepec, fueron ligeramente rugosas en el 64% de los ejemplares y lisas en el 36% restante.

En dos ejemplares recolectados cerca del poblado de Tehuantepec, uno recolectado cerca de Nizanda, uno procedente de San Pedro Pochutla y uno de Río Grande, el color del abanico gular fue naranja rojizo, mientras que en un ejemplar proveniente Tierra Colorada el abanico gular fue de color rojo.

En dos ejemplares recolectados cerca de Tehuantepec, el color del abanico gular fue naranja-rojizo. En un ejemplar recolectado en Nizanda el color del abanico también fue naranja-rojizo. En dos ejemplares de Pochutla y uno de Río Grande el color de esta estructura fue naranja-rojizo, mientras que en un ejemplar de Tierra Colorada fue de color rojo.

El Cuadro 4 muestra la variación en el grado de contacto entre las suboculares y las supralabiales. Existe variación dentro de cada uno de los grupos analizados. Además, parece existir una clina en la variación de este carácter: el grado de contacto entre las escamas suboculares y las supralabiales es mayor en el grupo de Zanatepec, y tiende a disminuir gradualmente hacia el oeste hasta su mínimo en los grupos de Río Grande y Tierra Colorada.

Cuadro 4. Grado de contacto entre las suboculares y las supralabiales en cada uno de cinco los grupos examinados. Se muestra el número de ejemplares incluidos dentro de cada una de las categorías. CONTOT = contacto total, CONAMP = contacto amplio, CONMOD = contacto moderado, CONLIG = contacto ligero, S/CON = sin contacto (ver texto para el significado de las categorías de contacto)

Grupo	C a r a c t e r e s				
	CONTOT	CONAMP	CONMOD	CONLIG	S/CON
Zanatepec	19	6	0	0	0
Tehuantepec	11	10	2	0	0
Pochutla	1	14	2	1	0
Río Grande	0	3	7	5	3
Tierra Colorada	2	3	4	7	0

Caracteres registrados en Anolis Boulengerianus

El Cuadro 5 muestra los valores de los caracteres morfométricos y merísticos registrados en los tres ejemplares utilizados en la descripción de A. Boulengerianus. Los valores de todos estos caracteres, excepto por el tamaño (LHC y LCA) y el número de escamas loreales, se encuentran dentro del intervalo de variación de los caracteres correspondientes en el grupo de Tehuantepec (cuando se cuentan a lo largo de la segunda y tercera falange del cuarto dedo, la mediana y el intervalo de variación de las laminillas subdigitales en el grupo de Tehuantepec son 17 y 15-18, respectivamente). Asimismo, como en el caso de los ejemplares de Tehuantepec, los tres ejemplares poseen escamas ventrales quilladas, las escamas dorsales están agrandadas (de menor tamaño que las ventrales) y poseen escamas postanales agrandadas.

Cuadro 5. Valores de los caracteres morfométricos y merísticos correspondientes a los tres ejemplares de *Anolis Boulengerianus*. LHC = longitud hocico-cloaca; LCA = largo de la cabeza; LTI = longitud de la tibia; DOR = hileras de escamas dorsales; VEN = hileras de escamas ventrales; LAM = laminillas subdigitales; HLOR = hileras de loreales; INFLAB = infralabiales; HSPOC = hileras de escamas supraoculares en ambos lados de la cabeza; HIL-GE = hileras gorgueto-esternales ESC-GE = escamas en la cuarta hilera gorgueto-esternal. La hilera inferior muestra los valores promedio o medianas e intervalos de variación para los ejemplares del grupo de Tehuantepec.

Caracteres										
LHC	LCA	LTI	DOR	VEN	LAM	HLOR	INFLA B	HSPOC	HIL-GE	ESC-GE
43.2	11.6	15.5	57	49	16	7	8	1	10	21
58	15.3	15.5	58	50		7	8	1	11	22
59.6	15.0		60			7	8	1	11	22
49.6; (42.7- 56.0)	13.6; (12- 15)	14.3; (11.8- 16.6)	56.2; (47- 70)	45.9; (35- 58)	17; (15- 18)	6; (5-6)	7; (6-9)	1	9; (7-11)	17; (13-24)

DISCUSION

Identidad de las poblaciones de Guerrero y Oaxaca (excluyendo Zanatepec)

De acuerdo con Fitch et al. (1976), Fitch (1978) y Lieb (1981), las poblaciones del grupo A. subocularis en el sureste de Guerrero y suroeste de Oaxaca corresponden a A. subocularis, mientras que las poblaciones del Istmo de Tehuantepec corresponden a A. isthmicus. De esta forma, los grupos de Tierra Colorada en Guerrero y Río Grande en Oaxaca deberían corresponder, en principio, a A. subocularis, mientras que el grupo de Tehuantepec debería corresponder a A. isthmicus. Los ejemplares de la región de Pochutla (Oaxaca) por otra parte, no han sido registradas previamente en la literatura y por tanto el grupo de Pochutla podría corresponder a cualquiera de las especies mencionadas, pues no se conocen los límites de sus distribuciones hacia el centro-sur de Oaxaca.

De acuerdo con Fitch (1978), las escamas corporales son más pequeñas en A. isthmicus que en A. subocularis, lo que se refleja en un mayor número de escamas alrededor del cuerpo, dorsales y ventrales en la primera especie (Cuadro 5). Los resultados obtenidos en este estudio apoyan esta observación. Si bien el número de escamas alrededor del cuerpo en el grupo de Tehuantepec fue similar a los de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada, los números promedio de escamas dorsales y ventrales fueron notablemente más grandes en el primero que en los últimos tres grupos, localizados en Oaxaca (al oeste de Tehuantepec) y en el sureste de Guerrero (Cuadro 5).

