

3 00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ORIGEN Y DIVERSIDAD CLONAL EN LAS ESPECIES DE LAGARTIJAS PARTENOGENÉTICAS DEL COMPLEJO *Cnemidophorus cozumela* (REPTILIA: TEIIDAE)

T E S I S

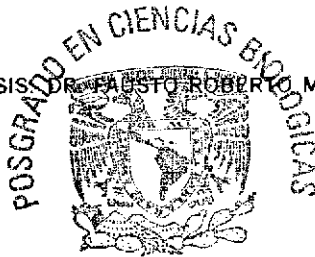
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A :

NORMA LETICIA MANRIQUEZ MORAN

DIRECTOR DE TESIS DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ



MEXICO, D. F.

NOVIEMBRE, 2002

COORDINACIÓN

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
COORDINACIÓN

Al Director General de Bibliotecas  
UNAM a difundir en formato electrónico e imp  
contenido de mi trabajo recepción  
NOMBRE: Norma L. Manríquez

FECHA: 15/ mayo / 02

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 1 de julio de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) Norma Leticia Manríquez Morán, con número de cuenta 88406770 y número de expediente 3961333, con la tesis titulada: "Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo Cnemidophorus cozumela (Reptilia: Teiidae).", bajo la dirección del (la) Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz.

Presidente:	Dra. Tila María Pérez Ortiz
Vocal:	Dr. Luis Medrano González
Vocal:	Dra. Virginia León Regagnon
Vocal:	Dra. Elia Vázquez Domínguez
Secretario:	Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz
Suplente:	Dr. Adrián Nieto Montes de Oca
Suplente:	Dra. Irene Goyenechea Mayer

Sin otro particular, quedo de usted

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 1 de octubre de 2002

Dra. Tila María Pérez Ortiz  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

*Agradezco:*

Al CONACYT y la DGEP (UNAM) por el apoyo otorgado a través de las Becas para Estudios de Posgrado.

Al CONACYT por la beca para realizar la estancia de investigación en el Royal Ontario Museum.

A PAEP (proyectos 101315 y 201317) por el apoyo para la adquisición de materiales

A la DGEP por el apoyo para asistir a congresos y realizar trabajo de campo.

A la Theodore Roosevelt Memorial Fund del American Museum of Natural History por el apoyo (1999 - 2000) para realizar trabajo de campo

Por su ayuda durante estos cuatro años, a los miembros de mi  
comité tutorial:

Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz

Dra Tila María Pérez Ortiz

Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

A mis padres:

Albertina Morán y Raúl Manríquez porque este trabajo simplemente no hubiera sido posible sin su ayuda. Por su apoyo y cariño durante todos estos años, muchas gracias.

A mis hermanos:

Lucía y Raúl, porque con este trabajo se cierra un ciclo en el ustedes siempre han estado conmigo. Gracias por soportarme, por su comprensión y su cariño

A mi sobrino:

Eduardo Andrés, porque eres un niño que contagia alegría a todo el mundo.

A Jorge Eduardo

Porque con tu alegría transformaste mi vida y estimulaste la  
conclusión de este trabajo

Gracias por tu cariño, tu comprensión y por darme el motivo para ser  
mejor cada día.

## Agradecimientos

Al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz por su apoyo y confianza a lo largo de los nueve años que llevamos trabajando juntos.

A la Dra. Tila María Pérez Ortiz por todas sus sugerencias y comentarios para mejorar este trabajo durante los cuatro años que participó miembro de mi comité tutorial.

Al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca por sus sugerencias, críticas y apoyo, siempre que el proyecto y yo lo necesitamos. Esta tesis tiene mucho de usted, gracias.

A los miembros del jurado, Dr. Luis Medrano González, Dra. Virginia León Regagnon, Dra. Ella Vázquez Domínguez, Dra. Irene Goyenechea Mayer porque sus comentarios y sugerencias contribuyeron de manera notable al mejoramiento del trabajo escrito.

Al Dr. Luis Medrano por su ayuda durante la primera fase del análisis de los datos moleculares.

A la M. en C. Ángeles Aguilar por recibirme en su laboratorio y hacerme parte de él. Gracias por su apoyo, ayuda y por todas las enseñanzas acerca de la Citogenética.

Al Dr. Robert W. Murphy por aceptarme en su laboratorio, ofrecerme su casa y enseñarme mil cosas. Gracias porque Toronto fue una gran experiencia para mi.

A Amy Lathrop por el entusiasmo y la paciencia con que me enseñaste todas las técnicas de Biología Molecular.

A los laboratorios de Herpetología del Instituto de Biología de la UNAM, de Genética de La Universidad Autónoma Metropolitana (Iztapalapa) y de Sistemática Molecular del Royal Ontario Museum, por el apoyo para llevar a cabo este trabajo.



Al Dr. Fernando Lobo por sus disponibilidad para revisar el trabajo y por todas sus sugerencias.

A la maestra Carmen Loyola por la invaluable ayuda en el procesamiento *fotográfico de los cromosomas*.

Al Dr. Victor Hugo Reynoso por su ayuda con los análisis de Sistemática. Gracias por dedicarme un poco de tu tiempo.

A todas las personas que con su ayuda hicieron posible la colecta de ejemplares para llevar a cabo el trabajo: Alejandro Zaldivar, Roberto Hernández, Víctor García, Elsa Falfán, Francisco Trujillo, Rubí Meza y especialmente a Fabián Rivera, René Calderón y Humberto Bahena, que me ayudaron en múltiples ocasiones.

A Humberto y Ana y Elsa y Víctor por ofrecerme su casa, durante mis estancias en la Península de Yucatán.

Al Dr. Alberto de Jesús Navarrete por darme la oportunidad de viajar con su grupo de trabajo a Banco Chinchorro.

A Jinliang Zhao por todos los momentos compartidos, por enseñarme que existen muchas formas de ver la vida y por tu ayuda para concluir el trabajo de secuenciación.

A Andre Ngo y Johan Lindell por su ayuda durante mi estancia en el ROM.

A mis compañeros de laboratorio, porque todos ustedes son parte de este trabajo: Laura Aragón, José Trujillo, Ricardo Reyes, Jaime Zaldivar, Rubí Meza, Belem Méndez, Martha Calderón, Norberto Martínez, Judith González, Alejandro Zaldivar (Herpetología), Geraldine Flores y Brenda Romero (Genética).

A Felipe Rodríguez por tu ayuda durante todos los años que hemos estado juntos. Gracias por todo lo que me enseñaste de computación.

A Flora García y Jaime Zaldivar por su amistad y apoyo siempre que los necesito.

A Xochitl Ayala por tu amistad, apoyo y el estímulo que me diste todos estos años para realizar y concluir este trabajo.

A Alejandro Zaldivar por tu amistad y todo lo que me enseñaste sobre Sistemática.

A mis amigos de siempre, Gabino de la Rosa, Adriana García, Víctor Mejía y Ma. Carmen Durán.

A los herpetólogos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, Hugo Rivas, Alberto Mendoza, Roberto Luna y Luis Canseco, por todos los momentos compartidos.

Al M. en C. Fernando Mendoza por la literatura proporcionada.

A Lilia Espinoza por su ayuda durante todo este tiempo, pero sobre todo durante mi estancia de investigación.

## ÍNDICE GENERAL

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	5
1 Origen de la partenogénesis en reptiles	5
1.1 Grupo <i>Cnemidophorus tessellatus</i>	6
1.1.1 Complejo <i>Cnemidophorus tessellatus</i>	6
1.1.2 <i>Cnemidophorus neomexicanus</i>	8
1.2 Grupo <i>Cnemidophorus cozumela</i>	8
1.3 Grupo <i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	10
1.3.1. Complejo <i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	10
1.3.2 <i>Cnemidophorus nativo</i>	11
1.4 Grupo <i>Cnemidophorus sexlineatus</i>	12
1.4.1 Complejo <i>Cnemidophorus laredoensis</i>	12
1.4.2. <i>Cnemidophorus exsanguis</i> , <i>C. innotatus</i> y complejo <i>C. velox</i>	12
1.4.3 Complejos <i>Cnemidophorus flagellicaudus</i> y <i>C. sonorae</i>	13
1.4.4. Complejo <i>Cnemidophorus uniparens</i>	13
1.4.5 Complejo <i>Cnemidophorus opatae</i>	14
2. Utilización de marcadores moleculares	15
3. Diversidad clonal en especies partenogénicas	17
4. Las formas partenogénicas como especies	21
Objetivos	25
Descripción del área de estudio	26
1 Topografía e hidrología	26
2. Clima	27
3 Precipitación	27
4. Vegetación	27
4.1 Selva tropical húmeda	28
1.2. Selva tropical perennifolia	28
1.3. Selva tropical decidua	28
1.4 Selva espinosa	29
1.5 Manglar	29

1.6 Dunas costeras	29
Métodos	30
1 Análisis cariológico	31
1.1. Obtención de cromosomas	32
1.2. Obtención de los cariotipos	32
1.3. Bando cromosómico	32
2. Análisis de las secuencias de DNA mitocondrial	32
2.1. Extracción y amplificación del DNA	32
2.2. Secuenciación	34
2.3. Alineación de las secuencias	34
2.4. Distancia genética	34
2.5. Análisis filogenético	36
2.5.1. Máxima parsimonia	37
2.5.2. Máxima verosimilitud	37
Resultados	38
1 Cariología	38
1.1. Especies parentales	38
1.1.1 <i>Cnemidophorus angusticeps</i>	38
1.1.2 <i>Cnemidophorus deppei</i>	39
1.2. Especies partenogénicas	39
1.2.1. <i>Cnemidophorus maslini</i>	39
1.2.2. <i>Cnemidophorus cozumela</i>	41
1.2.3 <i>Cnemidophorus rodecki</i>	42
1.3. Bando cromosómico	42
2. Secuencias de DNA mitocondrial	44
2.1. Distancias genéticas entre las distintas poblaciones	44
2.2. Análisis filogenético	49
2.2.1. Máxima parsinonia	50
2.2.2. Máxima verosimilitud	52
2.2.3. Relaciones filogenéticas	54
3. Clones identificados dentro del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i>	55
Discusión	57
1 Origen de la partenogénesis en los lacertilios del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i>	57

2	Diversidad genética y relaciones filogenéticas entre los lacertilios del complejo <i>C. cozumela</i> y sus especies parentales	64
2.1	Variabilidad genética	61
2.1.1	Dentro de la especie materna de los lacertilios del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i>	64
2.1.2	Divergencia entre las especies unisexuales y sus especies parentales	65
2.2	Análisis filogenético	69
2.2.1	Relaciones filogenéticas entre las especies unisexuales y su especie materna	70
2.2.2	Relaciones filogenéticas intraspecificas y estructura geográfica	74
2.2.3	Relación entre <i>Cnemidophorus maslini</i> y <i>C. cozumela</i>	75
	Conclusiones	78
	Anexo 1	79
	Anexo 2	81
	Anexo 3	85
	Anexo 4	90
	Literatura citada	97

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1 Localidades de estudio y tamaño de muestra de los lacertilios del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i> y sus especies parentales	31
Cuadro 2 Número de ejemplares por localidad, utilizados en el análisis molecular	33
Cuadro 3 Primers utilizados para amplificar y secuenciar los segmentos de los genes ND <sub>4</sub> y citocromo b, en el presente estudio	35
Cuadro 4 Distancias genéticas entre las poblaciones de las especies del complejo <i>C. cozumela</i> y sus especies parentales	45
Cuadro 5 Distancias genéticas entre las poblaciones de las lagartijas unisexuales del complejo <i>C. cozumela</i> y con sus especies parentales	47
Cuadro 6 Diversidad en el DNA mitocondrial de varias especies partenogenéticas (P) de los géneros <i>Cnemidophorus</i> y <i>Heteronotia</i> y sus ancestros maternos (M)	49
Cuadro 7 Clones identificados dentro de las especies del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i>	55

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localidades de estudio de los lacertilios del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i> y sus especies parentales	30
Figura 2. Cariotipo diploide de <i>Cnemidophorus angusticeps</i>	38
Figura 3. Cariotipo diploide de <i>Cnemidophorus deppoi</i>	39
Figura 4. Cariotipo diploide de <i>Cnemidophorus maslini</i>	40
Figura 5. Cariotipo diploide de la población de Cayo Norte, de <i>C. maslini</i>	41
Figura 6. Cariotipo diploide de <i>Cnemidophorus cozumela</i>	41
Figura 7. Cariotipo diploide de <i>Cnemidophorus rodecki</i>	42
Figura 8. Cariotipo de <i>Cnemidophorus maslini</i> y sus especies parentales, mostrando el patrón de bandas G	43
Figura 9. A. Cariotipo híbrido entre <i>C. angusticeps</i> y <i>C. deppoi</i> ( <i>C. maslini</i> ) B. Cromosomas que sufrieron fisiones para dar lugar a C. Cariotipo diploide de <i>C. cozumela</i>	43
Figura 10. A. Complemento haploide del cariotipo de <i>Cnemidophorus angusticeps</i> B. Cariotipo diploide de <i>Cnemidophorus rodecki</i>	44
Figura 11. Distribución geográfica de los haplotipos de las distintas especies del complejo <i>C. cozumela</i> y sus especies parentales	46
Figura 12. Fenograma que muestra las distancias genéticas presentes entre las especies del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i> y sus especies parentales	48
Figura 13. Árbol de consenso estricto que muestra las relaciones filogenéticas entre las poblaciones (haplotipos) de <i>C. angusticeps</i> y las especies del complejo <i>C. cozumela</i>	51
Figura 14. Árbol obtenido con el método de pesaje sucesivo que muestra las relaciones filogenéticas entre las poblaciones (haplotipos) de <i>C. angusticeps</i> y las especies del complejo <i>C. cozumela</i>	52
Figura 15. Árbol obtenido por el método de máxima verosimilitud (GTR + G), que muestra las relaciones filogenéticas entre las poblaciones de <i>C. angusticeps</i> y las especies del complejo <i>C. cozumela</i>	53
Figura 16. Distribución de los clones de las especies del complejo <i>Cnemidophorus cozumela</i>	56
Figura 17. <i>Cnemidophorus angusticeps</i> (Bacalar, Quintana Roo)	90
Figura 18. Distribución de <i>Cnemidophorus angusticeps</i> en la Península de Yucatán	90

Figura 19	<i>Cnemidophorus deppei</i> (Playa Miramar, Tabasco)	91
Figura 20	Distribución de <i>Cnemidophorus deppei</i> en la Península de Yucatán	91
Figura 21	<i>Cnemidophorus maslini</i> (Calakmul, Campeche)	93
Figura 22	Distribución de <i>Cnemidophorus maslini</i> en la Península de Yucatán	93
Figura 23	<i>Cnemidophorus cozumela</i> (Cozumel, Quintana Roo)	96
Figura 24	Distribución de <i>Cnemidophorus cozumela</i> en la Península de Yucatán	96
Figura 25	<i>Cnemidophorus rodecki</i> (Isla Contoy, Quintana Roo)	96
Figura 26	Distribución de <i>Cnemidophorus rodecki</i> en la Península de Yucatán	96



## RESUMEN

Con el fin de realizar una propuesta sobre el origen y la evolución de las especies partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela*, se llevó a cabo el análisis de los cariotipos y las secuencias de los genes mitocondriales ND<sub>4</sub> y citocromo b, de los individuos de nueve poblaciones de las especies unisexuales y cinco de sus especies parentales (*C. angusticeps* y *C. deppei*). El análisis cariológico comprobó el origen híbrido de *C. maslini*, que presenta el cariotipo híbrido exacto ( $2n = 47$ ) de las especies gonocóricas (con ambos sexos) y *C. rodecki*, que presenta una modificación del mismo ( $2n = 50$ ). *C. cozumela* posee un cariotipo de 50 cromosomas derivado del cariotipo de *C. maslini*. Las distancias genéticas estimadas revelaron la existencia de bajos niveles de divergencia entre las especies partenogenéticas y *C. angusticeps*, confirmando que ésta es la especie materna de las formas uniparentales. El análisis filogenético bajo los métodos de máxima parsimonia y máxima verosimilitud sugiere que dos eventos de hibridación independientes entre *C. angusticeps* y *C. deppei*, dieron origen a las especies unisexuales. Una hibridación dio origen a *C. rodecki* y la otra a *C. maslini*, de quien más tarde se originó *C. cozumela*. Y aunque esta última presenta el haplotipo característico de *C. maslini* de Puerto Morelos, es considerada una especie distinta con base en diferencias morfológicas, cariológicas y el aislamiento geográfico.

## ABSTRACT

In order to investigate questions about the origin and evolution of parthenogenesis in the *Cnemidophorus cozumela* complex, were analyzed the karyotypes and partial sequences from two mitochondrial genes (cytochrome *b* and ND<sub>4</sub>) of individuals from nine populations of the unisexual species and five of their parental species (*C. angusticeps* and *C. deppei*). The chromosomal analysis suggested the hybrid origin of *C. maslini*, which presents the exact hybrid karyotype ( $2n = 47$ ) of the two gonochoristic species and *C. rodecki*, that shows a modification of the hybrid cytotype ( $2n = 50$ ). *C. cozumela* posses a karyotype of 50 chromosomes that is derived of the *C. maslini* karyotype. Genetic distances showed low levels of divergence among parthenogenetic species and *C. angusticeps*, confirming that it is the maternal species of the parthenoforms. The phylogenetic analyses using the methods of maximum parsimony and maximum likelihood suggested that two independent hybridization events between *C. angusticeps* and *C. deppei* formed the unisexual species. One hybridization resulted in *C. rodecki* and the other one in the *C. maslini* + *C. cozumela* group. Although *C. cozumela* has the haplotype characteristic of *C. maslini* from Puerto Morelos, it is considered to be a species based on karyological and morphological characteristics and geographical isolation.

## INTRODUCCIÓN

Los vertebrados unisexuales son especies de origen generalmente híbrido, constituidas exclusivamente por hembras que se reproducen sin fecundación (Dawley, 1989). Durante la segunda mitad del siglo pasado fueron descritas aproximadamente 80 especies unisexuales que se reproducen por alguno de los tres mecanismos de reproducción clonal: Partenogénesis, ginogénesis e hibridogénesis (Vrijenhoek *et al.*, 1989).

Las diferencias entre los distintos tipos de reproducción clonal se basan principalmente, en dos aspectos: 1) la existencia de gametos de ploidia reducida o no reducida y 2) el requerimiento o no del esperma para desarrollarse. En la partenogénesis, los gametos se producen sin recombinación genética, sin reducción en la ploidia y se desarrollan en ausencia de esperma en descendientes idénticos (clones) a la madre. La ginogénesis es un proceso similar a la partenogénesis, pero en el que se requiere del esperma para iniciar la embriogénesis. La hibridogénesis es considerada como un tipo de reproducción hemiclinal, ya que en este proceso el genoma de una de las especies parentales es transmitido sin recombinación al cigoto mientras que el de la otra es eliminado. Y dado que el óvulo presenta una condición haploide, se requiere de la fecundación del esperma que contiene el genoma eliminado para reconstituir la condición híbrida diploide (Dawley, 1989).

La partenogénesis es un proceso común en diversos grupos de invertebrados (gasterópodos, crustáceos, insectos, arácnidos, miriápodos, ácaros y rotíferos), pero raro entre los vertebrados (Cuellar, 1994). En estos últimos, la partenogénesis obligada (telitoquia) es un tipo de reproducción exclusiva de algunos reptiles del orden Squamata (Darevsky *et al.*, 1985).