Fitch (1978) señaló que mientras A. isthmicus posee con mayor frecuencia siete escamas supralabiales (6-8), A. subocularis posee normalmente seis o siete, en aproximadamente la misma frecuencia. Fitch no registró los valores de frecuencia que encontró y por lo tanto no resulta claro el grado de diferencia que supuestamente existe entre ambas especies. Además, hasta donde puede notarse, la diferencia parece demasiado pequeña como para ser taxonómicamente significativa. Por otro lado, en este trabajo se encontró que el número de supralabiales no fue significativamente diferente entre los cinco grupos examinados (Cuadros 3 y 5). De ese modo, es razonable considerar que las diferencias señaladas por Fitch representan únicamente variación individual.

Fitch (1978) también indicó que mientras en A. isthmicus los semicírculos supraorbitales están separados por una hilera de escamas pequeñas, en A. subocularis están en contacto o están sólo parcialmente separadas por una escama pequeña. En contraposición, Davis (1954) registró que en el 40% de los machos y 50% de las hembras de Guerrero (al norte de Acapulco) que examinó los semicírculos supraorbitales estuvieron separados por una hilera de escamas, y que en los casos restantes había contacto parcial. Los resultados de este trabajo también indican que el contacto entre los semicírculos supraorbitales no es un carácter que distinga al grupo de Tehuantepec de los grupos en Oaxaca (al oeste de Tehuantepec) y el sureste de Guerrero (Cuadro 5); si bien en el grupo de Pochutla

Cuadro 5. Comparación de la información proporcionada por Fitch (1978) referente a los caracteres que distinguen a A. subocularis de Anolis isthmicus y los resultados obtenidos en este trabajo.

Caracteres	Según Fitch (1978)		Este trabajo			
	<u>A. isthmicus</u>	<u>A. subocularis</u>	Tehuantepec	Pochutla	Río Grande	Tierra Colorada
1. Número de escamas alrededor del cuerpo	130-140	110-140	98-137	100-139	97-141	103-143
2. Número de escamas dorsales	55-70	40-55	48-63	38-51	38-47	36-49
3. Número de escamas ventrales	42-54	32-40	39-50	35-44	32-43	34-42
4. Grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales	sin contacto	amplio	amplio o sin contacto	amplio	amplio o sin contacto	amplio o sin contacto
5. Número modal de laminillas subdigitales	12	11	11	10	11	11
6. Número modal de escamas supralabiales	7	6 y 7	7	8	7	7
7. Longitud relativa de las extremidades traseras	largas	cortas	Similares	similares	similares	similares
8. Color de las escamas granulares del párpado	pálidas	negras	negras	negras	negras	negras
9. Parte ventral del cuerpo	blanco uniforme	"salpicada" con escamas rojas	blanco uniforme	blanco uniforme	blanco uniforme	blanco uniforme

largas, cortas o similares en relación con las extremidades de la especie o grupos con los cuales se compara

todos los ejemplares presentaron algún grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales, en los de Tehuantepec, Río Grande y Tierra Colorada se encontraron varios ejemplares (48, 33 y 40%, respectivamente) cuyos semicírculos supraorbitales estuvieron separados por una hilera de escamas. Esto es, el grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales fue similar en estos tres últimos grupos. Además, se encontró una amplia superposición entre los intervalos de variación correspondientes a los cuatro grupos (en cada grupo hubo varios ejemplares con algún grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales).

Asimismo, según Fitch (1978), la longitud de la tibia, el número de escamas alrededor del cuerpo y el color de las escamas granulares del párpado y de la parte ventral del cuerpo también permiten distinguir a A. isthmicus de A. subocularis. No obstante, en este trabajo ninguno de estos caracteres permitió distinguir entre los ejemplares del grupo de Tehuantepec y los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada (los cuatro caracteres fueron similares en los cuatro grupos, Cuadro 5).

Otro de los caracteres que utilizó Fitch (1978) para diferenciar a A. isthmicus de A. subocularis fue el número de laminillas subdigitales. Fitch señaló que la primera especie tuvo un número de laminillas subdigitales (12) mayor que la segunda (11). En este trabajo se encontró que el número de laminillas subdigitales fue menor en el grupo de Pochutla que en los grupos de Tehuantepec, Río Grande y Tierra Colorada, y similar entre estos últimos grupos. Sin embargo, las diferencias involucradas fueron pequeñas (ver Fig. 7) y hubo superposición entre

el intervalo de variación del grupo de Pochutla y cada uno de los otros tres intervalos involucrados. Así, el menor número de laminillas subdigitales en el grupo de Pochutla puede deberse a variación geográfica e individual y por lo tanto no es factible considerar que este carácter permita distinguir entre los grupos de Tehuantepec, Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada.

Lieb (1995) señaló que el abanico gular es rojo o naranja en A. isthmicus y rosa en A. subocularis. Los resultados de este trabajo no apoyan esta afirmación. El abanico gular fue rojo y naranja rojizo en ejemplares procedentes de Tehuantepec y Nizanda, respectivamente, y naranja rojizo o rojo en ejemplares de los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada.

En resumen, de los caracteres que según Fitch (1978) permiten distinguir a A. isthmicus de A. subocularis sólo uno (tamaño de las escamas corporales) puede servir para este propósito. Por otro lado, ninguno de los otros caracteres examinados en este trabajo permiten distinguir al grupo de Tehuantepec de los grupos en Guerrero y centro-oeste de Oaxaca. El contacto entre suboculares y supralabiales fue total o amplio en la mayoría (91%) de los ejemplares del grupo de Tehuantepec, y en este sentido fue diferente al resto de los grupos examinados (Cuadro, 4). Sin embargo, el contacto entre estas escamas mostró una variación clinal: fue menor en el grupo de Tierra Colorada al este de Guerrero y aumentó gradualmente hacia el este. De este modo, hubo un amplio traslape al menos entre los grupos geográficamente más cercanos (v. gr. Entre Zanatepec, Tehuantepec y Pochutla). Por lo tanto, como en el caso del grado de contacto entre los

semicírculos supraorbitales, el grado de contacto entre supralabiales y suboculares no puede considerarse un carácter taxonómicamente significativo, al menos para los grupos examinados.

Identidad de la población de Zanatepec

Fitch (1978) especificó los caracteres que supuestamente permiten distinguir entre los ejemplares de los alrededores de Zanatepec (considerados como A. cuprinus) y A. isthmicus (Cuadro 6). Uno de éstos fue el número de hileras de escamas dorsales agrandadas. Fitch señaló que los ejemplares de Zanatepec difieren de A. isthmicus en virtud de que poseen de 4 a 6 hileras de escamas dorsales ligeramente agrandadas. Sin embargo, no señaló el número de hileras de escamas dorsales agrandadas que caracterizan a A. isthmicus. Sólo indicó que el holotipo tuvo 136 escamas dorsales y que de éstas 24 dorsales eran agrandadas. En este trabajo se encontró que en los ejemplares de los cinco grupos las escamas dorsales están moderadamente agrandadas y disminuyen gradualmente de tamaño hacia los costados, lo que hace difícil precisar el número de hileras de escamas agrandadas. Asimismo, Fitch señaló que mientras los ejemplares de la población de Zanatepec poseen ventrales débilmente quilladas, los de A. isthmicus poseen ventrales fuertemente quilladas. No obstante, en este estudio no se detectó diferencia evidente en la condición de las quillas entre los cinco grupos examinados.

En el caso de los otros caracteres señalados por Fitch (1978) como distintivos de la población de Zanatepec, la discrepancia entre lo que registró este autor y lo

que se encontró en este estudio es aún más grande. Por ejemplo, Fitch (1978) señaló que en los ejemplares de los alrededores de Zanatepec los semicírculos supraorbitales están separados por dos hileras de escamas. Sin embargo, en los 25 ejemplares examinados del grupo de Zanatepec los semicírculos supraorbitales estuvieron en contacto a través de 3 a 6 escamas (Cuadro 3). Fitch et al. (1976) indicaron que en 1972 se capturaron 37 ejemplares de Anolis en los alrededores de Zanatepec. En este trabajo, sólo se revisaron diez de estos ejemplares, de tal modo que es posible que el grado de separación entre los semicírculos notado por Fitch (1978) se encuentre en algunos de los 27 ejemplares restantes. Fitch nunca proporcionó datos respecto a la variación de este carácter (o la de algún otro) en la muestra de Zanatepec. Sin embargo, aún si la condición aludida se encontrara en alguno o algunos de los otros ejemplares no podría considerarse que esta característica permite distinguir, en la forma descrita por Fitch (1978), entre los ejemplares de los alrededores de Zanatepec y los del grupo de Tehuantepec (únicamente implicaría la existencia de variación en la misma). Asimismo, mientras que Fitch afirmó que los ejemplares de Zanatepec poseen dos hileras de escamas supraoculares y postanales no agrandadas, todos los ejemplares examinados en este estudio tuvieron una sola hilera de supraoculares y postanales agrandadas (Cuadro 6). Así como en el caso del grado de separación entre los semicírculos supraorbitales, éstos últimos dos caracteres tampoco permitieron distinguir a los ejemplares de los alrededores de Zanatepec de los del grupo de Tehuantepec.

Por otro lado, las características que Fitch (1978) atribuyó a los ejemplares recolectados en cerca de Zanatepec sí están presentes en el holotipo de A. cuprinus. Smith (1964) indicó que dicho ejemplar posee, entre otros caracteres, ventrales débilmente quilladas, de cuatro a seis hileras de escamas dorsales ligeramente agrandadas, dos hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales, dos hileras de supraoculares (7 a 9 en número), abanico gular rojo sangre brillante y postanales no agrandadas. Estas características coinciden exactamente con las que Fitch atribuyó a los ejemplares de los alrededores de Zanatepec. El hecho de que ninguno de los caracteres señalados por Fitch (1978) permita distinguir entre los ejemplares de Zanatepec y A. isthmicus y sin embargo sí coincidan con la descripción de A. cuprinus proporcionada por Smith (1964), sugiere que Fitch presumió que los ejemplares de Zanatepec pertenecían a A. cuprinus pero realmente no examinó los ejemplares.

Cuadro 6. Caracteres que según Fitch (1978) poseen los ejemplares procedentes de los alrededores de Zanatepec y los distinguen de Anolis isthmicus. Para comparación se muestran también los resultados obtenidos para los grupos de Zanatepec y Tehuantepec.

Caracteres	Datos de Fitch (1978)		Datos en este trabajo	
	Zanatepec	A. isthmicus	Zanatepec	Tehuantepec
Hileras de dorsales agrandadas	de cuatro a seis	varias	varias	varias
Condición de las ventrales	débilmente quilladas	muy quilladas	quilladas	quilladas
Hileras de supraoculares agrandadas	dos	una	una	una
Semicírculos supraorbitales:	separados por dos hileras de escamas	separados por una hilera de escamas	en contacto (de dos a seis escamas en contacto)	usualmente separados por una hilera de escamas
Condición de las escamas dorsales de la cabeza	quilladas	lisas	lisas o ligeramente rugosas	lisas o ligeramente rugosas
Escamas postanales agrandadas	ausentes	presentes	presentes	presentes
Color del abanico gular	rojo-sangre	rojo-naranja	rojo-naranja	rojo-naranja

en estos casos las dorsales estuvieron agrandadas en la línea vertebral y disminuyeron gradualmente de tamaño hacia los costados

En su redescrición de A. cuprinus, Nieto-Montes de Oca (1994) registró variación en cuanto al número de hileras de supraoculares y al número de hileras que separan a los semicírculos supraorbitales. Señaló además, a diferencia de lo que registraron Smith (1964) y Fitch (1978), que A. cuprinus posee entre cuatro y doce hileras de escamas dorsales agrandadas. Por otro lado, Campbell et al. (1989) notaron que el abanico gular en algunos ejemplares de A. cuprinus fue de color rosa ó púrpura. Por comparación, todos los ejemplares del grupo de Zanatepec examinados en este trabajo tuvieron una hilera de supraoculares y en todos ellos los semicírculos supraorbitales estuvieron en contacto a lo largo de dos a seis escamas. Asimismo, el color del abanico gular fue naranja rojizo.