Actualmente se conocen 38 especies uniparentales de lagartijas (Vrijenhoek *et al.*, 1989), las cuales pertenecen a 15 géneros de las familias

Gekkonidae, Agamidae, Chamaleonidae, Xantusiidae, Uromasticydae, Gymnophthalmidae, Lacertidae y Teiidae. Dentro de la familia Teiidae, destaca el género *Cnemidophorus* (anexo 1), ya que más de la tercera parte de sus especies, son partenogenéticas (Wright, 1993)

En México existen nueve especies de lacertilios uniparentales pertenecientes a *Cnemidophorus*. Seis de estas especies (*C. exsanguis*, *C. neomexicanus*, *C. opatae*, *C. sonorae*, *C. tessellatus* y *C. uniparens*) se distribuyen en el norte y tres (*C. cozumela*, *C. maslini* y *C. rodecki*) en el sudeste del país (Maslin y Secoy, 1986; Wright, 1993). Las tres especies del sur, son endémicas de la Península de Yucatán y en conjunto son conocidas como complejo *C. cozumela*. Actualmente es aceptado, que estos tres taxones se originaron a partir de la hibridación entre las especies gonocóricas de *Cnemidophorus* que habitan en la Península de Yucatán (*C. angusticeps* y *C. deppoi*) y que *C. angusticeps* participó como la especie materna en dos eventos de independientes de hibridación (McCoy y Maslin, 1962; Moritz *et al.*, 1992a; Hernández Gallegos *et al.*, 1998; Manríquez Morán *et al.*, 2000)

En años recientes, se realizaron diversos estudios relacionados con la distribución (Lee, 1996), el origen (Fritts, 1969 y Jenkins, 1994), la evolución (Moritz *et al.*, 1992a, Hernández Gallegos *et al.*, 1998) y la taxonomía (Fritts, 1969 y Taylor y Cooley, 1995a, b) de las especies partenogenéticas de la Península de Yucatán, sin embargo, muchos de estos aspectos siguen siendo controversiales. Por esta razón, en el presente estudio se pretende establecer el mecanismo de origen de la partenogénesis en las especies del complejo *C. cozumela* a partir de su análisis cariológico y hacer una propuesta sobre su evolución con base en el análisis del DNA mitocondrial (mtDNA, por convención internacional).

## ANTECEDENTES

### I. ORIGEN DE LA PARTENOGENÉISIS EN REPTILES

Desde que la partenogénesis fue descubierta en lacertilios (Darevsky, 1958), han surgido dos teorías que tratan de explicar el origen de este tipo de reproducción en reptiles.

La teoría del *origen por hibridación* sostiene que los vertebrados partenogenéticos se originan inicialmente como híbridos producidos entre dos especies gonocóricas estrechamente relacionadas (Lowe y Wright, 1966; Cole, 1975 y Moritz *et al.*, 1989a y b). Posteriormente, la forma partenogenética diploide puede hibridar con un macho de una o ambas especies parentales y producir una especie partenogenética alotriploide (ver Cuellar, 1977a)

Existe evidencia del origen de la partenogénesis vía hibridación en las especies uniparentales de lagartijas caucásicas del género *Darevskya* (antes *Lacerta*). Este grupo de lagartijas está compuesto de 22 especies diploides (Murphy *et al.*, 2000), siete de las cuales son partenogenéticas (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekovi*, *D. unisexualis*, *D. uzelli*, *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis*). Los estudios morfológicos, cariológicos, aloenzimáticos y de mtDNA han demostrado que las especies unisexuales se originaron a partir de distintas combinaciones (entrecruzamientos) de las especies gonocóricas (Darevsky, 1992; Murphy *et al.*, 2000) de los grupos *caucasica* y *rudis*. Además, los estudios moleculares han mostrado que los entrecruzamientos de las especies gonocóricas sólo se han presentado entre hembras del grupo *caucasica* y machos del grupo *rudis* (Murphy *et al.*, 2000).

El género *Cnemidophorus* cuenta con aproximadamente 50 especies que fueron divididas por su morfología y cariología en seis diferentes

grupos: *C. depperi*, *C. lemniscatus*, *C. sexlineatus*, *C. tigris*, *C. tessellatus* y *C. cozumela* (Wright, 1993). En la actualidad se conoce que las especies partenogenéticas del género (Moritz *et al.*, 1992b), se originaron por la hibridación entre algunas de las especies gonocóricas de los grupos *lemniscatus* (en Sudamérica), *depperi* (en Centroamérica), *sexlineatus* (en Centro y Norteamérica) y *tigris* (en Norteamérica)

## 1.1. GRUPO *CNEMIDOPHORUS TESSELLATUS*

### 1.1.1. Complejo *Cnemidophorus tessellatus*

En 1965, Zweifel analizó la variación geográfica de esta especie y reconoció seis diferentes clases que designó A - F, de acuerdo con su patrón de coloración. Este autor propuso que el patrón A era el más primitivo y que la evolución de las clases más complejas (E y F) fue a través de cambios graduales de los otros grupos (B, C y D). Esta hipótesis fue rechazada una vez que se determinó que *C. tessellatus* se originó a través de la hibridación interespecífica entre *C. tigris* y *C. septemvittatus* y que los patrones "más simples" (A y B) eran triploides con el complemento haploide de una especie gonocórica más, *C. sexlineatus* (Wright y Lowe, 1967).

El origen híbrido de *C. tessellatus* fue confirmado mediante un análisis de aloenzimas (Neaves y Gerald 1968, 1969; Neaves, 1969), que reveló heterocigosidad fija en varios de los alelos de los individuos que fueron analizados. Un estudio posterior en el que se incluyeron más ejemplares y se analizaron más proteínas, reveló la existencia de pequeñas diferencias en el genotipo de los individuos que compartían una misma ploidía. Los autores sugirieron que dichas diferencias podían deberse a mutaciones postformacionales y recombinación, pero no descartaron la posibilidad de múltiples hibridaciones (Parker y Selander, 1976)

Un análisis preliminar de mtDNA en el que se incluyó a *C. tessellatus* (clase E) y las especies propuestas como parentales, reveló que las hembras involucradas en su formación pertenecían a *C. tigris* y específicamente, a la subespecie *C. t. marmoratus* (*C. marmoratus*). Con el fin de establecer la existencia de múltiples hibridaciones en el origen de *C. tessellatus*, Densmore *et al* (1989) realizaron un estudio más amplio (incluyendo a todas las clases) con enzimas de restricción y encontraron que para todas las clases de *C. tessellatus*, *C. marmoratus* era la especie materna involucrada en la hibridación inicial.

Los datos de DNA sugieren además, la existencia de al menos dos eventos de hibridación en el origen de *C. tessellatus*, uno que dio origen a los patrones C, D y E (que comparten los mismos sitios de restricción) y otro a partir del que se originó el F (con distintos sitios de restricción). Las formas triploides A y B, fueron producidas por la hibridación entre *C. tessellatus* 2n (C y D) y *C. sexlineatus*, sin que se presenten cambios en los sitios de restricción (Brown y Wright, 1979).

Wright (1993) sugiere que el complejo *C. tessellatus* está integrado por cuatro linajes (especies) claramente separados y con orígenes independientes: *C. dixonii* (diploide F), *C. grahamii* (diploides C, D, y E), *C. tessellatus* (triploides A y B) y una especie triploide no descrita y referida como clase C. Sin embargo, Walker *et al.* (1997) rechazaron la existencia de una segunda especie triploide y de *C. grahamii*. Estos autores señalan que el complejo *C. tessellatus* se compone de dos especies diploides (*C. dixonii* y *C. tessellatus*) y una triploide (*C. tessellatus* x *C. sexlineatus*), para la que acuñaron el nombre de *C. neotessellatus*.

### 1.1.2. *Cnemidophorus neomexicanus*

Esta fue una de las primeras especies en las que se sugirió la reproducción clonal por medio de partenogénesis (Duellman y Zweifel, 1962; Maslin, 1962) y con base en los cariotipos y hábitats preferidos de algunos ejemplares, Lowe y Wright (1966) propusieron que esta lagartija se había originado a partir de la hibridación entre las especies gonocóricas, *C. tigris* y *C. inornatus*. El origen híbrido de la especie fue confirmado por diversos estudios aloenzimáticos (Neaves y Gerald, 1968; Neaves, 1969; Parker y Selander, 1984; Cole *et al.*, 1988) y el análisis de mtDNA (con enzimas de restricción) señaló a *C. tigris marmoratus* (*C. marmoratus*) como su especie materna (Brown y Wright, 1979)

Aunque el origen de *C. neomexicanus* fue controvertido durante algún tiempo (Cuellar, 1974, 1977b), los estudios que se han realizado a la fecha sugieren que ésta es una especie híbrida con reproducción clonal y un origen único. Es decir, todos los individuos que conforman las distintas poblaciones a lo largo del Río Bravo en Nuevo México y Texas, provienen de una sola hembra que se originó de la hibridación entre *C. marmoratus* y *C. inornatus*. Lo anterior fue comprobado por dos estudios de histocompatibilidad (Cuellar 1977b; Cordes *et al.*, 1990), en los que se demostró una isogenicidad del 100% entre los individuos de esta especie a través de toda su área de distribución

### 1.2. GRUPO *CNEMIDOPHORUS COZUMELI*

Dentro de este grupo se encuentran las tres especies de lagartijas partenogenéticas que habitan en la Península de Yucatán (*C. cozumela*, *C. maslini* y *C. rodecki*) y la especie "G" de Chiapas (Moritz *et al.*, 1992a). Las formas partenogenéticas de Yucatán fueron identificadas como un complejo clonal por McCoy y Maslin (1962), quienes en un principio describieron a *C. cozumelus* (epíteto específico utilizado por varios autores



entre los 1950's y los 1960's, al considerarlo más adecuado para el género masculino (*Cnemidophorus*) con dos subespecies: *C. c. cozumelus*, con poblaciones en Cozumel, costa de Campeche y El Petén (Guatemala) y *C. c. rodecki*, distribuida en Isla Mujeres, Isla Contoy y la región continental adyacente del noreste de la Península de Yucatán

Posteriormente, Fritts (1969) elevó a *C. c. rodecki* al nivel de especie y separó a *C. cozumela* en dos subespecies: *C. c. cozumela* (con poblaciones en Isla Cozumel) y *C. c. maslini* (con poblaciones en regiones continentales de Campeche, Quintana Roo, Belice y Guatemala)

Sobre el origen de estos lacertilios, Fritts (1969) presentó evidencias morfológicas y cariológicas que sugerían que *C. c. maslini* se había originado como consecuencia de la hibridación entre las especies gonocóricas de la región: *C. angusticeps* y *C. deppei*. Y aunque el análisis cariológico de los otros dos taxones no fue realizado, desde ese momento se aceptó que *C. c. cozumela* y *C. rodecki*, habían tenido un origen similar. Un análisis de mtDNA realizado posteriormente (Moritz *et al.*, 1992a) señaló a *C. angusticeps* como la especie materna de las tres formas unisexuales. Además, con base en el mismo estudio (Moritz *et al.*, 1992a), se sugirió que *C. rodecki* tuvo un origen independiente al de *C. cozumela* (*C. c. cozumela* y *C. c. maslini*), pero que ambos involucraron la hibridación entre hembras de *C. angusticeps* con machos de *C. deppei* (Moritz *et al.*, 1992a). En años recientes, se realizó un análisis de histocompatibilidad, que reveló la existencia de isogenicidad del 100% entre *C. cozumela* y *C. maslini* (Hernández Gallegos *et al.*, 1998) e histoincompatibilidad entre ambas especies y *C. rodecki* (Manríquez Morán, 1998). Lo anterior confirma que las tres especies del complejo *C. cozumela* se originaron a través de únicamente dos eventos de hibridación: Uno que dio origen a *C. rodecki*, que parece ser la especie más antigua (Moritz *et al.*, 1992a) y otro

que originó a *C. maslini*, de la que más tarde surgió *C. cozumela* (Manríquez Morán *et al.*, 2000).

Con respecto a la especie G, Moritz *et al.* (1992a) la colocaron dentro del grupo *C. cozumela*, debido a que la especie de Chiapas se originó también por la hibridación entre especies de los grupos *deppei* y *seclineatus*. *C. guttatus* y *C. motaguae* (Wright, 1993) Y al igual que en las especies del complejo *C. cozumela*, el análisis de mtDNA demostró que la especie del grupo *seclineatus* (*C. motaguae*) era la especie materna (Moritz *et al.* 1992a)

### 1.3. GRUPO *CNEMIDOPHORUS LEMNISCATUS*

#### 1.3.1. Complejo *Cnemidophorus lemniscatus*

El complejo *C. lemniscatus* está integrado por taxones gonocóricos y partenogenéticos diploides y triploides que se distribuyen ampliamente en Centro y Sudamérica (Cole y Dessauer, 1993). Vanzolini (1970) fue el primer autor en señalar la existencia de poblaciones gonocóricas y unisexuales de esta lagartija en Brasil y propuso un origen espontáneo para las poblaciones partenogenéticas de esa región. Posteriormente, los estudios cariológicos de Peccinini-Seale y Frota-Pessoa (1974) revelaron la existencia de cinco citotipos ligeramente diferentes entre los individuos de *C. lemniscatus* del Brasil, que fueron denominados alfabéticamente con las letras A - E. Los tipos A - C corresponden a las poblaciones unisexuales y los D y E a las gonocóricas que aparentemente hibridaron para dar origen al tipo C, a partir del cual surgieron A y B (Cole y Dessauer, 1993)

El origen híbrido de los clones partenogenéticos de *C. lemniscatus* fue confirmado por el análisis aloenzimático de Sites *et al.* (1990), que indicó una gran heterocigosidad en los genes de los tipos B y C. Por otra parte, el análisis de mtDNA (Vyas *et al.*, 1990) mostró que todas las formas

unisexuales de *C. lemniscatus* tenían un mismo tipo de DNA y que era muy similar al de ciertos individuos del tipo D, identificado como el ancestro materno.

Posteriormente, se observó la existencia de poblaciones alopátridas unisexuales y gonocóricas de *C. lemniscatus* en Surinam (Hoogmoed, 1973) y Venezuela (Cole y Dessauer, 1993). Estudios cariológicos y aloenzimáticos indicaron que las poblaciones gonocóricas diploides de Surinam eran del tipo D de Brasil y que las partenogenéticas eran triploides (tipo F) con dos grupos de cromosomas del tipo D y uno del tipo E, es decir, que eran el resultado del entrecruzamiento de una hembra unisexual de tipo C (D x E) con un macho tipo D (Serena, 1985; Dessauer y Cole, 1989). Finalmente, Cole y Dessauer (1993) demostraron que las poblaciones gonocóricas de Venezuela correspondían también al tipo D y que las unisexuales eran diploides del tipo C, aunque con un origen independiente de las que se encuentran en Brasil.

De acuerdo con Cole y Dessauer (1993), el complejo *C. lemniscatus* está integrado por dos especies gonocóricas diploides: *C. lemniscatus* (tipo D) y *C. gramivagus* (tipo E) y dos partenogenéticas, la diploide (tipos A – C), *C. cryptus* (*C. lemniscatus* x *C. gramivagus*) y la triploide (tipo F), *C. pseudolemniscatus* (*C. cryptus* x *C. lemniscatus*).

### 1.3.2 *Cnemidophorus nativo*

Es la especie partenogenética de *Cnemidophorus* descrita más recientemente y se localiza en el sudeste de Brasil, en el estado de Espírito Santo (Rocha *et al.*, 1997).

El análisis cariológico de *C. nativo* mostró heteromorfismo estructural en tres de sus pares cromosómicos, lo cual permitió sugerir el origen por hibridación de esta lagartija, aunque sus especies parentales no han sido identificadas (Rocha *et al.*, 1997).

## 1.4 GRUPO *CNEMIDOPHORUS SEXLINEATUS*

### 1.4.1 Complejo *Cnemidophorus laredoensis*

Después de haber observado que *C. laredoensis* tenía ciertas similitudes morfológicas con *C. gularis* y *C. sexlineatus*, McKinney *et al.* (1973) llevaron a cabo un análisis aloenzimático que los condujo a proponer que *C. laredoensis* era una especie partenogenética que surgió por la hibridación de las dos especies gonocóricas mencionadas.

La hipótesis del origen híbrido fue confirmada por el análisis cariológico (Bickham *et al.*, 1976), que reveló la existencia de heteromorfismo estructural en el cariotipo diploide de la especie unisexual. Además, el análisis de mtDNA indicó que *C. gularis* había participado como la especie materna (Wright *et al.*, 1983).

Posteriormente, Walker *et al.* (1990) identificaron un linaje similar y lo denominaron como LAR B. Estudios cariológicos y de histocompatibilidad (Abuhteba, 1990; Abuhteba *et al.*, 2000, 2001) demostraron un origen independiente para LAR A y LAR B, involucrando a las mismas especies parentales (*C. gularis* y *C. sexlineatus*). Además, con base en los estudios de histocompatibilidad, se detectó la existencia de dos clones crípticos (I - II) para LAR A y cuatro (I - IV) para LAR B, que parece ser el taxón más antiguo.

### 1.4.2 *Cnemidophorus versanguis*, *C. innotatus* y complejo *C. velox*

El estudio cariológico realizado por Lowe *et al.* (1970) reveló que *C. versanguis* y *C. velox* son especies partenogenéticas triploides, con tres complementos cromosómicos característicos de las especies del grupo *sexlineatus*. El análisis aloenzimático (Good y Wright, 1984), demostró que el genoma de *C. versanguis* estaba integrado por el complemento haploide de

tres diferentes especies: *C. septemvittatus*, *C. inornatus* y *C. costatus* (*C. c. barrancorum*), que resultó ser la especie materna (Moritz *et al.*, 1989a)

El complejo *C. velox* está integrado por al menos tres clones (Cuellar, 1976) triploides, que presentan un genoma constituido por dos complementos haploides de *C. inornatus* (Neaves, 1969) y uno de la especie materna, *C. burti* (Moritz *et al.*, 1989b; Dessaucr y Cole, 1989).

*Cnemidophorus burti* parece ser también la especie materna de *C. innotatus*, la cual tiene un complemento haploide de *C. inornatus* y otro de *C. septemvittatus* (mismas especies paternas que *C. exsanguis*; Good y Wright, 1984).

#### 1 4.3. Complejos *Cnemidophorus flagellicaudus* y *C. sonorae*

Los estudios realizados con las especies de estos complejos clonales han demostrado que son especies triploides (Lowe *et al.*, 1970) que comparten un mismo mtDNA (Moritz *et al.*, 1989a) con *C. inornatus*. Esta última fue identificada como la especie materna que heredó un complemento haploide de sus genes a las especies unisexuales, que además presentan dos genomas provenientes de *C. burti* o *C. costatus*, o bien, de ambas especies (Wright, 1993). Este grupo está conformado por cinco linajes, de los cuales sólo dos (*C. flagellicaudus* y *C. sonorae*) han recibido nombres formales (Wright, 1993)

#### 1 4.4. Complejo *Cnemidophorus uniparens*

Este es un complejo partenogenético constituido por organismos triploides (Lowe *et al.*, 1970) que tienen dos grupos de genes provenientes de *C. inornatus* (Neaves, 1969) y uno de *C. burti* o *C. costatus* (Dessaucr y Cole, 1989; Moritz *et al.*, 1989a). De acuerdo con lo anterior, la secuencia de hibridación involucró en un principio a una hembra de *C. inornatus* y un macho de *C. burti* o *C. costatus*, que dio origen a una forma diploide, que

más tarde se cruzó con otro macho de *C. inornatus* para producir a la forma unisexual triploide.