Smith (1964) registró que el holotipo de A. cuprinus se recolectó en el poblado de Zanatepec, a una altitud de 1524 msnm. Sin embargo, Fitch et al. (1976) señalaron que este ejemplar no pudo recolectarse en el poblado de Zanatepec ya que la altitud a la que se encuentra este poblado no coincide con la registrada por Smith (1964), por lo que sugirieron que lo más probable es que la localidad tipo de A. cuprinus se localice al norte de Zanatepec, en las montañas de la Sierra Madre. No obstante, Fitch (1978) ignoró esta aclaración y asignó los ejemplares recolectados en los alrededores de Zanatepec a A. cuprinus. Finalmente Nieto-Montes de Oca (1994) precisó que A. cuprinus se encuentra en altitudes de 1500 a 2000 msnm, en áreas montañosas de la Sierra Madre, en el extremo sureste de Oaxaca. La discrepancia entre los caracteres de A. cuprinus y los ejemplares de Zanatepec, resaltada anteriormente, así como sus distribuciones geográficas

excluyentes, respalda la afirmación de Nieto-Montes de Oca (1994) de que se trata de taxones diferentes.

Resulta claro que el grupo de Zanatepec pertenece a una especie distinta a A. cuprinis y que no difiere del grupo de Tehuantepec en los caracteres especificados por Fitch (1978). Sin embargo, sí difiere en otros aspectos. En primer término, los ejemplares del grupo de Zanatepec fueron más grandes que los de todos los demás grupos, incluyendo el de Tehuantepec (Cuadro 1). Esto contrasta con lo señalado por Fitch (1978) respecto a que "A. cuprinus" (esto es, los ejemplares de Zanatepec) y A. isthmicus son "esencialmente del mismo tamaño, color y apariencia general." Los tamaños promedio de los ejemplares de los alrededores de Zanatepec y los de A. isthmicus registrados por Fitch (1978) fueron 63 y 56 mm, respectivamente. Fitch no especificó algún intervalo para el tamaño de los ejemplares de Zanatepec; sin embargo, para el caso de A. isthmicus, señaló que de 14 machos que recolectó ocho parecían adultos y variaron en tamaño de 52 a 63 mm (LHC). Es posible que la afirmación de Fitch se deba a que algunos de los ejemplares más grandes de A. isthmicus fueron de tamaño similar a los ejemplares más pequeños provenientes de los alrededores de Zanatepec. No está claro por qué Fitch (1978) señaló que las lagartijas de las dos poblaciones son de tamaño similar, cuando en el cuadro que él mismo proporcionó (p. 13) se observa que los machos de Zanatepec tuvieron una LHC mayor que las de al menos otras siete especies de Anolis que viven en el sureste de México, incluyendo A. isthmicus.

Los ejemplares del grupo de Zanatepec también difirieron de los del grupo de Tehuantepec en otros tres caracteres morfométricos (LCA, ACA y AOI, Cuadro 2). Es común que las poblaciones de una misma especie exhiban algún grado de variación en varios caracteres. Asimismo, para un grupo de organismos particular es de esperarse que la variación interpoblacional sea mayor que la individual y menor que la interespecífica. En este contexto, la variación en los caracteres señalados parece reflejar variación entre poblaciones (e individual) y no variación interespecífica. Esto es, si bien las diferencias fueron significativas en los tres casos, éstas fueron pequeñas y hubo una amplia superposición entre los intervalos de variación. Por lo tanto no pueden considerarse como diferencias interespecíficas. También, los números de escamas alrededor del cuerpo, laminillas subdigitales y escamas infralabiales y el grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales tendieron a ser mayores en el grupo de Zanatepec que en el de Tehuantepec (Cuadro 3, Figs. 4, 7, 8 y 9). Las diferencias fueron grandes en el número de escamas alrededor del cuerpo y en el grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales y relativamente pequeñas en los dos caracteres restantes. Sin embargo, en los cuatro casos hubo superposición en los intervalos de variación, la cual fue relativamente pequeña en el caso del grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales y grande en el caso de los otros tres caracteres.

En resumen, el grupo de Zanatepec tiende a diferir del grupo de Tehuantepec en varios caracteres pero, excepto por el grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales y el tamaño corporal, las diferencias involucradas son

demasiado pequeñas y existe una superposición notable entre los intervalos de variación correspondientes en ambos grupos. En el caso del grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales, la superposición existente entre los intervalos de variación (si bien pequeña) de los grupos de Zanatepec y Tehuantepec y la variación detectada dentro y entre los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada sugieren que no es un carácter taxonómicamente significativo. Por otro lado, los ejemplares de Zanatepec tuvieron una LHC promedio significativamente más grande que los de Tehuantepec, lo que fue particularmente notable en el caso de los machos (Cuadro 1). No obstante, el tamaño corporal es un carácter que generalmente varía tanto individual como geográficamente (aunque normalmente los ejemplares de mayores latitudes son más grandes que los de menores latitudes y no al revés como en este caso), y por lo tanto no se considera un buen carácter taxonómico. Por lo tanto, considero que no existe evidencia morfológica suficiente como para afirmar que los grupos de Zanatepec y Tehuantepec pertenecen a especies distintas.

Los caracteres que tendieron a diferenciar al grupo de Zanatepec del de Tehuantepec también parecen diferenciar al primer grupo de los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada. Esto es, los ejemplares de Zanatepec difieren de los ejemplares de los grupos de Oaxaca (al oeste de Tehuantepec) y del sureste de Guerrero en la LHC, LCA, ACA y AOI. También, los números de laminillas subdigitales, escamas infralabiales y escamas alrededor del cuerpo y el grado de contacto entre los semicírculos supraorbitales tendieron a ser mayores en

el grupo de Zanatepec que en los otros tres grupos. Además, el grupo de Zantepec tuvo más escamas dorsales y ventrales que los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada, y en estos caracteres las diferencias fueron lo suficientemente grandes como para considerarlas taxonómicamente significativas.

En el caso de los caracteres morfométricos, excepto por la LHC, las diferencias observadas fueron muy pequeñas como para considerarlas como diferencias de relevancia taxonómica entre los grupos comparados. Las diferencias en tamaño corporal (LHC) fueron relativamente grandes (Cuadro 1). No obstante, como se argumentó previamente, el tamaño corporal difícilmente puede considerarse un buen carácter taxonómico. En el caso de los caracteres merísticos, excepto por los números de escamas dorsales y ventrales, no se encontró algún patrón geográfico evidente. Además, hubo mucha superposición entre los intervalos de variación involucrados. Por lo tanto, de los caracteres que parecen distinguir al grupo de Zanatepec de los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada, únicamente los números de escamas dorsales y ventrales pueden servir para este propósito.

Implicaciones taxonómicas

Los números de escamas dorsales y ventrales fueron similares entre los grupos de Tehuantepec y Zanatepec y marcadamente mayores en estos grupos que en los de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada, los cuales a su vez fueron similares en estos caracteres. Además, a pesar de ser caracteres cuantitativos muy variables,

hubo muy poca superposición entre los intervalos de variación del grupo de Tehuantepec (o el de Zanatepec) y los de cada uno de los otros tres grupos (Figs. 5 y 6). Los ejemplares del grupo de Tehuantepec se encuentran separados de los de Pochutla por aproximadamente 160 kilómetros. Si existiera algún contacto entre ellos (flujo génico) a través de poblaciones geográficamente intermedias, podría esperarse que hubiera variación clinal entre ellas en los números de escamas ventrales y dorsales, más que un cambio abrupto. La ausencia de variación significativa entre los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada y la uniformidad fisonómica del área entre San Pedro Pochutla y el poblado de Tehuantepec sugiere que no existe contacto. En consecuencia, es razonable suponer que las diferencias en los números de escamas dorsales y ventrales se deben a que los ejemplares del grupo de Tehuantepec pertenecen a una especie distinta a la que pertenecen los ejemplares de los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada.

Actualmente se conoce que A. subocularis se distribuye a través de gran parte de la costa del Pacífico, desde Acapulco, Guerrero, hasta la parte occidental de Oaxaca (Fitch et al., 1976, Lieb, 1981). Dada su uniformidad morfológica, los ejemplares de los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada en este trabajo se asignan a esta especie. Por otro lado, los ejemplares del grupo de Tehuantepec se asignan a A. isthmicus (pero ver más adelante).

Como se mencionó anteriormente, el grupo de Zanatepec fue similar al grupo de Tehuantepec en los números de escamas dorsales y ventrales. Asimismo,

tuvo un número de escamas dorsales y ventrales notablemente mayor que los correspondientes a los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada. Por lo tanto, como en el caso del grupo de Tehuantepec, es razonable considerar que los ejemplares del grupo de Zanatepec pertenecen a una especie distinta a la que pertenecen los ejemplares de estos grupos.

El poblado de Zanatepec se encuentra a aproximadamente 70 km del poblado de Tehuantepec, y las dos poblaciones se encuentran en ambientes muy similares. Además, dado que no existen caracteres que separen decisivamente a los ejemplares de dichos grupos, es razonable suponer que pertenecen a una misma especie. Por lo tanto, como resultado de este trabajo se asignan tentativamente los ejemplares del poblado de Zanatepec a A. isthmicus (ver más adelante).

Resurrección de A. bouleangerianus

En la descripción de A. bouleangerianus, Thomiot (1887) señaló varios caracteres que también fueron considerados por Fitch (1978) en su definición de A. isthmicus. En todos estos caracteres A. bouleangerianus es muy similar a A. isthmicus (Cuadro 7). También, como se especificó en la sección de resultados, los tres ejemplares utilizados en la descripción de A. bouleangerianus son similares a los ejemplares examinados del grupo de Tehuantepec, lo cual apoya fuertemente la apreciación de similitud entre A. bouleangerianus y A. isthmicus.

Smith y Taylor (1950b) registraron a A. boulengerianus como sinónima de A. nebulosus. Sin embargo, en su trabajo de tesis doctoral Lieb (1981) especificó que A. nebulosus se distribuye desde el centro de Guerrero hacia el oeste y norte de México, en altitudes de 900 a 2100 m. Asimismo, señaló que los individuos de A. nebulosus tienen extremidades posteriores más cortas que los del grupo A. subocularis (el cual incluye a A. isthmicus). Lieb (1981) encontró que en A. nebulosus el cociente de la longitud de la tibia a la longitud de la cabeza en ejemplares procedentes de diferentes áreas varió de 0.7 a 0.9 (promedio = 0.8). En los ejemplares del grupo de Tehuantepec este cociente fue de 1.3. Por lo tanto, no puede aceptarse que A. boulengerianus (descrita de Tehuantepec) y A. nebulosus (la cual no se encuentra en Oaxaca) sean una misma especie.

De manera similar, Guibé (1954) consideró a A. boulengerianus como sinónimo de A. nebuloides. No obstante, se ha aclarado que A. nebuloides posee una distribución geográfica limitada a la Sierra Madre del Sur en el sur de Oaxaca, en elevaciones de 800 a 1850 m (Fitch, 1978; Lieb, 1981). Además, A. nebuloides posee dorsales agrandadas, mayores que las ventrales y abruptamente diferenciadas de las escamas de los costados. De esta forma, como en el caso anterior, no puede considerarse a A. boulengerianus como sinónima de A. nebuloides.

Cuadro 7. Caracteres especificados por Thomiot (1887) y Fitch (1978) para A. bouleugerianus y A. isthmicus.