El análisis aloenzimático de varias de las formas referidas como *C. uniparens* mostró la existencia de diferencia entre los genes de distintas poblaciones, sugiriendo el origen múltiple de distintos clones (Wright, 1993)

#### 1.4.5. Complejo *Cnemidophorus opatae*

Este complejo está integrado por un linaje diploide y dos triploides restringidos al estado de Sonora, en México (Wright, 1993) que parecen compartir un origen común. El análisis aloenzimático determinó que *C. opatae* presenta un genoma haploide de la especie gonocórica materna *C. inornatus* (Moritz *et al.*, 1989a) y que la especie paterna es *C. costatus*. Los clones triploides parecen haberse originado de la hibridación entre una hembra *C. opatae* diploide y un macho de otra especie gonocórica del grupo *sexlineatus*.

Aunque el entrecruzamiento de dos especies distintas parece ser el mecanismo más común, no es la única forma en la que se pueden originar los organismos partenogenéticos. Algunos autores sugieren que este tipo de reproducción surge en individuos inicialmente diploides a través de mutaciones genéticas espontáneas en el proceso meiótico, dando como resultado óvulos sin reducir (Cuellar, 1974, 1987, 1994; Bezy, 1989). De acuerdo con la teoría del *origen espontáneo*, la poliploidia sólo puede surgir después de que una hembra que ha adquirido la capacidad de producir óvulos diploides se cruza con un macho de la misma u otra especie gonocórica.

Un ejemplo de reptiles uniparentales con origen espontáneo de la partenogénesis es el de las lagartijas nocturnas del género *Lepidophyma* (Bezy, 1972, 1989). La especie centroamericana *L. flavimaculatum*

comprende dos tipos de poblaciones, unas compuestas de individuos partenogenéticos (en Costa Rica y Panamá) y otras integradas por individuos de ambos sexos (en el norte de Centroamérica y México) Bezy (1972, 1989) señaló que los individuos de las distintas poblaciones son morfológica y genéticamente homogéneas y por ello sugiere un origen espontáneo.

## 2. UTILIZACIÓN DE MARCADORES MOLECULARES

Aunque las especies parentales de varios de los taxones unisexuales de vertebrados han sido sugeridas a partir de estudios de morfología, cariología y distribución, entre otros, los estudios de aloenzimas y mtDNA han confirmado el origen por hibridación de varias especies y por primera vez han permitido establecer la dirección del cruzamiento original (Avice, 1994). En muchos casos además, los análisis moleculares han permitido señalar el origen geográfico y genético de una especie unisexual. Por ejemplo, el estudio de mtDNA de nueve taxones unisexuales del grupo *Cnemidophorus sexlineatus* reveló que todos ellos provenían de una de las cuatro subespecies de *C. inornatus* (*C. i. arizonae*), las cuales están delimitadas geográficamente (Densmore *et al.*, 1989).

Diversos estudios han mostrado que los mtDNAs de las especies gonocóricas relacionadas con las especies partenogenéticas son altamente distinguibles entre sí, mientras que los mtDNAs de las especies unisexuales están estrechamente relacionados o son completamente indistinguibles de aquellos de una de las especies parentales (Avice *et al.*, 1992). Por lo anterior, es posible conocer la dirección de un evento de hibridación; es decir, se puede discernir entre un entrecruzamiento hembra A x macho B, de otro entre hembra B x macho A.

Otro de los aspectos acerca de las especies unisexuales que puede ser clarificado a través del uso de marcadores moleculares, es el referente al

mecanismo de origen de las formas poliploides. Algunas estimaciones indican que más del 61 % de las especies unisexuales son poliploides (Vrijenhoek *et al.*, 1989, Avise *et al.*, 1992) y para explicar su origen han sido formuladas dos hipótesis. Bajo la *hipótesis del origen híbrido*, una disrupción en el proceso meiótico en un individuo híbrido F<sub>1</sub>, conduce a la formación de óvulos no reducidos (diploides), que al ser fecundados por el esperma de una especie gonocórica (haploide) formará un individuo triploide (Schultz, 1969). De manera alterna, la *hipótesis del origen espontáneo* considera que las formas partenogénéticas triploides pueden haber surgido después de que un ovocito (diploide) de un organismo diploide no híbrido fuera fecundado por el esperma (haploide) de otra especie gonocórica (Cuellar, 1974, 1977a). Para elegir entre alguna de las dos hipótesis, puede ser de gran utilidad el uso conjunto de marcadores nucleares y mitocondriales. Si una especie unisexual surgió de manera espontánea de un ancestro gonocórico y la hibridación se dio de manera secundaria, los genomas nucleares homoespecíficos pareados deben provenir de la especie materna y estar acoplados con el mtDNA derivado de la misma especie. Inversamente, bajo el modelo del origen híbrido, los genomas nucleares homoespecíficos pareados pueden ser acoplados con el mtDNA de cualquiera de los dos ancestros gonocóricos. *Cnemidophorus flagellicaudus* por ejemplo, posee el mtDNA de *C. inornatus*, pero dos genomas nucleares homoespecíficos de *C. burti*. Un patrón citonuclear de este tipo fue observado en otras especies partenogénéticas de *Cnemidophorus* analizadas (Densmore *et al.*, 1989; Moritz *et al.*, 1989b), lo cual parece refutar el escenario del origen espontáneo, a menos que el organismo diploide no híbrido que produjera los gametos no reducidos fuera el macho (Avise, 1994).



### 3. DIVERSIDAD CLONAL EN LAS ESPECIES PARTENOGENÉTICAS

Aunque las especies partenogenéticas se reproducen clonalmente (MacCulloch *et al.*, 1995; Fu *et al.*, 1999), varios estudios han mostrado que todas ellas presentan cierto grado de diversidad genética. Existen diversos mecanismos a través de los cuales las especies uniparentales pueden constituir complejos genéticos: 1) Las hibridaciones múltiples entre las mismas (dos o tres) especies parentales pueden producir dos o más clones "polifiléticos" de un complejo partenogenético. Estos clones serán tan distintos genéticamente como lo son los individuos de una especie gonocórica. 2) La recombinación (durante la meiosis) y/o la mutación posteriores al establecimiento de la partenogénesis pueden ocurrir y generar complejos clonales con patrones jerárquicos de distancias genéticas entre los distintos clones. La dinámica de este proceso es tal, que un solo apareamiento interespecífico genera mucha más diversidad entre los descendientes que la producida por la reproducción sexual intraespecífica normal (Parker *et al.*, 1989).

Parker *et al.* (1989) propusieron un modelo en el que hacen predicciones acerca de la variación genética y morfológica que pueden producir distintos procesos en las especies partenogenéticas: 1) Los clones polifiléticos diferirán en varios *loci* y mostrarán una asociación aleatoria de genotipos. 2) Si la mutación y la recombinación se presentan después de una hibridación múltiple, resultarán dos o más grupos de clones que mostrarán más diferencias genéticas y morfológicas entre clones que a nivel intraclonal. 3) Los clones que difieran en un solo *loci*, deberán ser simpátricos y morfológicamente similares a un grupo ancestral. 4) Asumiendo algún efecto ecológico de la diversidad generada por el origen múltiple, los clones polifiléticos deben ser ecológicamente distinguibles.

Dentro de las especies partenogenéticas, la diversidad clonal ha sido estudiada a distintos niveles: Morfología externa, transplantes de piel,

cromosomas, aloenzimas y más recientemente, en los genes de mtDNA (Dessauer and Cole, 1989; MacCulloch *et al.*, 1995; Murphy *et al.*, 1997; Fu *et al.*, 1999; Murphy *et al.*, 2000).

*Cnemidophorus tessellatus* es una de las especies unisexuales de lacertilios en las que se ha observado mayor variación morfológica. Dentro de esta especie se han descrito siete diferentes morfotipos (seis de ellos denominados con las letras A – F y uno más descrito como *C. dixonii*; Zweifel, 1965; Scudday, 1973) que difieren en coloración. Los grupos morfológicos C – F están conformados por organismos diploides que se originaron por la hibridación entre *C. marmoratus* y *C. septemvittatus* y la variación entre ellos parece ser debida a su origen independiente a partir de distintos eventos de hibridación, o bien, de diferentes cigotos (Wright y Lowc, 1967; Parker y Selander, 1976; Parker *et al.*, 1989). La variabilidad morfológica dentro de *C. tessellatus* era incrementada de manera importante debido a la inclusión de las formas triploides (A – B) dentro de este mismo taxón (Dessauer y Cole, 1989). Actualmente se considera que por su diferente ploidia y origen (*C. tessellatus* x *C. sexlineatus*), estas constituyen una especie diferente (*C. neotessellatus*; Walker *et al.*, 1997). En *C. maslini* por otra parte, existen por lo menos seis diferentes patrones de coloración y líneas dorsolaterales a lo largo de toda la Península de Yucatán (Hernández Gallegos *et al.*, 1998), aunque a nivel morfológico no se observan diferencias significativas entre los distintos morfotipos (Taylor y Cooley, 1995b). En contraste con estos lacertilios, existen varios complejos unisexuales en los que la variación morfológica es prácticamente nula. Un análisis multivariado demostró que *C. neomexicanus* está integrada por un solo clon a lo largo de toda su distribución (Parker y Selander, 1984). Diversos estudios han mostrado además, que a pesar de ser designadas como especies distintas, varias formas partenogenéticas son difíciles de

distinguir entre sí (p. ej. *C. flagellicaudus* – *C. sonore* y *C. velox* – *C. uniparens*; Dessauer y Cole, 1989).

Los estudios de histocompatibilidad realizados en varias especies unisexuales de lacertilios, han mostrado diversos patrones de aceptación (o rechazo) de los trasplantes de piel. Se ha visto que en muchos casos, poblaciones ampliamente separadas de una misma especie son genéticamente homogéneas. Maslin (1967) observó la aceptación de injertos en poblaciones de *Cnemidophorus tessellatus* separadas por 350 km; Cuellar (1976, 1977b) y Cordes *et al* (1990) en poblaciones de *C. neomexicanus* separadas por 250 y 650 km, respectivamente; Hernández Gallegos *et al* (1998) en poblaciones de *C. maslini* con separaciones entre 250 y 410 km y Cuellar (1984), entre poblaciones del gecko *Lepidodactylus lugubris* separadas por 4000 km. Lo anterior significa que los integrantes de todas estas especies presentan un origen único y forman un solo clon. Por otra parte, el rechazo de injertos entre organismos de distintas poblaciones de *C. velox* (Cuellar, 1976) y *C. laredoensis* (Abuhteba *et al*, 2001) sugiere el origen independiente de los distintos clones y variabilidad debida a entrecruzamientos múltiples de las especies parentales. Los trasplantes de piel han permitido también, identificar la existencia de clones conoespecíficos que se han originado a través de mutaciones postformacionales y que presentan entre sí diversos porcentajes de aceptación de los injertos (Cuellar, 1984).

El análisis cariológico de las especies uniparentales de lagartijas ha mostrado que estos organismos pueden ser diploides o triploides, con un patrón clonal de herencia cromosómica (Cuellar, 1971; Cole, 1979). En especies como *Cnemidophorus neomexicanus* (Wright y Lowe, 1967), *C. tessellatus* (Dessauer y Cole, 1989), *C. nativo* (Rocha *et al*, 1997), *C. maslini* (Manríquez Morán *et al*, 2000) y *Darevskia (Lacerta) roslombekovi* (Kupriyanova, 1989) los cariotipos presentan un alto grado de

heteromorfismo y exhiben complementos haploides de especies gonocóricas de distintos grupos. En otros casos, las especies unisexuales se originan por el entrecruzamiento de dos especies filogenéticamente muy cercanas y la variación observada es mínima, incluso en los cariotipos de diferentes taxones (Cole, 1979; Dessauer y Cole, 1989). La variación intraespecífica debida a mutaciones cromosómicas no es muy común, pero ha sido bien documentada en *C. mashi* (Fritts, 1969), *C. sonorae* (Lowc *et al.*, 1970), *C. lemniscatus* (Peccinini-Seale y Frota-Pessoa, 1974) y *C. exsanguis* (Cole, 1979).

El análisis de una gran cantidad de proteínas ha revelado una herencia de tipo codominante de los alelos en los individuos (diploides y triploides) de varias especies de lagartijas. Muchos de los *loci* de las especies gonocóricas presentan alelos en estado homocigo; sin embargo, del 10 al 20% de los alelos son polimórficos. La heterocigosidad media estimada para diferentes especies de *Cnemidophorus* y de *Darevskia* es de 0.05 (Dessauer y Cole, 1989; Fu *et al.*, 1995), que es comparable con los niveles observados en varios grupos de vertebrados. En contraste, la heterocigosidad en las especies partenogenéticas es de entre 0.24 y 0.5, que es el nivel de diversidad proteica más alto entre los vertebrados (Nevo *et al.*, 1984; Fu *et al.*, 1995). La comparación de los patrones observados entre las especies partenogenéticas con las gonocóricas de estos géneros, han mostrado que el genoma de las especies unisexuales está formado por los complementos haploides de genes de dos o tres de las especies gonocóricas (Dessauer y Cole, 1989). Además, este tipo de estudios ha permitido identificar la variación existente entre diferentes clones y establecer si dicha variación es producto de orígenes independientes, o bien, de mutaciones postformacionales.

La variación dentro y entre las especies unisexuales de lacertilios ha sido evaluada en el mtDNA, utilizando enzimas de restricción (Moritz *et al.*, 1989b) y más recientemente secuenciación (Fu *et al.*, 1999, 2000;

Murphy *et al.*, 2000). La variación en el mtDNA de las especies de *Cnemidophorus* fue analizada usando endonucleasas de restricción y se encontró que sin excepción, las formas partenogenéticas del género presentan bajos niveles de variación producida por sustitución de bases (Moritz *et al.*, 1989b). *Cnemidophorus tessellatus* es la especie que presenta el DNA más homogéneo (divergencia de 0 – 0.43%) entre los taxones analizados, mientras que los niveles más altos de variación fueron observados en *C. uniparens* (0 – 0.69%), *C. exsanguis* (0 – 0.74%) y *C. velox* (0 – 0.74%). Patrones y porcentajes de divergencia similares se encontraron también en los geckos del género *Heteronotia* (Moritz *et al.*, 1989b). En el género *Darevskia*, la variación en el mtDNA ha sido evaluada a partir de las secuencias de diversos genes (citocromo b, ATPasa 6 y 16 S), encontrándose que las secuencias de las distintas poblaciones de una misma especie unisexual siempre son idénticas (Fu *et al.*, 1999, 2000; Murphy *et al.*, 2000). Además, el análisis de las secuencias de seis poblaciones de *D. dahli* y siete de *D. armenaca* revelaron que tampoco existen diferencias en el mtDNA de estas dos especies que tienen como especie materna a *D. mixta* (Fu *et al.*, 1999). De manera similar, el análisis del mtDNA de las especies unisexuales que tienen como especie materna a *D. raddei* reveló que entre cuatro poblaciones de *D. unisexualis* y una de *D. uzelli* y entre una de *D. bendimahiensis* y una de *D. sapphirina*, tampoco existe variación (Fu *et al.*, 2000)

#### 4. LAS FORMAS PARTENOGENÉTICAS COMO ESPECIES

El tratamiento taxonómico de las especies partenogenéticas de vertebrados ha sido complicado debido a que muchas de ellas fueron reconocidas y nombradas antes de ser conocido su origen por hibridación y su naturaleza clonal (Wright, 1993).

En los 1940's surgió y se popularizó el concepto biológico o de aislamiento de especie ("*una especie es un grupo de poblaciones naturales que pueden reproducirse entre sí y está reproductivamente aislado de otros grupos*"; Mayr, 2000), que por destacar la habilidad actual o potencial de entrecruzamiento entre los individuos, es totalmente inaplicable a las especies con reproducción clonal y en las que sólo existe un sexo (Maslin, 1968). En vista de las limitaciones de este concepto, algunos autores propusieron el reconocimiento de varios tipos de especies, dependiendo de la forma de reproducción. En 1954, Cain propuso el concepto de *agamoespecie* para referirse a todas aquellas formas que carecían de reproducción sexual. Pero señaló que los criterios para definir las debían ser los mismos que para los organismos con reproducción sexual y que debían ser incluidas en las clasificaciones taxonómicas junto a sus especies más cercanas. Este concepto fue poco utilizado debido a que presentaba también ciertos problemas de aplicabilidad.

Los conceptos que surgieron posteriormente tuvieron poco impacto entre los estudiosos de la partenogénesis, debido a que la mayoría de ellos parecía ignorar la existencia de los organismos unisexuales (Darevsky *et al.*, 1985).

En la década de los 1980's y principios de los 1990's, se publicaron varios trabajos en los que se discutió la problemática taxonómica de las formas partenogénéticas y se propusieron algunos criterios para delimitar a las especies con origen híbrido y reproducción clonal (Cole, 1985; Walker, 1986; Frost y Wright, 1988; Frost y Hillis, 1993; Cole, 1990; Echelle, 1990).

Con base en las características observadas en las especies partenogénéticas del género *Cnemidophorus*: 1) Las formas diploides surgen en un primer paso de hibridación entre dos especies gonocóricas; 2) las formas triploides surgen de un segundo evento de hibridación que involucra la fecundación de un óvulo híbrido diploide; 3) algunas formas

triploides son resultado del entrecruzamiento entre una especie partenogénica diploide y una gonocórica, que también participó en la producción de la forma intermedia diploide; 4) algunos híbridos provienen de dos eventos consecutivos de hibridación en los que están involucradas tres diferentes especies gonocóricas, y 5) la capacidad de reproducirse por partenogénesis ha surgido independientemente en varios individuos de origen híbrido; Cole (1985) propuso que *aquellos organismos similares en morfología, cariotipos, fenotipo de proteínas y que muestren consistencia en su ecología y distribución, sean considerados como integrantes de una misma especie*. Y aunque parecía ser más adecuado para delimitar a las especies unisexuales, el planteamiento de Cole (1985) tuvo también diversas críticas. En respuesta a este trabajo, Frost y Wright (1988) publicaron otro en el que expresan que: 1) El origen de un grupo histórico uniparental a partir de ancestros biparentales representa el origen de una nueva entidad; es decir, de una nueva especie; 2) un grupo uniparental resultante de la hibridación entre un miembro de una especie unisexual y un macho de una especie gonocórica, debe ser reconocido como una especie (triploide) y 3) linajes uniparentales divergentes, dentro de un grupo uniparental mayor con el que comparten el mismo origen, deben ser denominados con el mismo nombre (es decir, forman una misma especie).

Uno de los aspectos más importantes del trabajo de Frost y Wright (1988) fue el de considerar a los híbridos producidos por distintos eventos de hibridación, como miembros de especies diferentes. Sin embargo, estos criterios se basan exclusivamente en la identificación del origen de las especies uniparentales.