Caracteres	Thomiot (1887) <u>A. bouleugerianus</u>	Fitch (1978) <u>A. isthmicus</u>
Escamas ventrales	quilladas	quilladas
Escamas de la cavidad frontal	lisas	lisas
Escamas en la punta del hocico	quilladas	quilladas
Supralabiales	8	Usualmente 7
Tamaño de la papada	termina a nivel de la mitad del abdomen	termina a nivel del codo
extremidades traseras extendidas hacia delante	terminan a nivel de la órbita	rebasan ligeramente la órbita
Dorso del cuerpo	Con bandas transversales	con bandas transversales
Extremidades	con bandas	con bandas

La notable similitud entre los ejemplares descritos como A. bouleugerianus y A. isthmicus, así como el hecho de que ambas series de ejemplares procedan de una misma área, revela que los dos nombres específicos señalados en realidad se refieren a una misma especie. De acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Art. 23) el nombre que debe prevalecer es A. bouleugerianus. Por lo tanto, la especie a la que se asignan los ejemplares de los grupos de Tehuantepec y Zanatepec es A. bouleugerianus.

Sugerencias

La decisión de considerar a los ejemplares del grupo de Zanatepec como A. bouleugerianus se debió a que no se encontró algún carácter o combinación de caracteres que indicara de manera contundente que este grupo pertenece a una

especie distinta a la que pertenecen los ejemplares del grupo de Tehuantepec. Sin embargo, la diferenciación morfológica de los ejemplares de Zanatepec es marcada y es posible que otros caracteres eventualmente demuestren que sí pertenecen a una especie distinta a A. bouleangerianus. Con el fin de establecer más firmemente la identidad específica de estas poblaciones, sería conveniente compararlas utilizando otros tipos de caracteres (v. gr., secuencias de ADN mitocondrial).

Asimismo, aún no es totalmente clara la relación existente entre los ejemplares de la costa del Pacífico en el suroeste y sur de Oaxaca y sureste de Guerrero (asignados aquí a A. subocularis) y los ejemplares de la serie tipo de esta especie procedentes de Tierra Colorada (al norte de Acapulco, Guerrero) y áreas vecinas. Fitch (1978) comparó el holotipo y otros ejemplares de A. subocularis procedentes esta última región con ejemplares recolectados en el suroeste de Oaxaca y sureste de Guerrero y notó que los primeros eran más delgados, de piernas más largas y con escamas más finas, por lo que sugirió que los últimos podrían pertenecer a una especie distinta de A. subocularis. Evidentemente, es necesario examinar ejemplares de la localidad tipo de A. subocularis y realizar una comparación más completa, que incluya ejemplares procedentes de Zanatepec, de otras localidades ubicadas al oeste de este poblado y de Tierra Colorada al norte de Acapulco, Guerrero, así como la utilización de datos moleculares, para esclarecer finalmente la composición específica del grupo A. subocularis.

CONCLUSIONES

Las diferencias detectadas entre los ejemplares del grupo de Zanatepec y los del grupo de Tehuantepec no son lo suficientemente grandes como para considerarlas taxonómicamente significativas. Por lo tanto, se considera que los ejemplares de ambos grupos pertenecen a una misma especie.

No se encontró algún carácter que permitiera distinguir entre los ejemplares de los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada. Por esta razón y en virtud de que los últimos dos grupos se encuentran dentro del área de distribución de A. subocularis, en este estudio los tres grupos se asignan a esta especie.

Los grupos de Zanatepec y Tehuantepec tuvieron números marcadamente mayores de escamas dorsales y ventrales que los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada. Se asume que esta diferencia es taxonómicamente significativa y por lo tanto que los primeros dos grupos pertenecen a una especie distinta a la que pertenecen los últimos tres grupos.

Los ejemplares del grupo de Tehuantepec, de los cuales diez fueron previamente asignados por Fitch (1978) a A. isthmicus, y los tres especímenes utilizados Thomillot (1887) para describir a A. bouleangerianus pertenecen a una misma especie. En consecuencia, bajo el principio de prioridad del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, el nombre válido para la especie debe ser A. bouleangerianus, por haberse propuesto con anterioridad. De esta forma, la especie a la que pertenecen los ejemplares de los grupos de Zanatepec y Tehuantepec es A. bouleangerianus.

Es posible que las diferencias morfológicas detectadas entre los grupos de Zanatepec y Tehuantepec sean indicativas de una diferenciación que sí sea taxonómicamente significativa, y que en un tiempo posterior se demuestre (con algún otro tipo de datos) que cada uno de estos grupos pertenece a una especie distinta.

Aún es necesario comparar los ejemplares de los grupos de Pochutla, Río Grande y Tierra Colorada (del suroeste de Guerrero) con ejemplares típicos de A. subocularis (de Tierra Colorada al norte de Acapulco Guerrero) para aclarar la relación taxonómica existente entre los mismos.

Se sugiere realizar una nueva comparación utilizando datos moleculares (secuencias de ADN mitocondrial) y en donde se consideren tanto a los grupos examinados en este estudio como a ejemplares que se recolecten en o cerca de Tierra Colorada (al norte de Acapulco, Guerrero). Esta comparación permitirá aclarar los dos puntos anteriores y esclarecer más firmemente la composición específica del grupo A. subocularis

LITERATURA CITADA

- Avery, R. A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. Pp. 93-166, *en* Gans, C. y Pough, F. H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Academic Press, New York.
- Campbell, J. A., D. M. Hillis y W. W. Lamar. 1989. A new lizard of the genus Norops (Sauria: Iguanidae) from the cloud forest of Hidalgo, México. *Herpetologica* 45:232-242.
- Carpenter, C. C. 1986. An inventory of the display-action-patterns in lizards. *Smithsonian Herpt. Inf. Serv.* 68:1-18.
- Cannatella, D. C. y K. de Queiroz. 1989. Phylogenetic systematics of the anoles: Is a new taxonomy warranted? *Syst. Zool.* 38:57-69.
- Davis, W. B. 1954. Three new anoles from Mexico. *Herpetologica* 10:1-6.
- Duellman, W. E. 1962. Directions for preserving amphibians and reptiles. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 30:37-40.
- Etheridge, R. E. 1959. The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): An interpretation based on skeletal morphology. Ph. D. Dissertation. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles of lizard and snakes. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.* 52:1-124.
- Fitch, S. H. 1976. Sexual size differences in the mainland anoles. *Occ. Papers Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas.* 50:1-21.

- Fitch, S. H. 1978. Two new anoles (Reptilia: Iguanidae) from Oaxaca with comments on other Mexican species. *Milwaukee Pub. Mus. Contrib. Biol. Geol.* 20:1-15.
- Fitch, H. S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occ. Papers Mus. Nat. Hist.*, 96:1-53.
- Fitch, H. S. y D. M. Hillis. 1984. The Anolis dewlap: interspecific variability and morphological associations with habitat. *Copia* 1984:315-323.
- Fitch, H. S., A. F. Echelle y A. A. Echelle. 1976. Field observations on rare or little known mainland anoles. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 51:91-128.
- Flores-Villela, O. 1993. *Herpetofauna mexicana*. Carnegie Mus. Nat. Hist. Special Publ. 17:1-73.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. 2^{da} ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Gorman, G. C. 1968. The relationships of Anolis of the roquet species group (Sauria: Iguanidae). III. Comparative study of display behavior. *Breviora*, Mus. Comp. Zool. 284:1-31.
- Gorman, G. C., D. G. Buth y J. S. Wyles. 1980. Anolis lizards of the eastern Caribbean: A case study in evolution. III. A cladistic analysis of albumin immunological data, and the definition of species groups. *Syst. Zool.* 29: 143-158.
- Guibé, J. 1954. *Catalogue des types de lizards du Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris. 119 pp.

- Guyer, C. y J. M. Savage. 1986. Cladistic relationship among anoles (Sauria: Iguanidae). *Syst. Zool.* 35:509–531.
- Guyer, C. y J. M. Savage. 1992. Anole systematics revisited. *Syst. Biol.* 41(1): 89-110.
- Hedges, S. B. y R. Thomas. 1989. A new species of Anolis (Sauria: Iguanidae) from the Sierra de Neiba, Hispaniola. *Herpetologica* 45(3):330–336.
- Henderson, R. W. y H. S. Fitch. 1975. A comparative study of the structural and climatic habitats of Anolis sericeus (Reptilia: Iguanidae) and its syntopic congeners at four localities in southern Mexico. *Herpetologica* 39:459–471.
- Jackman, T. R., A. Larson, K. de Queiroz y B. J. Losos. 1999. Phylogenetic relationships and tempo of early diversification in Anolis lizards. *Syst. Zool.* 48(2):254–285.
- Lieb, C. S. 1981. Biochemical and karyological systematics of the Mexican lizards of the Anolis gadovi and A. nebulosus species groups (Reptilia: Iguanidae). Ph. D. Dissertation, University of California, Los Angeles.
- Lieb, C. S. 1995. Preliminary key to the anole lizards of México. Pp. 146-157, en O. Flores-Villela, F. Mendoza-Quijano y G. González-Porter (comps.). *Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México*, UNAM. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Lyman, O. R. 1993. *An introduction to statistical methods and data analysis*. Duxbury Press, California.

- McCranie, J. R., G. A. Cruz y P. A. Holm. 1993a. A new species of cloud forest lizard of the Norops schiedei group (Sauria: Polychrotidae) from northern Honduras. *J. Herpetol.* 27:386–392.
- McCranie, J. R., L. D. Wilson y K. L. Williams. 1993b. Another new species of lizard of the Norops schiedei group (Sauria: Polychrotidae) from northern Honduras. *J. Herpetol.* 27:393–399.
- McCranie, J. R., L. D. Wilson y K. L. Williams. 1993c. A new species of anole of the Norops crassulus group (Sauria: Polychrotidae) from northwestern Honduras. *Caribbean Jour. Sci.* 28:208–215.
- Nieto-Montes de Oca, A. 1994. A taxonomic review of the Anolis schiedii group (Sauria: Polychrotidae). Ph. D. Dissertation, University of Kansas, Lawrence.
- Nieto-Montes de Oca, A. 1996. A new Species of Anolis (Squamata: Polychrotidae) from Chiapas, México. *J. Herpetol.* 30:19–27.
- Nieto-Montes de Oca, A. 2001. The systematics of Anolis hobartsmithi (Squamata: Polychrotidae), another species of the Anolis shiedii group from Chiapas, Mexico. Pp. 43-51, en Jonson, J. D. y Webb R. G (Eds.), *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. Centennial Museum, Especial Publ. No. 1, University of Texas at El Paso, El Paso Texas.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola Anolis nebulosus de la región de Chamela, Jalisco. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Ramírez-Bautista, A. 1995. Reproduction in the lizard Anolis nebulosus (Polychrotidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 423-431.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México
- Savage, J. M. y J. J. Talbot. 1978. The giant anoline lizards of Costa Rica and Western Panama. *Copeia* 1978:480-492.
- Savage, J. M. y C. Guyer. 1989. Infrageneric classification and species composition of the anole genera, Anolis, Ctenonotus, Dactyloa, Norops y Semiurus (Sauria: Iguanidae). *Amphibia-Reptilia* 10:105-116.
- Shochat, D. y H. C. Dessauer. 1977. Report on an immunological study of Anolis albumins. Pp. 184-191, en E. E. Williams (ed.), *The third Anolis newsletter*. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., Cambridge, Massachusetts.
- Shochat, D. y H. C. Dessauer. 1981. Comparative study of albumins of Anolis lizards of the Caribbean islands. *Comp. Biochem. Physiol.* 68A: 67-73.
- Smith, H. M. 1946. *Handbook of lizards: Lizards of the United States and Canada*. Ithaca, Comstock.
- Smith, H. M. 1964. A new Anolis from Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 20: 31-33.
- Smith, H. M. y D. R. Paulson 1968. A new lizard of the schiedi group of Anolis from México. *Southwest. Nat.* 13:365-368.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950a. An annotated checklist and key to the reptiles of México exclusive of the snakes. *U. S. Natl. Mus. Bull.* 199:1-253.
- Smith, M. H. y E. H. Taylor. 1950b. Type localities of mexican reptiles and amphibians. *Kansas Univ. Sci. Bull.* 38(8):313-380.