Ante la diversidad de opiniones sobre la definición de una especie uniparental, Echelle (1990) propuso al concepto filogenético de especie (*sensu* Cracraft, 1987) como un concepto universal (*una especie es un grupo irreducible de organismos dentro de los cuales existe un patrón parental de*

*ancestría y descendencia, el cual es diagnosticablemente distinto de otros grupos)* que puede aplicarse también a las especies unisexuales y de origen híbrido

Aunque el debate en los últimos años ha sido intenso, no se ha llegado a un acuerdo. Debido a que las características de origen y evolución de los distintos taxones partenogenéticos son muy variables, cada especie es definida con base en diferentes criterios.



## OBJETIVOS

Los estudios de cariología realizados con las especies del complejo *Cnemidophorus cozumela* y sus especies parentales, sugieren que la lagartija partenogenética *C. maslini* se originó a través de la hibridación entre individuos de *C. angusticeps* y *C. deppoi* (Fritts, 1969). Las similitudes morfológicas existentes entre los lacertilios unisexuales de Yucatán, condujeron a proponer que los otros dos taxones partenogenéticos (*C. cozumela* y *C. rodecki*) habían tenido un origen similar (ver Taylor y Cooley, 1995a y b). Sin embargo, estudios más recientes han mostrado que *C. cozumela* se originó a partir de transformaciones cromosómicas en individuos de *C. maslini* (Manríquez Morán *et al.*, 2000), y el surgimiento de *C. rodecki* es totalmente desconocido. Además, los trabajos realizados a la fecha se han basado en el análisis de pocos individuos y la relación entre los distintos clones y sus especies parentales, es poco conocida

Con base en lo anteriormente expuesto, en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

1. Establecer el mecanismo de origen de la partenogénesis en los lacertilios unisexuales del complejo *Cnemidophorus cozumela* (*C. cozumela*, *C. maslini* y *C. rodecki*), a partir del análisis cariológico de las especies de dicho complejo y sus especies parentales (*C. angusticeps* y *C. deppoi*).
2. Investigar el grado de diversidad clonal (distancias genéticas) y las relaciones genealógicas de los haplotipos de las distintas poblaciones de las especies partenogenéticas y su especie materna, a partir del análisis de DNA mitocondrial. Y con base en los resultados obtenidos, hacer una propuesta sobre la evolución de estos lacertilios

## DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La Península de Yucatán es una plataforma de roca caliza ubicada en el sudeste de la República Mexicana. Comprende los estados de Yucatán, Campeche y Quintana Roo, así como parte de Belice y Guatemala. De oeste a este, la península está limitada por el Golfo de México y el Mar Caribe (Quero, 1992; Lee, 2000).

### 1. TOPOGRAFÍA E HIDROLOGÍA

La parte norte de la Península de Yucatán está prácticamente desprovista de montañas, sólo se observa la Sierrita de Ticul que se ubica en el norte de Campeche y oeste de Yucatán y se compone de cerros que alcanzan alturas de hasta 270 m. En el sur de la península, se presentan elevaciones de hasta 350 m en el sudeste de Campeche y sudoeste de Quintana Roo.

A un nivel más fino, la superficie de la península se compone de roca caliza erosionada y resquebrajada. En el norte, la porosidad de la roca evita la acumulación superficial del agua, por lo que los ríos y lagos están virtualmente ausentes. En esta región, son comunes cuevas, cavernas y depósitos subterráneos de agua. En el sur, se extiende un cinturón de lagos, que atraviesan Campeche y Quintana Roo. De oeste a este, se encuentran la Laguna Silvituc, Laguna Noh, Laguna Chacabacab, Laguna Om y el Lago Bacalar. El río más norteño de la península es el Río Champotón, que desemboca en el Golfo de México en la región central de Campeche. En el sudoeste de Campeche se encuentran varios ríos (Candelaria, Chumpán y Palizada) que fluyen en dirección norte hacia la Laguna de Términos, pero el río más importante de la Península de Yucatán es el Usumacinta, que se origina en Guatemala y fluye hacia el noroeste, desembocando en las tierras bajas de Tabasco (Lee, 2000).

## 2. CLIMA

Debido a su posición tropical, su baja elevación y la fuerte influencia marítima, la temperatura de la Península de Yucatán es cálida y relativamente homogénea a lo largo del año. La temperatura media anual varía entre los 24 y 26° C y es similar a lo largo de toda la península (Quero, 1992, Lee, 2000).

## 3. PRECIPITACIÓN

La cantidad y la estacionalidad de las lluvias varían considerablemente de una región a otra y de un año a otro. En general, la precipitación es mayor en la base de la península y decrece hacia el norte y principalmente hacia el noroeste. En esta zona se registra una precipitación anual de únicamente 500 mm, mientras que en el sur llega a ser de hasta 1700 mm. La zona norte de Quintana Roo se desvía de este patrón norte-sur y presenta una precipitación anual de 1200 a 1500 mm. El verano es la estación más húmeda y las lluvias se presentan entre los meses de mayo y octubre (Lee, 2000)

## 4. VEGETACIÓN

Diversos factores climáticos, edáficos y topográficos se combinan para producir un mosaico complejo de vegetación difícil de describir a lo largo de la Península de Yucatán. Sin embargo, se pueden distinguir algunos tipos principales de asociaciones vegetales

#### 4.1 SELVA TROPICAL HÚMEDA

Se presenta desde el norte de Alta Verapaz y sur del Petén en Guatemala y sur de Belice, hasta gran parte de la región lacandona en Chiapas (Lee, 2000), y se caracteriza por la presencia de árboles de más de 40 m (*Ceiba pentandra* y *Swietenia macrophylla*) que producen una bóveda cerrada, por la que es difícil que penetre la luz. En este tipo de selva son comunes también varias especies de lianas, bromelias, orquídeas y algunas palmas (*Orbignya cohune*).

#### 4.2 SELVA TROPICAL PERENNIFOLIA

Se extiende desde el norte de Belice y Guatemala (en la región del Petén) hasta el sur de Campeche y Quintana Roo. La selva es de mediana a alta, con árboles que alcanzan entre 25 y 30 m de altura (*Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota* y *Cedrela mexicana*). Algunas palmas (*Chrysophila* y *Sabal*) pueden ser comunes localmente y las epifitas están presentes, pero en mucho menor número que en la selva húmeda (Lee, 2000)

#### 4.3 SELVA TROPICAL DECIDUA

Se presenta en gran parte de la Península de Yucatán y se caracteriza por la presencia de árboles (especialmente leguminosas) de alturas menores (aproximadamente 20 m) que los de los otros tipos de selva (*Bauhinia simaruba* y *Manilkara zapota*). Pueden encontrarse algunas especies de palmas y epifitas, pero en número menor que en las selvas siempre verdes (Lee, 2000)

#### 4.4 SELVA ESPINOSA

Gran parte de la porción norte y noroeste de la península está cubierta por una selva baja dominada por especies deciduas de leguminosas y árboles espinosos (*Lysiloma sabicu* y *Mimosa albida*). Este tipo de selvas se caracteriza por presentar alturas entre los 5 y 7 m (Lee, 2000)

#### 4.5 MANGLAR

Es una de las comunidades más características de los trópicos, constituida por elementos arbóreos de entre 5 y 10 m de altura. Se presenta en las tierras bajas inundadas de la zona norte y en grandes áreas de las costas este y oeste de la Península de Yucatán. Las especies dominantes en esta zona son *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus* y *Avicennia nitida* (Téllez *et al.*, 1989; Lee, 2000).

#### 4.6 DUNAS COSTERAS

Esta comunidad vegetal se compone de formas de vida arbustivas y herbáceas erectas y postradas, expuestas a fuertes vientos, elevada salinidad y fuerte insolación. Se presenta en suelos arenosos, rocosos y cascajosos con poca materia orgánica. Su composición varía dependiendo de la región, pero entre las especies más comunes se pueden encontrar *Ipomoea pescaprae*, *Opuntia stricta* y *Coccoloba uvifera*, entre otras (Téllez *et al.*, 1989).

## MÉTODOS

Para llevar a cabo el presente estudio se capturaron de 2 a 20 ejemplares de 9 poblaciones de las especies partenogénicas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (*C. cozumela*, *C. rodecki* y *C. maslini*) y cinco de sus especies parentales (*C. angusticeps* y *C. deppi*), en diversas localidades de la Península de Yucatán (figura 1, cuadro 1).

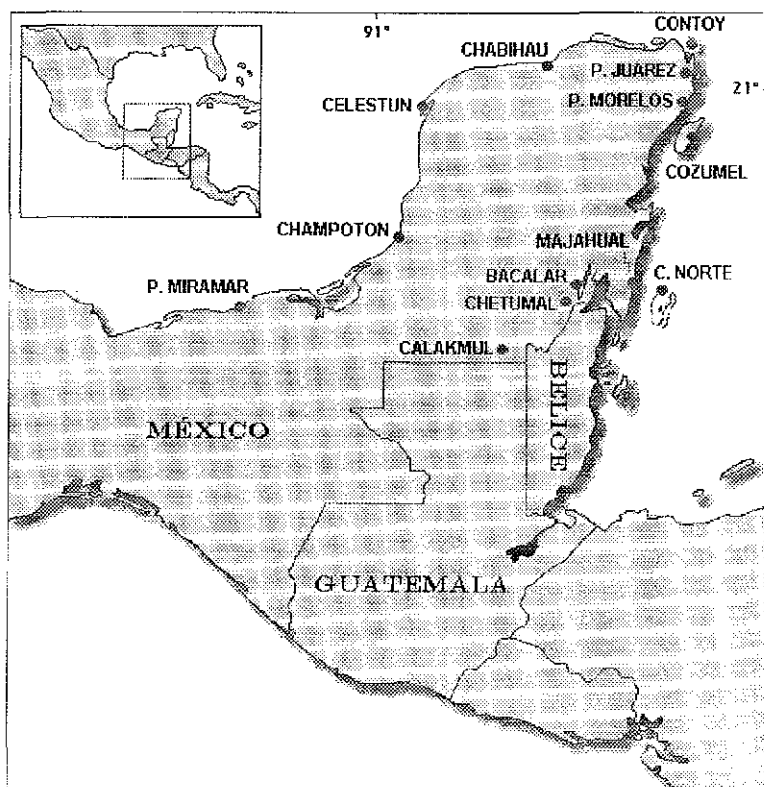


FIGURA 1. LOCALIDADES DE ESTUDIO DE LOS LACERTILIOS DEL COMPLEJO *CNEMIDOPHORUS COZUMELA* Y SUS ESPECIES PARENTALES.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

CUADRO 1. LOCALIDADES DE ESTUDIO Y TAMAÑO DE MUESTRA DE LOS LACERTILIOS DEL COMPLEJO *CNEMIDOPHORUS COZUMELA* Y SUS ESPECIES PARENTALES.

ESPECIE	LOCALIDAD	ESTADO	NO. DE EJEMPLARES
<i>C. cozumela</i>	Cozumel	Quintana Roo	20
<i>C. rodecki</i>	Isla Contoy	Quintana Roo	14
<i>C. rodecki</i>	Puerto Juárez	Quintana Roo	20
<i>C. maslini</i>	Puerto Morelos	Quintana Roo	20
<i>C. maslini</i>	Majahual	Quintana Roo	8
<i>C. maslini</i>	Chetumal	Quintana Roo	2
<i>C. maslini</i>	Cayo Norte	Quintana Roo	5
<i>C. maslini</i>	Champotón	Campeche	20
<i>C. maslini</i>	Calakmul	Campeche	5
<i>C. deppei</i>	Playa Miramar	Tabasco	20
<i>C. angusticeps</i>	Celestún	Yucatán	10
<i>C. angusticeps</i>	Chabihau	Yucatán	3
<i>C. angusticeps</i>	Chetumal	Quintana Roo	2
<i>C. angusticeps</i>	Bacalar	Quintana Roo	4

## 1. ANÁLISIS CARIOLÓGICO

Para realizar el análisis cariológico de las cinco especies, se utilizaron todos los individuos provenientes de las poblaciones de Cozumel, Isla Contoy, Puerto Juárez, Champotón, Calakmul, Puerto Morelos, Majahual, Cayo Norte, Chetumal, Playa Miramar, Celestún y Bacalar (cuadro 1).

### 1.1. OBTENCIÓN DE CROMOSOMAS

Los cromosomas de las distintas especies se extrajeron de los leucocitos de la médula ósea de los huesos largos (fémures), mediante la técnica propuesta por Macgregor y Varley (1988; anexo 2).

### 1.2. OBTENCIÓN DE LOS CARIOTIPOS

Para determinar el número cromosómico exacto de cada especie, se revisaron al menos 10 grupos de cromosomas metafásicos de cada individuo y con base en el criterio de Levan *et al.* (1964), se formaron los cariotipos de las distintas especies

### 1.3. BANDEO CROMOSÓMICO

El patrón de bandas G fue establecido para cada una de las especies, utilizando la técnica de solución salina propuesta por Sumner *et al.* (1971; anexo 2).

## 2. ANÁLISIS DE SECUENCIAS DE DNA MITOCONDRIAL

Las secuencias de mtDNA de las especies bajo estudio, fueron obtenidas a partir de un total de 38 individuos, pertenecientes a 12 poblaciones de los taxones unisexuales y sus especies parentales (cuadro 2).

### 2.1 EXTRACCIÓN Y AMPLIFICACIÓN DEL DNA

El DNA genómico total fue extraído a partir de un pequeño fragmento de tejido hepático de los lacertilios, utilizando el método estándar de fenol-cloroformo-isoamil. Posteriormente, fueron amplificados dos fragmentos del mtDNA utilizando la reacción de la polimerasa en cadena (PCR; Palumbi 1996)



CUADRO 2. NÚMERO DE EJEMPLARES POR LOCALIDAD, UTILIZADOS EN EL ANÁLISIS MOLECULAR.

ESPECIE	LOCALIDAD	NÓ. DE EJEMPLARES
<i>C. cozumela</i>	Cozumel	5
<i>C. rodecki</i>	Isla Contoy	3
<i>C. rodecki</i>	Puerto Juárez	4
<i>C. maslini</i>	Champotón	3
<i>C. maslini</i>	Calakmul	3
<i>C. maslini</i>	Puerto Morelos	3
<i>C. maslini</i>	Majahual	4
<i>C. maslini</i>	Cayo Norte	3
<i>C. angusticeps</i>	Celestún	3
<i>C. angusticeps</i>	Chetumal	1
<i>C. angusticeps</i>	Chabihau	1
<i>C. deppei</i>	Playa Miramar	5

Los fragmentos amplificados corresponden a aproximadamente 800 pares de bases (pb) del gen del citocromo b y 900 pb del gen de la subunidad 4 de la NADH - deshidrogenasa (ND<sub>4</sub>). Estas regiones del mtDNA fueron elegidas debido a que han demostrado ser de utilidad en la obtención de información filogenética en varios grupos de lacertilios, incluyendo algunas formas unisexuales (Arévalo *et al.*, 1994; Fu *et al.*, 1999, 2000, Murphy *et al.*, 2000). La amplificación se llevó a cabo en un termociclador con las siguientes especificaciones: 93° por 60 s, 48-49° por 45 s, 72° por 60 s; 30 ciclos (anexo 2).

Los productos de PCR fueron aislados por electroforesis en gel de agarosa al 1% y posteriormente purificados. El DNA purificado fue

utilizado para llevar a cabo una nueva amplificación, con los siguientes parámetros: 93° por 60 s, 50° por 45 s, 72° por 60 s; 30 ciclos.

## 2.2. SECUENCIACIÓN

A partir de los productos de PCR obtenidos, se realizó la secuenciación manual de un fragmento de 442 pb del gen ND<sub>4</sub> y uno de 671 pb del gen de citocromo b, mediante la técnica de Sanger (Hillis y Moritz, 1996) La amplificación y secuenciación de los genes se llevó a cabo utilizando diversas combinaciones de ocho diferentes primers (cuadro 3).

## 2.3. ALINEACIÓN DE LAS SECUENCIAS

Las secuencias fueron editadas en el programa BIOEDIT (versión 5.0.6; Hall, 1999) y alineadas con la versión de Clustal W (Thompson *et al.*, 1994) integrada en el mismo. Dado que no presentaron *indels* (inserciones y deleciones), las secuencias fueron alineadas sin ambigüedad utilizando la opción de alineación múltiple.

Posteriormente, las secuencias de ambos genes fueron combinadas para producir una matriz de 1113 pb, a partir de la cual fueron realizados todos los análisis.

## 2.4. DISTANCIA GENÉTICA

La divergencia (distancia) genética entre los pares de secuencias fue calculada en PAUP\* 4.0b8a (Swofford, 2000) utilizando el modelo general de tiempo reversible (GTR, Felsenstein, 1981).

Con las distancias corregidas se construyó un fenograma, a partir del método de UPGMA (*unweighted pair - group method using arithmetic average*)

CUADRO 3. PRIMERS UTILIZADOS PARA AMPLIFICAR Y SECUENCIAR LOS SEGMENTOS DE LOS GENES ND<sub>3</sub> Y CITOCROMO B, EN EL PRESENTE ESTUDIO (L = CADENA LIGERA Y H = CADENA PESADA).

POSICIÓN EN HUMANO	GEN	SECUENCIA (5' - 3')	REFERENCIA
L14841	Cyt b	CCA TCC AAC ATC TCA GCA TGA TGA AA	Fu <i>et al.</i> , 2000
L15153	Cyt b	TGA GGA CAA ATA TCC TTC TGA GG	Fu <i>et al.</i> , 2000
L15153 M	Cyt b	TGA GGC CAA ATA TCA TTT TGA GG	Fu <i>et al.</i> , 2000
H15149	Cyt b	GCC CCT GAG AAT GAT ATT TGT CCT CA	Fu <i>et al.</i> , 2000
H15188	Cyt b	TTG CTG GGG TGA AGT TTT CTG GGT C	Fu <i>et al.</i> , 2000
H15343	Cyt b	GGC AAA TAG GAA GTA TCA TTC TG	Fu <i>et al.</i> , 2000
L12981	ND <sub>4</sub>	CCC AAA AGC CCACGT AGA GGC	Arevalo <i>et al.</i> , 1994
H15827	18S <sup>16S</sup>	CAT TAC TTT TAC TTG GAT TTG CAC CA	Arevalo <i>et al.</i> , 1994

La diversidad genética (haplotípica y nucleotídica) de las especies, fue calculada a partir de las fórmulas propuestas por Nei (1987).

## 2.5. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Todos los análisis filogenéticos fueron realizados en PAUP\*, versión 4.0b8a (Swofford, 2000).

La covarianza entre caracteres, que es considerada como un indicador de la señal filogenética existente en un grupo de datos (Fu y Murphy, 1999), fue evaluada a partir de dos distintos métodos:

a) El estadístico *gI*, que mide el sesgo de la distribución de frecuencias de las longitudes de todos los árboles (o una muestra) resultantes de un análisis de parsimonia (Huelsenbeck, 1991; Hillis y Huelsenbeck, 1992; Hillis *et al.*, 1993), fue calculado a partir de una selección de un millón de árboles elegidos al azar mediante la opción *evaluate random trees*.

b) La prueba de PTP (*permutation tail probability*), que evalúa la covarianza de una serie de datos con base en la covariación aleatoria de caracteres (Archie 1989; Faith y Cranston, 1991; Fu y Murphy, 1999), se realizó utilizando una muestra de 1000 matrices construidas aleatoriamente.