APENDICE

Ejemplares examinados

Acrónimos de museo: MNHN = Museo Nacional de Historia Natural (de París), UK = University of Kansas y MZFC = Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Las abreviaturas siguientes hacen referencia a los nombres de las personas que participaron en la recolecta de los ejemplares adquiridos durante los viajes a campo realizados a lo largo este estudio. Estos ejemplares se depositaron en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM. EPR = Edmundo Pérez Ramos, MFO = Manuel Feria Ortiz, AZR = Alejandro Zaldivar Riverón y WSB = Walter Schmidt Ballard.

(1) Ejemplares procedentes de las cercanías del poblado de Zanatepec, Oaxaca y recolectados por B. Henderson y H. Fitch los días 10 y 22 de febrero de 1972: dos hembras (UK 193127 y 193132) y ocho machos (UK 193133, 193137, 193138, 193140, 193141, 193143, 193145 y 193146). Se recolectaron en el Rancho Las Vigas, a aproximadamente 8 km al este de Zanatepec a una elevación de entre 270 y 340 m y a 16° 28' de latitud N y 94° 22' de longitud O.

(2) Ejemplares procedentes de los alrededores del poblado Zanatepec, Oaxaca y recolectados por el autor de este estudio y otros colegas: a) especímenes recolectados los días 30 y 31 de marzo: cuatro hembras (AZR088, MFO162, WSB916-17) y un macho (WSB915). El sitio de recolecta se encuentra a aproximadamente 8 km al este de Zanatepec, cerca del Rancho Las Vigas a una

- Smith, H. M. y R. B. Smith. 1993. *Synopsis of the herpetofauna of México*. Vol. VII. University Press of Colorado, Niwot.
- Thominot, A. 1887. Description des trois especes nouvelles d'Anolis et d'un amphisbaenien. Paris 7(11):182-190.
- Williams, E. E. 1976. West Indian anoles: A taxonomic and evolutionary summary. I. Introduction and a species list. *Breviora* 440:1-21.
- Williams, E. E. 1989. A critique of Guyer and Savage (1986): Cladistic relationships among anoles (Sauria : Iguanidae): Are the data available to reclassify of anoles? Pp. 443-447, en A. C. Woods (ed.), *Biogeography of the West Indies: Past, present, and future*. Sandhill Crane, Gainesville, Florida .
- Wyles, J. S. y G. C. Gorman. 1980. The clasification of Anolis: conflict between genetic and osteological interpretations as exemplified by Anolis cybotes. *J. herpetol.* 14: 149-153.

elevación de aproximadamente 180 m, y a $16^{\circ} 28' 53''$ de latitud N y $94^{\circ} 14' 04''$ de longitud O, b) especímenes recolectados el 2 de abril de 1997: cinco hembras (EPR695, EPR702, MFO163 y WSB918-19) y cinco machos (WSB920-21, AZR084 y AZR092-93). El sitio de recolecta se encuentra a aproximadamente 5 km al norte de Zanatepec, a una elevación de alrededor de 400 m, y a $16^{\circ} 33' 18''$ de latitud N y $94^{\circ} 17' 16''$ de longitud O.

(3) Ejemplares procedentes de las cercanías del poblado de Tehuantepec, Oaxaca y recolectados por Fitch a principios de 1977 (Fitch, 1978): diez machos (UK 176035-38, 193161, 193167, 193169, 193171, 193177 y 193179). Los ejemplares 176036-38 son paratopitpos. El poblado de Tehuantepec se encuentra ubicado a una elevación de alrededor de 35 m y a $16^{\circ} 20'$ de latitud N y $95^{\circ} 14'$ longitud O.

(4) Ejemplares procedentes de los alrededores del poblado de Nizanda, Oaxaca y recolectados los días 18 y 19 de noviembre de 1997 por el autor de este estudio: cuatro hembras (MFO188, MFO191, MFO195 y MFO198) y nueve machos (MFO189-90, MFO192-194, MFO196-97, MFO199-200). El poblado de Nizanda se encuentra ubicado entre los poblados de Chivela e Ixtepect a una elevación de 150 m y a $16^{\circ} 42'$ de latitud N y $95^{\circ} 02'$ de longitud O.

(5) Ejemplares procedentes de las cercanías de San Pedro Pochutla, Oaxaca y recolectados el 6 de julio de 1997 por personal del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM: nueve hembras (MZFC: 10033-41) y dos machos (MZFC: 10042-43). El sitio de recolecta se encuentra a aproximadamente 2 km

al norte de puerto Angel a una elevación de alrededor de 60 m y a $15^{\circ} 42' 35''$ de latitud N y $96^{\circ} 31' 34''$ de longitud O.

(6) Ejemplares procedentes de las cercanías de San Pedro Pochutla, Oaxaca y recolectados el 28 de febrero de 1998 por el autor de este estudio: cinco hembras (MFO224-26 y MFO228-29) y cinco machos (MFO220, MFO222-23, MFO227, y MFO230). Los datos de localidad son los mismos que en el caso anterior.

(7) Ejemplares procedentes de Río Grande, Oaxaca y recolectados el 3 de marzo de 1998 por el autor de este estudio: cinco hembras (MFO231, MFO234, MFP237, MFO246 y MFO248) y 13 machos (MFO232-33, MFO235-36, MFO238-45 y MFO247). El sitio de captura se encuentra a una elevación de aproximadamente 16 m y a $16^{\circ} 26' 85''$ de latitud N y $98^{\circ} 38' 67''$ de longitud O.

(8) Ejemplares procedentes del poblado de Tierra Colorada, al sureste de Guerrero y recolectados los días 4 y 5 de marzo de 1998 por el autor de este estudio: trece machos (MFO249-54, MFO256-61, MFO263) y dos hembras (MFO255, MFO262). Tierra colorada se encuentra ubicada al nivel del mar, a $16^{\circ} 00' 94''$ de latitud N y $97^{\circ} 27' 13''$ longitud O.

(9) Ejemplares procedentes de Tehuantepec, Oaxaca y previamente examinados por Thominot en 1887: tres machos (MNHN1671-72 y MNHN 6554). Los datos de localidad son similares a los que se especifican en el inciso (3).