El análisis filogenético se llevó a cabo empleando los métodos de máxima parsimonia (MP) y máxima verosimilitud (ML, por sus siglas en inglés). El grupo interno (GI) fue constituido por las distintas poblaciones de las especies partenogenéticas (*C. cozumela*, *C. maslini* y *C. rodecki*) y su especie materna (*C. angusticeps*), mientras que las de *C. deppei* y *C. gularis* fueron utilizadas como grupos externos.

### 2.5.1. Máxima parsimonia

El método de máxima parsimonia se utilizó para llevar a cabo dos análisis distintos, el primero fue realizado considerando a todos los caracteres como no ordenados y con el mismo peso y el segundo, aplicando el pesaje sucesivo de caracteres (Farris, 1969) con base en el valor máximo del índice de consistencia reescalado. La construcción de los árboles se realizó mediante el método exacto de *branch and bound* y para evaluar el soporte de los clados, se llevó a cabo un análisis de *bootstrapping* mediante una búsqueda heurística por permutación global de ramas (*branch swapping*) con 5000 pseudoréplicas.

### 2.5.2 Máxima verosimilitud

Para establecer el modelo de sustitución nucleotídica más adecuado para las secuencias que integraban la matriz, se utilizó el programa Modeltest (versión 3; Posada y Crandall, 1998).

Para la obtención del árbol por máxima verosimilitud (ML), se utilizó el modelo evolutivo que de acuerdo con Modeltest (Posada y Crandall, 1998), presentó el índice de verosimilitud más alto: GTR + G. En este modelo se asume que las tasas son distintas para los diferentes tipos de sustitución (A - C, A - G, A - T, C - G, C - T y G - T) y que los sitios variables presentan una distribución gamma (Nei y Kumar, 2000). El árbol fue obtenido mediante una búsqueda heurística por permutación global de ramas (*branch swapping*), utilizando el método de TBR (*tree bisection and reconnection*). Finalmente, se realizó un análisis de *bootstrapping* con 100 pseudoréplicas.

## RESULTADOS

### 1. CARIOLOGÍA

Los cariotipos de las distintas especies fueron establecidos a partir del análisis de los cromosomas de 148 individuos pertenecientes a las tres especies partenogenéticas (*Cnemidophorus maslini*, *C. cozumela* y *C. rodecki*) y sus especies parentales (*C. angusticeps* y *C. deppei*).

#### 1.1. ESPECIES PARENTALES

##### 1.1.1 *Cnemidophorus angusticeps*

Para establecer el cariotipo de esta lagartija, se analizaron los cromosomas de 14 individuos de las poblaciones de Celestún ( $n = 10$ ) y Bacalar ( $n = 4$ ).

En ambas poblaciones, este lacertilio presenta un número diploide de 44 cromosomas, cuenta con 14 pares de macrocromosomas (1 par de cromosomas submetacéntricos y 13 pares de cromosomas subtelocéntricos) y 8 pares de microcromosomas subtelocéntricos. El par 1 (cromosomas submetacéntricos) se caracteriza por presentar satélites terminales (figura 2) La fórmula cromosómica de *Cnemidophorus angusticeps* es  $2 + 26 + 16$

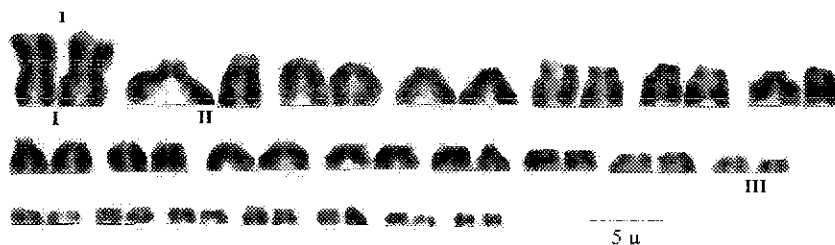


FIGURA 2. CARIOTIPO DIPLOIDE DE *CNEMIDOPHORUS ANGUSTICEPS*. CON LOS NÚMEROS ROMANOS SE MUESTRA A LOS CROMOSOMAS QUE INTEGRAN LOS DIFERENTES GRUPOS. EL NÚMERO 1 SEÑALA EL PAR CROMOSÓMICO QUE PRESENTA SATÉLITES.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

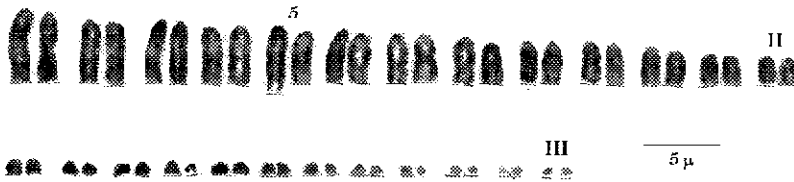


FIGURA 3. CARIOTIPO DIPLOIDE DE *CNEMIDOPHORUS DEPPEI*. EL PAR NÚMERO 5, SE CARACTERIZA POR LA PRESENCIA DE SATÉLITES TERMINALES. CON LOS NÚMEROS ROMANOS SE MUESTRA A LOS CROMOSOMAS QUE INTEGRAN LOS DISTINTOS GRUPOS.

### 1.1 2. *Cnemidophorus deppei*

Para establecer el cariotipo de esta lagartija, se obtuvieron los cromosomas de 20 individuos procedentes de Playa Miramar.

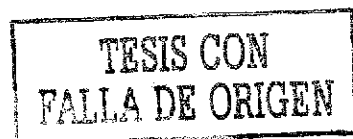
Esta especie cuenta con un número diploide de 50 cromosomas, posee 18 pares de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas, todos acrocéntricos. El par número 5 se caracteriza por presentar satélites terminales (figura 3). *Cnemidophorus deppei* presenta una fórmula cromosómica de  $0 + 26 + 24$ .

## 1.2. ESPECIES PARTENOGENÉTICAS

### 1.2.1. *Cnemidophorus maslini*

El cariotipo de esta lagartija fue establecido a partir del análisis de los cromosomas de 60 individuos provenientes de las poblaciones de Champotón ( $n = 20$ ), Calakmul ( $n = 5$ ), Puerto Morelos ( $n = 20$ ), Majahual ( $n = 8$ ), Cayo Norte ( $n = 5$ ) y Chetumal ( $n = 2$ ).

A lo largo de toda su distribución, *C. maslini* presenta el cariotipo híbrido exacto de las dos especies gonocóricas de la Península de Yucatán, el cual se caracteriza por presentar un número diploide de 47 cromosomas, 25 acrocéntricos (13 macrocromosomas y 12 microcromosomas) que



constituyen el complemento haploide de *C. deppoi* y 22 (1 macrocromosoma submetacéntrico, 13 macrocromosomas subtelocéntricos y 8 microcromosomas subtelocéntricos) que conforman el número haploide de *C. angusticeps*. Los macrocromosomas 1 submetacéntrico y 5 acrocéntrico se caracterizan por presentar satélites terminales (figura 4). La fórmula cromosómica de esta lagartija es la siguiente:  $1 + 26 + 20$ .

La única variación encontrada entre las poblaciones de *Cnemidophorus maslini*, consiste en que el cariotipo de los ejemplares de Cayo Norte presenta dos cromosomas extremadamente grandes (1 y 2) en el grupo de 25 cromosomas acrocéntricos. El tamaño de dichos cromosomas respectivamente, es de aproximadamente el 92 y 68% del tamaño del cromosoma submetacéntrico 1, mientras que en las poblaciones restantes, los cromosomas acrocéntricos 1 y 2 presentan tamaños que corresponden al 57 y 46 %, del tamaño del cromosoma submetacéntrico (figura 5).



FIGURA 4. CARIOTIPO DIPLOIDE DE *CNEMIDOPHORUS MASLINI*. LOS CROMOSOMAS 1 (SUBMETACÉNTRICO) Y 5 (ACROCÉNTRICO), SE CARACTERIZAN POR PRESENTAR SATÉLITES TERMINALES. LOS NÚMEROS ROMANOS INDICAN LOS DISTINTOS GRUPOS CROMOSÓMICOS.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN





FIGURA 5. CARIOTIPO DIPLOIDE DE LA POBLACIÓN DE CAYO NORTE, DE *C. MASLINI*

### 1.2.2 *Cnemidophorus cozumela*

Para establecer el cariotipo de este lacertilio, se analizaron los cromosomas de 20 individuos provenientes de Isla Cozumel.

Esta lagartija presenta un número diploide de 50 cromosomas, integrado por 30 macrocromosomas (11 subtelocéntricos y 19 acrocéntricos) y 20 microcromosomas (8 subtelocéntricos y 12 acrocéntricos). Los cromosomas acrocéntricos 5 y 9 presentan satélites terminales (figura 6). La fórmula cromosómica de *Cnemidophorus cozumela* es  $0 + 30 + 20$ .

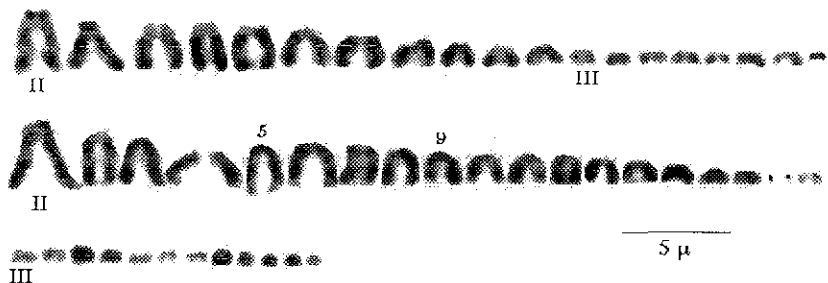


FIGURA 6. CARIOTIPO DIPLOIDE DE *CNEMIDOPHORUS COZUMELA*. CON LOS NÚMEROS ROMANOS SE MUESTRA A LOS CROMOSOMAS QUE PERTENECEN A DISTINTOS GRUPOS.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

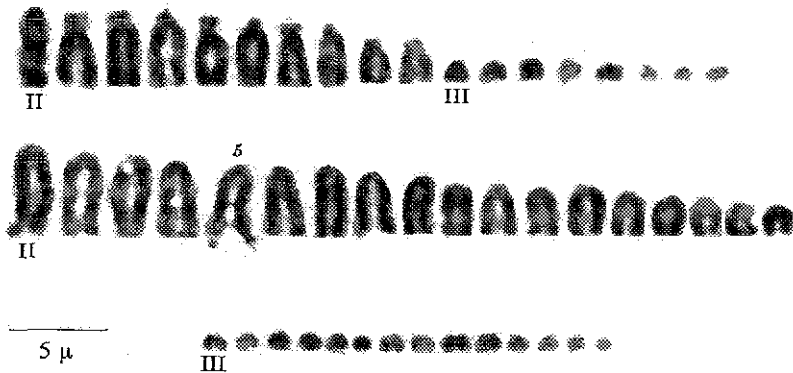


FIGURA 7. CARIOTIPO DIPLOIDE DE *CNEMIDOPHORUS RODECKI*. EL CROMOSOMA ACROCÉNTRICO 5, SE CARACTERIZA POR PRESENTAR SATÉLITES TERMINALES. CON LOS NÚMEROS ROMANOS SE MUESTRAN LOS CROMOSOMAS QUE PERTENECEN A LOS DISTINTOS GRUPOS.

### 1.2.3. *Cnemidophorus rodecki*

El cariotipo de esta lagartija fue establecido a partir del análisis de los cromosomas de 34 individuos de las poblaciones de Puerto Juárez ( $n = 20$ ) e Isla Contoy ( $n = 14$ ).

Tanto en la población del continente como en la isla, este lacertilio presenta un número diploide de 50 cromosomas: de ellos, 28 son macrocromosomas (10 subtelocéntricos y 18 acrocéntricos) y 22 microcromosomas (8 subtelocéntricos y 14 acrocéntricos). El cromosoma acrocéntrico 5 presenta satélites terminales (figura 7). La fórmula cromosómica de *Cnemidophorus rodecki* es  $0 + 28 + 22$ .

### 1.3. Bando cromosómico

Aunque las técnicas de bando cromosómico han dado pocos resultados en especies de reptiles (Peccinini-Seale, 1981), en el presente estudio se logró establecer un débil patrón de bandas G que permitió hacer algunas precisiones sobre los cariotipos de las especies del complejo *Cnemidophorus cozumela*.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

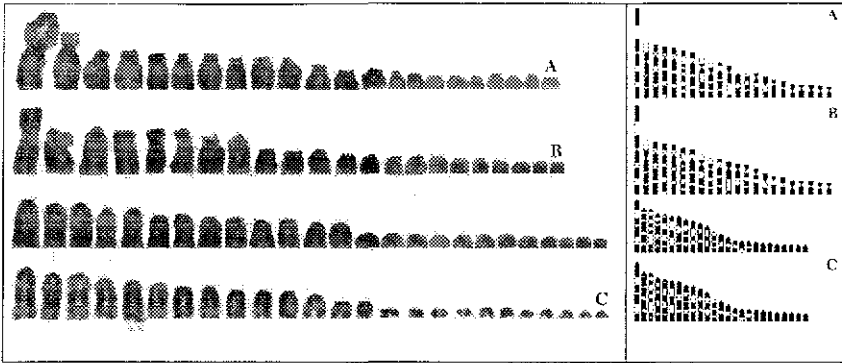


FIGURA 8. CARIOTIPO DE *CNEMIDOPHORUS MASLINI* Y SUS ESPECIES PARENTALES, MOSTRANDO EL PATRÓN DE BANDAS G. A. COMPLEMENTO HAPLOIDE DE *C. ANGUSTICEPS* ( $2N = 44$ ). B COMPLEMENTO DIPLOIDE DE *C. MASLINI* ( $2N = 47$ ). C. COMPLEMENTO HAPLOIDE DE *C. DEPPEI* ( $2N = 50$ ).

El análisis de las bandas cromosómicas de *C. maslini* y las dos especies parentales (figura 8) indicó que los cromosomas que integran el cariotipo de la especie partenogenética provienen de *C. angusticeps* y *C. deppei*, ya que el patrón que presentan los cromosomas de *C. maslini* es idéntico al que exhiben los de sus especies parentales.

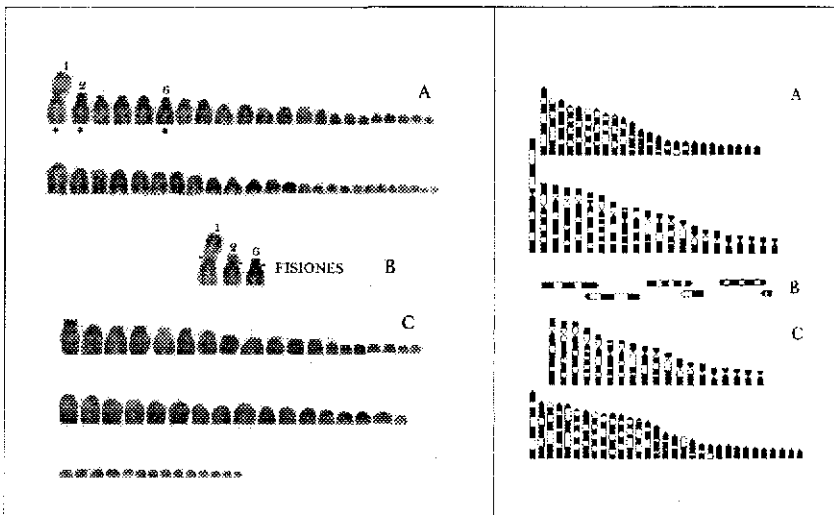


FIGURA 9. A CARIOTIPO HÍBRIDO ENTRE *C. ANGUSTICEPS* Y *C. DEPPEI* (*C. MASLINI*) B. CROMOSOMAS QUE SUFRIERON FISIONES PARA DAR LUGAR A *C. COZUMELA*. C. CAROTIPO DIPLOIDE DE *C. COZUMELA*.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

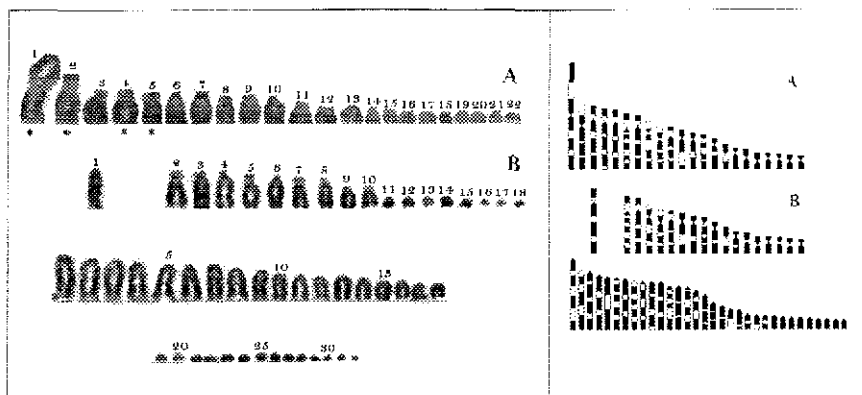


FIGURA 10. A. COMPLEMENTO HAPLOIDE DEL CARIOTIPO DE *CNEMIDOPHORUS ANGUSTICEPS* (CON LOS ASTERISCOS SE MUESTRAN LOS CROMOSOMAS QUE SUFRIERON FISIÓN). B. CARIOTIPO DIPLOIDE DE *CNEMIDOPHORUS RODECKI*.

En el caso de *C. cozumela*, las bandas permitieron identificar a los cromosomas 1 (submetacéntrico), 2 y 6 (subtelocéntricos), como aquellos que sufrieron fisiones en el cariotipo híbrido para dar origen al cariotipo que actualmente se presenta en los lacertilios de Cozumel (figura 9)

El bandeo cromosómico también permitió identificar a los elementos 1 (submetacéntrico), 2, 4 y 5 (subtelocéntricos) del cariotipo híbrido, como aquellos que se dividieron para originar el cariotipo de *C. rodecki* (figura 10).

## 2. SECUENCIAS DE DNA MITOCONDRIAL

### 2.1. DISTANCIAS GENÉTICAS ENTRE POBLACIONES

La divergencia genética entre poblaciones fue calculada a partir de las 1113 pb (anexo 3) que resultaron de la unión de las secuencias parciales de los genes mitocondriales citocromo b (671 pb) y ND<sub>4</sub> (442 pb). Se calcularon las distancias absolutas (número de nucleótidos distintos entre secuencias) y las distancias corregidas con el modelo general de tiempo reversible (cuadro 4).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

CUADRO 4. DISTANCIAS GENÉTICAS ENTRE LAS POBLACIONES DE LAS ESPECIES DEL COMPLEJO C. COZUMILLA Y SUS ESPECIES PARENTALES. EN LA DIAGONAL INFERIOR SE MUESTRAN LAS DISTANCIAS ABSOLUTAS Y EN LA SUPERIOR, LAS DISTANCIAS CALCULADAS A PARTIR DEL MODELO GENERAL DE TIEMPO REVERSIBLE. [PM = P. MORELOS, CK = CALAKMUL, MA = MAJAHUAL, CN = CAYO NORTE, CH = CHAMPOTÓN, CZ = COZUMEL, CY = CONTOY, PJ = P. JUAREZ, CE = CELESTÚN, CT = CHETUMAL, CB = CHAHUAH, MI = PLAYA MIRAMAR, GU = GUERRERO].

	PM	CK	MA	CN	CH	CZ	CY	PJ	CE	CT	CB	MI	GU
PM	-	.0009	.0027	.0045	.0018	0	.0118	.0127	.0118	.0136	.0173	.1610	.0902
CK	1	-	.0018	.0036	.0009	.0009	.0109	.0118	.0109	0.128	.0164	.1620	.0892
MA	3	2	-	.0036	.0009	.0027	.0127	.0136	.0128	.0146	.0164	.1644	.0913
CN	5	4	4	-	.0045	.0045	.0146	.0155	.0146	.0164	.0201	.1598	.0912
CH	2	1	1	5	-	.0018	.0118	.0127	.0118	.0137	.0155	.1631	.0902
CZ	0	1	3	5	2	-	.0118	.0127	.0118	.0137	.0174	.1695	.0902
CY	13	12	14	16	13	13	-	.0027	.0072	.0109	.0202	.1665	.0901
PJ	14	13	15	17	14	14	3	-	.0045	.0082	.0174	.1642	.0881
CE	13	12	14	16	13	13	8	5	-	.0036	.0164	.1606	.0811
CT	15	14	16	18	15	15	12	9	4	-	.0183	.1582	.0892
CB	19	18	18	22	17	19	22	19	18	20	-	.1701	.0912
MI	156	157	159	155	158	156	161	159	156	154	164	-	.1783
GU	92	91	93	93	92	92	92	90	89	91	95	174	-

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

El análisis de las secuencias permitió identificar la existencia de un haplotipo distinto en cada una de las poblaciones estudiadas (anexo 3), tanto de las especies partenogenéticas, como de las dos especies parentales (figura 11).

Dentro las especies unisexuales, fueron encontrados siete diferentes haplotipos que presentan divergencias entre el 0.09 y el 1.55 % (cuadro 5). Cinco de estos haplotipos (CH, CK, PM, MA y CN; figura 11) corresponden a las poblaciones de *Cnemidophorus maslini* y entre ellos se presentan divergencias del 0.09 al 0.45% (cuadro 5).

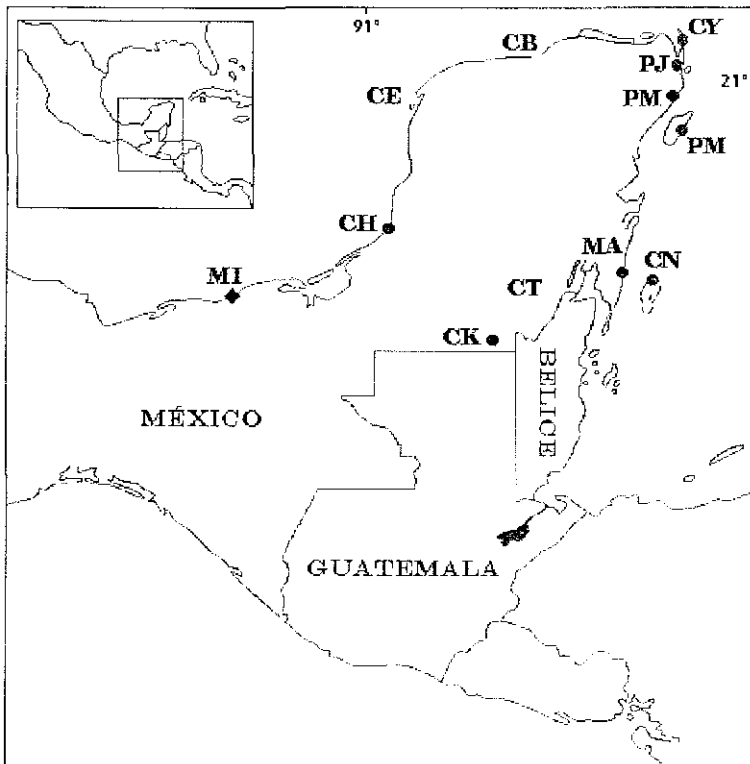


FIGURA 11. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS HAPLOTIPOS DE LAS DISTINTAS ESPECIES DEL COMPLEJO *C. COZUMEL* Y SUS ESPECIES PARENTALES. [PM = P. MORELOS, CK = CALAKMUL, MA = MAJAHUAL, CN = CAYO NORTE, CH = CHAMPOIÓN, CZ = COZUMEL, CY = CONIOY, PJ = P. JUÁREZ, CE = CELESTÚN, CT = CHETUMAL, CB = CHABIHAU, MI = PLAYA MIRAMAR, GU = GUERRERO].

CUADRO 5. DISTANCIAS GENÉTICAS ENTRE LAS POBLACIONES DE LAS LAGARTIJAS UNISEXUALES DEL COMPLEJO *C. COZUMELA* Y CON SUS ESPECIES PARENTALES.

ESPECIES	INTERVALO	PROMEDIO ( $\pm$ DE)
<i>C. mastini</i> – <i>C. mastini</i>	0.0009 – 0.0045	0.0025 – 0.0014
<i>C. mastini</i> – <i>C. cozumela</i>	0.0000 – 0.0045	0.0020 $\pm$ 0.0017
<i>C. mastini</i> – <i>C. rodecki</i>	0.0109 – 0.0155	0.0128 $\pm$ 0.0014
<i>C. rodecki</i> – <i>C. rodecki</i>	0.0027	0.0027
<i>C. rodecki</i> – <i>C. cozumela</i>	0.0118 – 0.0127	0.0122 $\pm$ 0.0006
<i>C. angusticeps</i> – <i>C. angusticeps</i>	0.0036 – 0.0183	0.0128 $\pm$ 0.0080
<i>C. angusticeps</i> – <i>C. mastini</i>	0.0109 – 0.0201	0.0146 $\pm$ 0.0025
<i>C. angusticeps</i> – <i>C. cozumela</i>	0.0118 – 0.0174	0.0143 $\pm$ 0.0028
<i>C. angusticeps</i> – <i>C. rodecki</i>	0.0045 – 0.0202	0.0114 $\pm$ 0.0062
<i>C. angusticeps</i> – <i>C. deppei</i>	0.1582 – 0.1701	0.1630 $\pm$ 0.0063
<i>C. deppei</i> – <i>C. mastini</i>	0.1598 – 0.1644	0.1621 $\pm$ 0.0018
<i>C. deppei</i> – <i>C. cozumela</i>	0.1610	0.1610
<i>C. deppei</i> – <i>C. rodecki</i>	0.1642 – 0.1665	0.1654 $\pm$ 0.0016

Los otros dos haplotipos, fueron identificados en las poblaciones de *C. rodecki* (PJ y CY; figura 11) y muestran una divergencia de 0.27% (cuadro 5). Los individuos de *C. cozumela* presentan el haplotipo PM (figura 11, anexo 3), característico de los individuos de *C. mastini* de Puerto Morelos.

La distancia promedio entre las poblaciones de las lagartijas partenogenéticas y *C. angusticeps* fue de 1.38%  $\pm$  0.38 (0.45 – 2.02%), mientras que la encontrada entre las formas unisexuales y *C. deppei* fue de 16.28%  $\pm$  0.22 (15.98 – 16.65%; cuadro 5). La divergencia entre *C. angusticeps* y las especies partenogenéticas fue similar a la distancia promedio existente entre los haplotipos (CF, CT y CB; figura 11) de las distintas poblaciones de la especie gonocórica (1.28%  $\pm$  0.80; cuadro 5).

El fenograma muestra que las distancias más pequeñas se presentan entre los distintos haplotipos de *Cnemidophorus mastini* y que *C. rodecki* es la especie partenogenética que presenta menor divergencia con la especie materna. Además, puede observarse la enorme distancia que presentan las

especies unisexuales con su especie paterna (*C. deppei*), en comparación a la que presentan con *C. angusticeps* (figura 12).

Dado que *Cnemidophorus cozumela* es endémica de Isla Cozumel, únicamente se pudo obtener la diversidad genética de las otras dos especies unisexuales.

La diversidad haplotípica que mostraron las especies partenogenéticas, fue de 0.85 en *C. maslini* y 0.57 en *C. rodecki*, mientras que su especie materna presentó una diversidad de 0.73. La diversidad nucleotídica fue de 0.0012 y 0.0008 en *C. maslini* y *C. rodecki*, respectivamente y 0.0039 en *C. angusticeps* (cuadro 6).

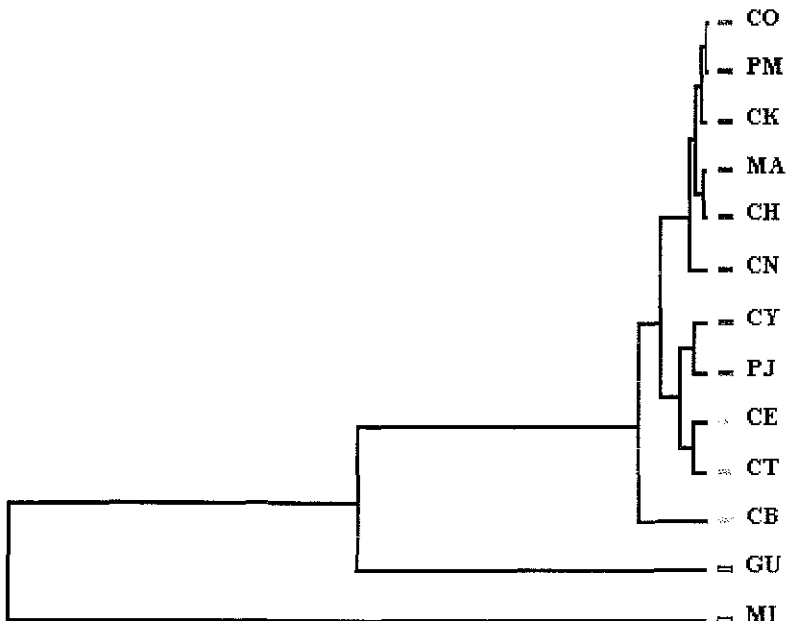


FIGURA 12. FENOGRAMA QUE MUESTRA LAS DISTANCIAS GENÉTICAS PRESENTES ENTRE LAS ESPECIES DEL COMPLEJO *CNEMIDOPHORUS COZUMELA* Y SUS ESPECIES PARENTALES. CON LOS DIFERENTES COLORES, SE DISTINGUEN LOS HAPLOTIPOS DE LAS DISTINTAS ESPECIES (AZUL = *C. COZUMELA*, ROJO = *C. MASLINI*, VERDE = *C. RODECKI*, NARANJA = *C. ANGUSTICEPS*, BLANCO = *C. GUILARIS* Y *C. DEPPEI*).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



CUADRO 6 DIVERSIDAD EN EL DNA MITOCONDRIAL DE VARIAS ESPECIES PARTENOGENÉTICAS (P) DE LOS GÉNEROS *CNEMIDOPHORUS* Y *HETERONOLLA* Y SUS ANCESTROS MATERNOS (M).

ESPECIE	DIVERSIDAD HAPLOTÍPICA		DIVERSIDAD NUCLEOTÍDICA		DIVERGENCIA MÁXIMA	
	P	M	P	M	P	M
<i>C. uniparens</i>	0.75	0.40	0.002	0.024	0.006	0.068
<i>C. tessellatus</i>	0.17	0.50	0.001	0.001	0.013	0.020
<i>C. velox</i>	0.89	0.27	1200.003	0.007	0.007	0.012
<i>C. exsanguis</i>	0.94	0.27	0.002	0.007	0.006	0.012
<i>C. lemniscatus</i>	0.75	0.91	0.001	0.064	0.001	0.019
<i>H. binoei</i>	0.82	1.00	0.001	0.027	0.007	0.054
<i>C. maslini</i>	<b>0.82</b>	0.73	<b>0.0012</b>	0.0039	<b>0.0045</b>	0.0183
<i>C. rodecki</i>	<b>0.57</b>	0.73	<b>0.0008</b>	0.0039	<b>0.0027</b>	0.0183

## 2.2. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Aunque se realizaron análisis independientes para cada uno de los genes (citocromo b y ND<sub>4</sub>), se prefirió el análisis basado en la evidencia total de los 1113 pb, debido a que los datos combinados han mostrado ser superiores en la evaluación de hipótesis filogenéticas (Kluge, 1989; Kluge, 1998; Nixon y Carpenter, 1996; Nixon y Ochoterena, 2001)

La distribución de frecuencias de las longitudes de los árboles construidos por máxima parsimonia mostró un marcado sesgo a la izquierda. El valor calculado de *gI* para el conjunto completo de datos fue de -1.74, que comparado con el valor crítico para datos al azar (*gI* = - 0.15 con P = 0.01) considerando 15 taxones y 500 o más caracteres con cuatro estados de carácter (Hillis y Huelsenbeck, 1992), indicó la existencia de señal filogenética significativa para el grupo de datos. La prueba de permutación (PTP) mostró también la existencia de estructura jerárquica no aleatoria y por lo tanto, la presencia de señal filogenética significativa en el conjunto de datos (P = 0.001)

### 2.2.1 Máxima parsimonia

De acuerdo con el análisis de MP, 221 caracteres de los 1113 fueron variables y de ellos, 54 fueron parsimoniosamente informativos.

El método sin ponderación de caracteres produjo un total de 27 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 252 pasos, un índice de consistencia de 0.74 (excluyendo a los caracteres no informativos) y un índice de retención de 0.78. Posteriormente, se construyó un árbol de consenso estricto (figura 13) de los 27 árboles más parsimoniosos. La topología de este árbol y los valores de *bootstrap* (BTP = 100) apoyan la monofilia del grupo interno, que quedó integrado por las distintas poblaciones de *C. angusticeps* y las especies unisexuales. Los taxones del GI se encuentran formando dos clados principales, que de acuerdo con los valores de *bootstrap*, están poco sustentados. El primero (BTP = 61) está integrado por la población de Chabihau de *C. angusticeps* y las distintas poblaciones de *C. mastini* y *C. cozumela*, que se encuentran formando un grupo fuertemente apoyado (BTP = 94). El segundo clado (BTP = 62) está conformado por las poblaciones restantes de *C. angusticeps* (Celestún y Chetumal) y las dos de *C. rodecki*, formando cada especie un clado más inclusivo (Figura 13).

El método de pesaje sucesivo de caracteres produjo un solo árbol con una longitud de 219.18, un índice de consistencia de 0.9357 y un índice de retención de 0.9552. La topología de este cladograma fue idéntica a la de uno de los 27 árboles más parsimoniosos obtenidos por el método sin ponderación de caracteres (figura 14) y al igual que el árbol de consenso estricto, presenta dos grandes clados. El primero (BTP = 70) está constituido por la población de Chabihau de *C. angusticeps*, que aparece como clado basal y por las distintas poblaciones de *C. mastini* y *C. cozumela*, que forman un grupo bien apoyado (BTP = 99). Y aunque los integrantes de este grupo están constituyendo una politomía, destacan los clados

formados por las poblaciones de Majahual y Cayo Norte (BTP = 64) y las de Puerto Morelos y Cozumel (BTP = 64). El segundo clado (BTP = 87) está formado por las otras poblaciones (Chetumal y Celestún) de *C. angusticeps*, constituyendo la de Celestún, un clado débilmente apoyado (BTP = 62) con las poblaciones de *C. rodecki* (figura 14).

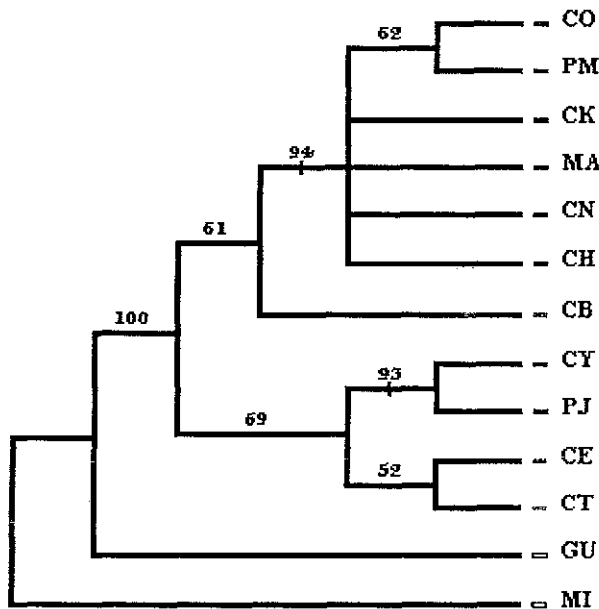


FIGURA 13. ÁRBOL DE CONSENSO ESTRICTO QUE MUESTRA LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LAS POBLACIONES (HAPLOTIPOS) DE *C. ANGUSTICEPS* Y LAS ESPECIES DEL COMPLEJO *C. COZUMELA*. CON LOS DIFERENTES COLORES, SE DISTINGUEN LOS HAPLOTIPOS DE LAS DISTINTAS ESPECIES (AZUL = *C. COZUMELA*, ROJO = *C. MASLINI*, VERDE = *C. RODECKI*, NARANJA = *C. ANGUSTICEPS*, BLANCO = *C. GULARIS* Y *C. DEPPEI*). LOS NÚMEROS SOBRE LAS RAMAS INDICAN LOS VALORES DE BOOTSTRAP Y LAS LÍNEAS VERTICALES, EL ORIGEN DE LA PARTENOGENÉNESIS EN LOS DISTINTOS CLADOS.

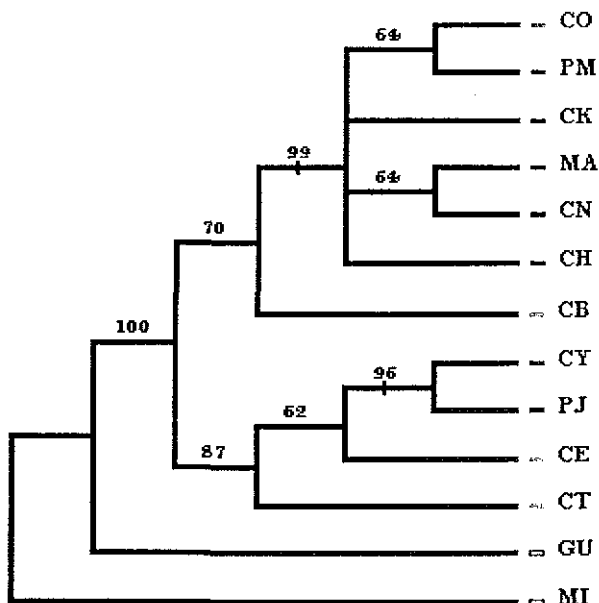


FIGURA 14. ÁRBOL OBTENIDO CON EL MÉTODO DE PESAJE SUCESIVO QUE MUESTRA LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LAS POBLACIONES (HAPLOTIPOS) DE *C. ANGUSTICEPS* Y LAS ESPECIES DEL COMPLEJO *C. COZUMELA*. CON LOS DIFERENTES COLORES, SE DISTINGUEN LOS HAPLOTIPOS DE LAS DISTINTAS ESPECIES (AZUL = *C. COZUMELA*, ROJO = *C. MASLINI*, VERDE = *C. RODECKI*, NARANJA = *C. ANGUSTICEPS*, BLANCO = *C. GULARIS* Y *C. DEPPEI*). LOS NÚMEROS SOBRE LAS RAMAS INDICAN LOS VALORES DE BOOTSTRAP Y LAS LÍNEAS VERTICALES, EL ORIGEN DE LA PARTENOGENÉESIS EN LOS DISTINTOS CIADOS.

## 2.2.2. Máxima verosimilitud

El análisis de máxima verosimilitud utilizando el modelo GTR + G, en el que se consideran seis tipos diferentes de sustitución y una distribución gamma para los sitios variables, dio como resultado un sólo árbol con un índice de verosimilitud  $- \ln = 2757.4$  (figura 15).

En el árbol producido, los taxones del GI están formando una politomía que está integrada por tres grupos distintos. Uno de ellos (BTP =

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

83), está constituido por las cinco poblaciones de *C. maslini* y la de *C. cozumela*, que forma un clado con la población de Puerto Morelos (BTP = 56). El segundo (BTP = 58) incluye a las poblaciones de Celestún y Chetumal de *C. angusticeps* y a las dos poblaciones de *C. rodecki*, que forman un clado bien sustentado (BTP = 85). El tercero, está formado únicamente por la población de Chabihau de *C. angusticeps* (figura 15).

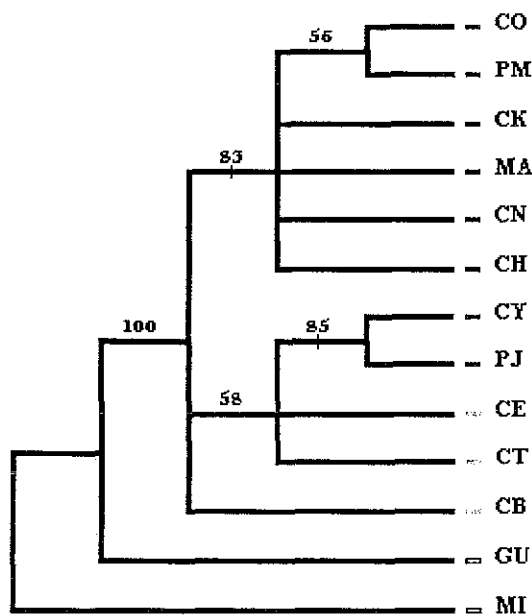


FIGURA 15. ÁRBOL OBTENIDO POR EL MÉTODO DE MÁXIMA VEROSIMILITUD (GTR + G), QUE MUESTRA LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LAS POBLACIONES DE *C. ANGUSTICEPS* Y LAS ESPECIES DEL COMPLEJO *C. COZUMELA*. CON LOS DISTINTOS COLORES, SE MUESTRAN LOS HAPLOTIPOS DE LAS DIFERENTES ESPECIES (AZUL = *C. COZUMELA*, ROJO = *C. MASLINI*, VERDE = *C. RODECKI*, NARANJA = *C. ANGUSTICEPS*, BI ANCO = *C. GULARIS* Y *C. DEPPEI*). LOS NÚMEROS SOBRE LAS RAMAS INDICAN LOS VALORES DE BOOTSTRAP.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

### 2.2.3. Relaciones filogenéticas

Los árboles obtenidos con los distintos métodos indican que las poblaciones de las especies unisexuales (*Cnemidophorus cozumela*, *C. maslini* y *C. rodecki*), forman un grupo monofilético con las poblaciones de *C. angusticeps*, hecho que está fuertemente apoyado por el análisis de *bootstrap* (figuras 13 - 15).

Aunque las topologías de los tres árboles presentan ligeras variaciones, en todas ellas se puede observar que las poblaciones que integran el grupo interno se distribuyen en dos grandes clados. Los árboles obtenidos con los métodos de MP presentan mayor resolución que el generado por máxima verosimilitud y en ellos se aprecia que las poblaciones de las especies partenogenéticas se encuentran integrando cada uno de los dos clados, junto con algunas poblaciones de *Cnemidophorus angusticeps*. Uno de los clados está formado por las distintas poblaciones de *C. maslini* (Puerto Morelos, Calakmul, Majahual, Cayo Norte y Champotón), *C. cozumela* (Cozumel) y la población de Chabihau de *C. angusticeps*, mientras que el otro está constituido por las dos poblaciones de *C. rodecki* (Contoy y Puerto Juárez) y las de Celestún y Chetumal de *C. angusticeps* (figuras 13 - 14). Este último clado está presente también en el árbol generado por ML, pero produciendo una politomía con el clado constituido por las cinco poblaciones de *C. maslini* y la población de *C. cozumela* y el formado por la población de Chabihau de *C. angusticeps* (figura 15)

CUADRO 7. CLONES IDENTIFICADOS DENTRO DE LAS ESPECIES DEL COMPLEJO *Cnemidophorus* COZUMELA

ESPECIE	POBLACIÓN	CARIOTIPO	HAPLOTIPO DE mtDNA
<i>C. maslini</i>	Puerto Morelos	$2n = 47$ (1+26+20)	PM
<i>C. maslini</i>	Majahual	$2n = 47$ (1+26+20)	MA
<i>C. maslini</i>	Cayo Norte	$2n = 47$ (1+26+20)	CN
<i>C. maslini</i>	Champotón	$2n = 47$ (1+26+20)	CH
<i>C. maslini</i>	Calakmul	$2n = 47$ (1+26+20)	CK
<i>C. rodecki</i>	Contoy	$2n = 50$ (0+28+22)	CY
<i>C. rodecki</i>	Puerto Juárez	$2n = 50$ (0+28+22)	PJ
<i>C. cozumela</i>	Cozumel	$2n = 50$ (0+30+20)	PM

### 3. CLONES IDENTIFICADOS DENTRO DEL COMPLEJO *Cnemidophorus* COZUMELA

Los análisis de cariólogía y mtDNA mostraron la existencia de ocho diferentes clones dentro de las especies del complejo *Cnemidophorus cozumela*. Cariológicamente se distinguen tres grupos que con base en los haplotipos de mtDNA identificados, se subdividen en varios grupos (cuadro 7).

Los lacertilios identificados como *C. maslini* se caracterizan por presentar un número diploide de 47 cromosomas, que en combinación con los haplotipos de mtDNA forman los clones 47(PM), 47(MA), 47(CN), 47(CH) y 47(CK), que se distribuyen a todo lo largo de la Península de Yucatán (figura 16). Los individuos de *C. rodecki* muestran un cariotipo de 50 cromosomas (0+28+22) y con base en los haplotipos de mtDNA se

dividen en los clones 50(CY) y 50(PJ), que se distribuyen únicamente en el noreste de la Península de Yucatán (figura 16).

Los lacertilios de Cozumel (figura 16) constituyen un solo clon, que se caracterizan por presentar un cariotipo de 50 cromosomas (0+30+20) y un haplotipo PM de mtDNA (cuadro 7).

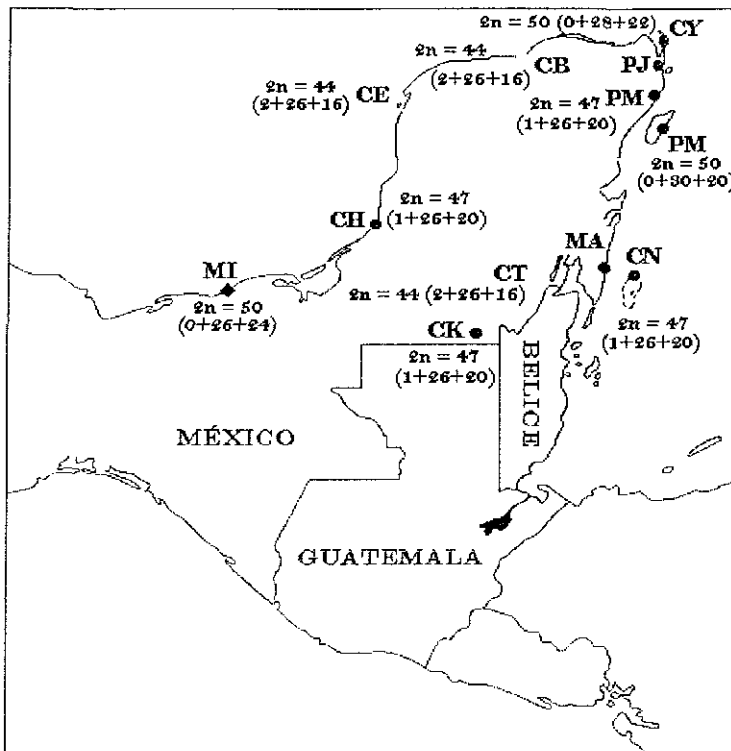


FIGURA 16. DISTRIBUCIÓN DE LOS CLONES DE LAS ESPECIES DEL COMPLEJO *CNEMIDOPHORUS COZUMELIA*

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## DISCUSIÓN

### 1. ORIGEN DE LA PARTENOGENESIS EN LOS LACERTILIOS DEL COMPLEJO *CNEMIDOPHORUS COZUMELA*

Poco después de haber sido descubierta la partenogénesis en lacertilios (Darevsky, 1958; Minton, 1958; Tinkle, 1959; Duellman y Zweifel, 1962; Maslin, 1962), diversos autores sugirieron que los reptiles uniparentales se originaban a partir de la hibridación interespecífica entre individuos de dos especies gonocóricas (Lowe y Wright, 1966). Por esta razón, desde que las lagartijas unisexuales de la Península de Yucatán fueron descritas como un complejo clonal, se propuso que *C. angusticeps* y *C. deppei* podían ser las especies parentales (McCoy y Maslin, 1962). Dado que son las dos únicas especies gonocóricas del género que habitan en la península, esta idea fue ampliamente aceptada, aunque en la actualidad no se tiene evidencia de su existencia en simpatria (Lee, 1996, 2000).

Con base en los estudios realizados desde la década de los 1960's, a la fecha se conoce que los lacertilios partenogenéticos del sudeste de México se originaron a partir de dos eventos independientes de hibridación (Hernández Gallegos *et al.*, 1998) en los que *C. angusticeps* participó como la especie materna (Moritz *et al.*, 1992a). Además, la evidencia de tipo cariológico ha permitido establecer que al menos en cuatro poblaciones, *C. maslini* presenta el cariotipo híbrido exacto de las dos especies propuestas como parentales (Fritts, 1969; Manríquez Morán *et al.*, 2000) y que *C. cozumela* presenta una modificación del mismo (Jenkins, 1994; Manríquez Morán *et al.*, 2000)

Desde los primeros años del estudio de la partenogénesis en lacertilios, los trabajos cariológicos han sido de gran relevancia, pues gracias a ellos se pudo conocer la condición híbrida de estos organismos y

en muchos casos permitieron identificar a las especies parentales de las formas partenogenéticas (Darevsky *et al.*, 1985)

El análisis cariológico de 189 individuos pertenecientes a 29 especies del género *Cnemidophorus* (Lowe *et al.*, 1970), reveló que los taxones que integraban cada uno de los grupos descritos por morfología (*sexlineatus*, *tigris*, *lemniscatus* y *depppei*), presentaban cariotipos similares entre sí y con características que los distinguían de los cariotipos de las especies pertenecientes a otros grupos.

Con base en los resultados obtenidos por Lowe *et al.* (1970), quedó establecido que las especies de los grupos *sexlineatus* y *tigris* presentaban números diploides de 46 cromosomas ( $2 + 24 + 20$  y  $6 + 16 + 24$ , respectivamente), mientras que las de los grupos *lemniscatus* y *depppei*, de 50 ( $2 + 24 + 24$ ) y 52 ( $0 + 28 + 24$ ) cromosomas.

La constancia en el número cromosómico de las especies de los distintos grupos es una de las características que más se ha destacado en los estudios cariológicos realizados con las especies del género *Cnemidophorus* (Wright, 1993). Sin embargo, algunos trabajos (Fritts, 1969; Manríquez Morán *et al.*, 2000) han mostrado que las especies parentales de los lacertilios del complejo *C. cozumela* presentan cariotipos que difieren ligeramente de los sugeridos por Lowe *et al.* (1970). *C. angusticeps* (grupo *sexlineatus*) presenta un cariotipo de 44 cromosomas, dos submetacéntricos y 42 subtelocéntricos ( $2 + 26 + 16$ ), mientras que *C. depppei* (grupo *depppei*) presenta un número diploide de 50 cromosomas ( $0 + 26 + 24$ ), todos de tipo acrocéntrico.

En 1969, Fritts realizó un estudio en el que analizó morfológica y cariológicamente a las especies del complejo *C. cozumela* y sus especies parentales y con base en los cariotipos obtenidos sugirió por primera vez el origen vía hibridación de uno de los taxones de este complejo. El autor encontró que *C. maslini* (entonces *C. cozumela maslini*) presentaba el

cariotipo híbrido ( $2n = 47: 1 + 26 + 20$ ) que era la combinación exacta de los complementos haploides de las dos especies gonocóricas de Yucatán. Sin embargo, sólo uno de los 12 individuos de la población que analizó (norte de Champotón, Campeche) mostraba este cariotipo; los demás, exhibían un cariotipo modificado ( $2n = 47: 0 + 27 + 20$ ), que carecía del cromosoma submetacéntrico proveniente de *C. angusticeps* y presentaba un acrocéntrico más.

El análisis cariológico del presente estudio, al igual que los realizados previamente (Fritts, 1969; Manríquez Morán *et al.*, 2000), permitió establecer que de las tres especies partenogenéticas de Yucatán sólo *C. maslini* presenta el cariotipo híbrido exacto entre *C. angusticeps* y *C. deppei*.

El origen híbrido de otras especies uniparentales de *Cnemidophorus* fue confirmado también, con base en estudios cariológicos. Se observó que las especies del grupo *tesselatus* (*C. neomexicanus* y *C. tessellatus*) presentan cariotipos híbridos constituidos por complementos haploides de las especies de los grupos *tigris* y *sexlineatus*. Y aunque son más difíciles de diferenciar, se ha observado que diversas combinaciones de los complementos haploides de las especies gonocóricas de los grupos *lemniscatus* y *sexlineatus* están constituyendo los cariotipos de las especies unisexuales diploides y triploides de dichos grupos (Lowe *et al.*, 1970; Darevsky *et al.*, 1985; Wright, 1993). En otros géneros la identificación por cariológica de las especies híbridas es más difícil, pues los cariotipos de las especies parentales son prácticamente indistinguibles (Darevsky *et al.*, 1985).

Un aspecto que hay que destacar, es la marcada homogeneidad cariológica entre los individuos de las distintas poblaciones (Champotón, Calakmul, Chetumal, Majahual, Cayo Norte y Puerto Morelos) de *C. maslini*. A diferencia de los resultados mostrados por Fritts (1969), los del

presente estudio indican que a pesar de su amplia distribución y su variación en morfología (Taylor y Cooley, 1995b), coloración y patrón de bandas dorsolaterales (Hernández Gallegos *et al.*, 1998), los individuos de esta especie (anexo 4) presentan un solo cariotipo.

El estudio de histocompatibilidad realizado entre individuos de tres diferentes poblaciones (Champotón, Puerto Morelos y Majahual) de *C. maslini* (Hernández Gallegos *et al.*, 1998), demostró que entre las lagartijas de esas poblaciones existía una homogeneidad genética del 100%, sugiriendo que dichas poblaciones se originaron a partir de los descendientes de un solo individuo. Dado que la herencia de los cromosomas en las especies partenogénicas es clonal (Darevsky *et al.*, 1985), los resultados de este trabajo indican que no sólo los individuos de las poblaciones utilizadas en el estudio de histocompatibilidad (que habitan en las playas de la Península de Yucatán), sino también las que se encuentran dentro del continente (Calakmul y Chetumal) y en las islas (Cayo Norte), se originaron a partir de una misma hembra. Aunque cabe la posibilidad de que la hibridación múltiple entre las mismas especies gonocóricas haya originado cariotipos idénticos entre diferentes clones de las especies partenogénicas (Parker *et al.*, 1989).

En el estudio de histocompatibilidad realizado por Hernández Gallegos *et al.* (1998) también se analizó el grado de homogeneidad genética entre *C. maslini* y *C. cozumela*, encontrándose una isogenicidad del 100%, lo cual indica que la especie endémica de Isla Cozumel evolucionó a partir de *C. maslini*. Como ha sido propuesto con anterioridad (Manríquez Morán *et al.*, 2000), *C. cozumela* parece haberse originado a partir de un individuo de *C. maslini* que sufrió algunas modificaciones en su cariotipo, pues esta lagartija (*C. cozumela*) presenta un número diploide de 50 cromosomas.

Al hacer una comparación de los cariotipos de los lacertilios unisexuales, se observa que el de *C. cozumela* carece del macrocromosoma submetacéntrico (I) y dos de los macrocromosomas subtelocéntricos (II) existentes en el cariotipo de *C. maslini* y presenta cuatro macrocromosomas y dos microcromosomas acrocéntricos más. Diversos estudios han mostrado que las transformaciones Robertsonianas (fusiones y fisiones a nivel del centrómero) son de los principales mecanismos de evolución cromosómica dentro de un gran número de especies (de Robertis y de Robertis, 1990; King, 1993). De acuerdo con el análisis cariológico llevado a cabo, dichas transformaciones son las únicas responsables de la formación del cariotipo de *C. cozumela*. Uno de los efectos más evidentes de este tipo de mutación es el cambio en el número de cromosomas de un cariotipo. Si se parte del cariotipo híbrido exacto entre *C. angusticeps* y *C. deppoi* (= *C. maslini*), se observa que para dar origen al cariotipo de *C. cozumela* se produjo un aumento en el número cromosómico, al originarse seis elementos de tipo acrocéntrico mediante la fisión de los tres cromosomas mencionados.

Los análisis cariológicos realizados previamente en *C. cozumela* habían permitido hacer diversas propuestas sobre el origen de esta lagartija (Jenkins, 1994; Manríquez Morán *et al.*, 2000), pero gracias al bandeo cromosómico ahora es posible identificar a los cromosomas 1 (submetacéntrico) y 2 y 6 (subtelocéntricos) del grupo proveniente de *C. angusticeps* como aquellos que se vieron afectados por fisión (figura 9).

En conjunto con los estudios de histocompatibilidad (Hernández Gallegos *et al.*, 1998) y mtDNA (Moritz *et al.*, 1992a), el análisis cariológico permite asegurar que *Cnemidophorus cozumela* no es una especie partenogenética originada por la hibridación entre dos especies gonocóricas sino un taxón derivado de una especie uniparental preexistente (*C. maslini*), por medio de un proceso de cladogénesis.

Por otra parte, varios autores han sugerido que *Cnemidophorus rodecki* se originó a través de la hibridación entre *C. angusticeps* y *C. deppei* (Fritts, 1969; Moritz *et al.*, 1992a; Taylor y Cooley, 1995 a y b); Sin embargo, esto nunca se ha comprobado y se conoce muy poco sobre el origen y la historia evolutiva de dicha lagartija.

El estudio de histocompatibilidad llevado a cabo entre individuos de Puerto Juárez e Isla Contoy (Hernández Gallegos, 1998) demostró una homogeneidad genética de 100% y por lo tanto, un solo origen de la partenogénesis para las distintas poblaciones de esta lagartija, las cuales presentan también homogeneidad cariológica. *C. rodecki* presenta un número diploide de 50 cromosomas, que como en las otras dos especies del complejo *C. cozumela*, pueden dividirse en dos grupos. Uno de ellos está constituido por 18 cromosomas submetacéntricos (10 macrocromosomas y ocho microcromosomas), y el otro por 32 cromosomas acrocéntricos (18 macrocromosomas y 14 microcromosomas).

Considerando que *C. rodecki* surgió a partir del entrecruzamiento entre individuos de *C. angusticeps* y *C. deppei*, su cariotipo debería ser el híbrido constituido por los complementos haploides de estos dos (como en *C. maslini*), o bien, una modificación del mismo. Diversos estudios han revelado que una vez que se ha originado una especie híbrida unisexual, su cariotipo puede variar y presentar ligeras modificaciones con respecto al cariotipo híbrido original (Darevsky *et al.*, 1985; Wright, 1993). Asumiendo que esta lagartija tuvo en un principio la combinación de los cromosomas de *C. angusticeps* y *C. deppei*, similar al que muestra *C. maslini*, el cariotipo que presenta actualmente *C. rodecki* surgió debido a transformaciones cromosómicas posteriores a su origen. Al igual que en el cariotipo de *C. cozumela*, en el de *C. rodecki* se observa un aumento en el número de cromosomas acrocéntricos, producto de la fisión de cuatro elementos del grupo proveniente de *C. angusticeps*. El patrón de bandeo

cromosómico confirma lo anterior, ya que ha permitido identificar a los cromosomas submetacéntrico (1) y subtelocéntricos (2, 4 y 5) como aquellos que se dividieron para producir 8 cromosomas de tipo acrocéntricos, de los cuales, uno (microcromosoma) se perdió (figura 10)

Dado que todas las poblaciones de *C. rodecki* presentan el mismo citotipo, se puede sugerir que las transformaciones en el cariotipo híbrido ocurrieron antes de la dispersión de la especie. Además, dichas mutaciones debieron ocurrir en el individuo que posteriormente fundó las poblaciones existentes actualmente.

Con base en los resultados anteriormente expuestos, queda demostrado que dos de los tres taxones que integran al complejo partenogenético *C. cozumela* se originaron por medio de eventos de hibridación entre las especies gonocóricas *C. angusticeps* y *C. deppes*, pues muestran el cariotipo híbrido exacto de estas dos especies (*C. maslini*) o bien, una modificación del mismo (*C. rodecki*).

Un aspecto notable del cariotipo de las especies del complejo *C. cozumela* es el alto grado de heteromorfismo mostrado por sus cromosomas. Aunque es una característica común entre las especies partenogenéticas (Lowe *et al.*, 1970; Rocha *et al.*, 1997), la mayor parte de ellas exhibe heteromorfismo estructural en sólo algunos de sus pares cromosómicos. La diferencia entre los cromosomas de *C. angusticeps* y *C. deppes* son resultado de su lejanía a nivel filogenético (Moritz *et al.*, 1992b), y estas son probablemente las especies de *Cnemidophorus* más alejadas filogenéticamente que han dado origen a un complejo partenogenético.

Los datos cariológicos, al igual que los morfológicos obtenidos por Taylor y Cooley (1995a), indican la existencia de tres grupos perfectamente diagnosticables que coinciden con cada una de las especies descritas a la fecha, por lo que este tipo de estudios estaría validando su denominación como especies distintas (Echelle, 1990). Sin embargo, el reconocimiento de las especies bajo este criterio, puede ser controversial.

La fisión cromosómica es un fenómeno ampliamente documentado en el complejo *Sceloporus grammicus* y se ha considerado como el proceso responsable de la producción de una gran cantidad de citotipos en este grupo, sin embargo, las variantes cromosómicas han sido denominadas únicamente como razas. En diversos trabajos Sites *et al* (ver King, 1993; Arévalo *et al*, 1994) han argumentado en contra de la especiación cromosómica debido a que este tipo de mutaciones no asegura el aislamiento reproductivo entre los individuos con distinto cariotipo, sin embargo en años recientes algunas de las llamadas razas han sido descritas como especies (King, 1993). Como en otros casos, la controversia puede ser debida al concepto de especie que se utilice y a la importancia del aislamiento reproductivo para definir las.

## **2 DIVERSIDAD GENÉTICA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS LACERTILIOS DEL COMPLEJO *C. COZUMELA* Y SUS ESPECIES PARENTALES**

### **2.1. VARIABILIDAD GENÉTICA**

#### **2.1.1 Dentro de la especie materna de los lacertilios del complejo *Cnemidophorus cozumela***

*Cnemidophorus angusticeps* es una de las lagartijas con mayor distribución dentro de la Península de Yucatán (Beargie y McCoy, 1964; Lee, 1996; Campbell, 1998; Lee 2000) y se ha observado que presenta una gran variación en el patrón de coloración de los machos adultos a lo largo de la misma. Los individuos de las poblaciones del sur y el este de la península exhiben las seis líneas paravertebrales características de las especies del grupo *C. sexlineatus* y presentan cola y extremidades en tonalidades rojizas, mientras que en los individuos de las poblaciones del noroeste las líneas son más tenues o desaparecen a medida que las pequeñas manchas que surgen en los jóvenes van cubriendo la región



dorsal de los individuos, que presenta una coloración azul en patas y cola (Beargie y McCoy, 1964).

Aunque las diferencias en coloración parecen ser importantes, la divergencia entre las diferentes poblaciones de *C. angusticeps* ( $1.28 \% \pm 0.80$ ) es relativamente baja si se compara con la variación intraespecífica en otras lagartijas gonocóricas. Moritz *et al.* (1989b) señalaron que la mayor divergencia intraespecífica existente en las especies gonocóricas del género *Cnemidophorus* fue de 6.7% y Fu *et al.* (2000), encontraron una divergencia máxima del 7.76% entre distintas poblaciones del complejo *Lacerta raddei*. En su trabajo, Moritz *et al.* (1989b) señalan también que las lagartijas de poblaciones geográficamente cercanas tienden a presentar mtDNAs poco divergentes (divergencias menores al 1 %). Sin embargo, dentro de las tres poblaciones de *C. angusticeps* analizadas, se encontró una mayor divergencia (1.64%) entre las dos poblaciones que se encuentran en el estado de Yucatán (Celestún y Chabihau), donde además se presentan individuos con dorsos moteados y extremidades de coloración azul, que entre las poblaciones de Celestún y Chetumal (0.96%), donde existen individuos con líneas dorsolaterales y extremidades de coloración rojiza. En otras lagartijas se ha observado que un mismo patrón de coloración puede evolucionar de manera independiente dentro de un clado en respuesta a diferentes aspectos de selección sexual (Wiens *et al.*, 1999). Aunque en *C. angusticeps* se requiere de mayor información, la convergencia puede explicar también la existencia de un mismo patrón de coloración en poblaciones divergentes de esta lagartija.

## 2.1.2. Divergencia entre las especies unisexuales y sus especies parentales

Los estudios de mtDNA en diversos grupos de vertebrados donde ocurre la reproducción clonal han demostrado que las especies gonocóricas presentan haplotipos que son distinguibles entre sí, mientras que las

especies unisexuales exhiben haplotipos que son muy similares o indistinguibles de sólo uno de sus progenitores gonocóricos (Avice *et al.*, 1992). La comparación de las secuencias de los genes mitocondriales entre las especies partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* y sus especies parentales, apoya la propuesta de que *C. angusticeps* es la especie materna de las lagartijas unisexuales de Yucatán (Moritz *et al.*, 1992a), ya que la divergencia estimada entre esta especie y las formas clonales fue, en promedio, menor al 2% (1.38%). Con la otra especie parental las especies partenogenéticas muestran una divergencia promedio de 16.3%, que es comparable con las distancias genéticas máximas que se presentan entre las especies gonocóricas de *Cnemidophorus* (Moritz *et al.*, 1992b). Lo anterior está mostrando una vez más la lejanía filogenética que existe entre las especies parentales del complejo unisexual y en general, entre los miembros de los grupos *sexlineatus* y *deppesi*.

Los análisis de mtDNA con enzimas de restricción que se han llevado a cabo en las especies del género *Cnemidophorus* (Moritz *et al.*, 1989b; Moritz *et al.*, 1992a) han mostrado la existencia de bajos niveles de divergencia entre los DNAs de las especies partenogenéticas y sus respectivas especies maternas (incluso menores al 1%). Para las especies del complejo *C. cozumela*, Moritz *et al.* (1992a) encontraron divergencias entre 0.2 y 0.5%. Y aunque las distancias entre las partenofórmulas y su especie materna basadas en el análisis de secuencias de este estudio también son pequeñas (0.45 – 2.02 %), son ligeramente mayores que las sugeridas por el análisis con endonucleasas de restricción (cuadro 5), mostrando que con la secuenciación directa se pueden hacer estimaciones más precisas de las divergencias entre las especies.

Los altos niveles de similitud entre los mtDNA's de las especies partenogenéticas con respecto a sus especies maternas han sido atribuidos a un origen reciente de las formas unisexuales (Darevsky *et al.*, 1985; Moritz *et al.*, 1989b; Murphy *et al.*, 2000), aunque también pueden

presentarse debido a restricciones genéticas, ecológicas y filogenéticas (Vrijenhoek, 1989; Fu *et al.*, 1999; Murphy *et al.*, 2000). Con base en las distancias calculadas a partir de los análisis con enzimas de restricción, diversos autores sugirieron orígenes recientes, de incluso cientos o miles de años para varias de las especies partenogenéticas de *Cnemidophorus* (Moritz *et al.*, 1989b; Wright, 1993). Con base en las distancias genéticas estimadas en este estudio para *C. angusticeps* y las especies partenogenéticas del complejo *C. cozumela*, se sugiere también una edad reciente de las formas uniparentales de Yucatán, aunque las divergencias sean mayores a las encontradas para el resto de las especies unisexuales del género (e incluso para las de este complejo), con base en los estudios de endonucleasas de restricción. Moritz *et al.* (1992a) encontraron que la especie partenogenética del complejo *C. cozumela* más divergente con *C. angusticeps* fue *C. rodecki* (0.5%). Sin embargo, en este estudio se encontró, que es la forma unisexual que presenta una menor distancia genética con la especie materna (1.14%), por lo que esta podría ser la especie de origen más reciente dentro del complejo, si se consideran tasas similares de mutación.

Varias de las edades propuestas para las especies partenogenéticas de lacertilios han sido calculadas utilizando el reloj molecular convencional para vertebrados, que asume una divergencia de 2% entre pares de secuencias por un millón de años (Moritz *et al.*, 1992b; Wright, 1993). Este reloj fue establecido con base en las divergencias (proporción de sitios de corte compartidos) estimadas a partir de los análisis con enzimas de restricción (Moritz *et al.*, 1992). Sin embargo, en años recientes y gracias a las técnicas de secuenciación, diversos autores han señalado la existencia de una gran variación en las tasas de sustitución del mtDNA de diversos organismos. Se ha observado que, en general, los animales endotérmicos presentan tasas de evolución mayores que los ectotérmicos (Avice, 2000). Pero las diferencias en las tasas de sustitución no dependen solamente del

grupo que se analice, sino también de una gran cantidad de factores biológicos. Entre estos últimos, se ha mencionado a la tasa metabólica (Martin y Palumbi, 1993), el tiempo generacional (Wu y Li, 1985), la eficiencia en la reparación del DNA (Britten, 1986) y el intervalo de replicación del DNA (tiempo generacional de los nucleótidos), como los más importantes. Diversos autores han propuesto que la tasa de sustitución que se presenta en anfibios y reptiles, puede ser de cuatro a cinco veces más lenta que la estimada para aves y mamíferos (Avise, 2000), por lo que las edades de las especies unisexuales de lagartijas pueden ser mucho más antiguas que las sugeridas en un principio. Sin embargo, las especies de *Cnemidophorus* se distinguen por presentar altas tasas metabólicas, lo cual puede producir una tasa de sustitución nucleotídica mayor a la que presentan otros reptiles. Y en particular, se ha observado que las especies del complejo *C. cozumela* presentan tiempos generacionales muy cortos (aproximadamente un año; Hernández Gallegos, comentario personal), lo cual probablemente, está produciendo una tasa de evolución mucho más alta que la que presentan el resto de las especies del género. Por ello, se propone una evolución reciente del grupo. Si se utiliza el reloj molecular en el que se considera una divergencia de 2% por un millón de años (entre pares de secuencias), *C. rodecki* pudo haber surgido hace 250 mil – un millón de años, mientras que el grupo formado por *C. mashui* y *C. cozumela* puede tener una antigüedad de entre 500 mil y un millón de años. Y si se considera un reloj cuatro veces más lento, se puede sugerir que las especies del complejo *C. cozumela* pueden tener una edad de entre un millón y cuatro millones de años. La primera estimación, es más concordante con la geología de la península de Yucatán, que indica que esta plataforma marina emergió completamente hace solamente un millón de años (durante el pleistoceno), por lo que la fauna endémica de este lugar debe tener un origen más reciente.

Los análisis de mtDNA han revelado también que dentro de las especies unisexuales existe cierto grado de diversidad genética, pero que es considerablemente menor a la que presentan sus ancestros gonocóricos maternos (Avise *et al.*, 1992; Moritz *et al.*, 1992a). Lo anterior es evidente cuando se analiza la diversidad nucleotídica de las especies partenogénicas con respecto a la de sus especies parentales, pues muchas de las formas unisexuales muestran diversidades de incluso un orden de magnitud menor que las de las especies gonocóricas (cuadro 6).

Las lagartijas unisexuales de la Península de Yucatán presentan valores de diversidad nucleotídica (0.0008 – 0.0012) y niveles de divergencia intraespecíficos (0.0009 y 0.0045) que son de los más bajos entre las especies unisexuales de lagartijas (cuadro 6) Esto parece confirmar el origen reciente de estos lacertilios, ya que una mayor variabilidad se correlaciona con una edad más antigua de este tipo de organismos. *Cnemidophorus maslini* fue la especie que presentó mayor grado de diversidad genética dentro del complejo *C. cozumela*, lo cual es probablemente resultado de su más amplia distribución geográfica y una edad relativamente más antigua. Los niveles de divergencia entre las distintas poblaciones de las partenofemas sugieren además, que la mutación puntual más que el origen independiente, ha sido la responsable de la variación existente en estas lagartijas. Esto es apoyado por los estudios de histocompatibilidad, que revelaron la existencia de un solo clon (y un origen único) para cada una de las distintas especies (Hernández Gallegos, 1998; Hernández Gallegos *et al.*, 1998; Manríquez Morán, 1998).

## 2.2 ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Aunque el uso de los métodos filogenéticos a nivel intraespecífico ha sido cuestionado (Nixon y Wheeler, 1990), se ha visto que los análisis filogeográficos son los más adecuados para el estudio del origen y la

evolución de las especies unisexuales, ya que como se mencionó anteriormente, gracias a este tipo de estudios se puede conocer la dirección de los eventos de hibridación y con base en las filogenias construidas a partir del mtDNA, se puede reconstruir la historia evolutiva de un linaje uniparental (Avice, 2000).

### 2.2.1 Relaciones filogenéticas entre las especies unisexuales y su especie materna

Cuando son utilizados marcadores de herencia materna (mtDNA), existen tres diferentes categorías de relación filogenética entre las especies unisexuales y su especie materna: a) *Monofilia recíproca*, en la que todos los linajes pertenecientes a la especie gonocórica están más estrechamente relacionados entre sí, que con cualquiera de los linajes partenogenéticos o viceversa; b) *parafilia*, en la que todos los linajes de la especie unisexual están más relacionados entre sí que con cualquier linaje de la especie gonocórica, pero en la que algunos linajes de la especie parental se encuentran más relacionados con los linajes partenogenéticos que con los otros de la especie gonocórica; y c) *polifilia*, en la que ninguna de las especies (ni la unisexual ni la gonocórica), forman un clado distinto. Es decir, los linajes de una y otra se encuentran mezclados (Avice *et al.*, 1992). Estas categorías filogenéticas se presentan en función del modo de origen de las formas unisexuales y de los procesos demográficos de sorteo de linajes en los taxones gonocóricos y uniparentales (Neigel y Avice, 1986).

Los métodos de reconstrucción filogenética utilizados (máxima parsimonia y máxima verosimilitud), indican que los taxones del grupo interno se encuentran formando dos clados principales. De acuerdo con los análisis de MP realizados (sin ponderación y con pesaje sucesivo de caracteres), uno de estos clados está formado por las dos poblaciones de *C. rodecki* y dos de las poblaciones de *C. angusticeps* (Celestún y Chetumal) y el segundo por las cinco poblaciones de *Cnemidophorus masilini*, la población de

*C. cozumela* y la población de Chabihau de *C. angusticeps* (figuras 13 y 14). En el análisis con ML, este último clado se divide y las poblaciones de *C. maslini* y *C. cozumela* forman un clado independiente de todas las poblaciones de *C. angusticeps* utilizadas en el estudio (figura 15). Las topologías de los árboles producidos por los distintos métodos presentan pequeñas diferencias entre sí, pero cabe resaltar que en todas ellas las lagartijas partenogenéticas fueron separadas en dos diferentes clados, lo cual estaría indicando una relación de polifilia entre las formas uniparentales y su especie materna (Avisé *et al.*, 1992) y la existencia de dos eventos de hibridación exitosos entre las mismas especies parentales (*C. angusticeps* y *C. deppei*) para dar origen a los clones unisexuales. Además, las filogenias en conjunto con las distancias genéticas entre los clados partenogenéticos (*C. maslini* + *C. cozumela* y *C. rodecki*), sugiere que individuos de poblaciones genéticamente distantes de *C. angusticeps* hibridaron con individuos de *C. deppei*, para dar origen a los dos grupos unisexuales. De acuerdo con los análisis de MP, el clado formado por *C. maslini* – *C. cozumela* pudo haberse originado del entrecruzamiento en el que participó una hembra con un haplotipo similar al que actualmente presentan los individuos de Chabihau, en la región centro – norte de Yucatán. Por otra parte, *C. rodecki* parece tener como ancestro materno a un organismo con un haplotipo semejante al que presentan los organismos de Celestún o Chetumal. Es importante señalar, que como en otras especies de *Cnemidophorus* (Avisé, 1994), los apareamientos interespecíficos que dieron origen a las especies uniparentales del complejo *C. cozumela* fueron siempre en el mismo sentido (HEMBRA *C. angusticeps* x MACHO *C. deppei*), lo cual estaría de acuerdo con la hipótesis de que la partenogénesis está restringida filogenéticamente. Darevsky *et al.* (1985) proponen que factores genéticos dependientes del linaje son los que están determinando la reproducción clonal de los híbridos y por lo tanto, sólo permiten

cruzamientos exitosos en un sentido. Esto es claramente observado en los lacertilios del género *Darevskia*, donde se observa que los siete taxones uniparentales se han originado únicamente a partir del entrecruzamiento entre hembras del grupo *caucasica* con machos del grupo *rudis* (Murphy *et al.*, 2000)

Sin embargo, han surgido muchas propuestas más que han tratado de explicar la dirección de los eventos de hibridación en un solo sentido. Wirtz (1999) propone diversos mecanismos y los separa en dos tipos: precigóticos y postcigóticos. El autor sugiere que entre los primeros pueden encontrarse diferencias en tamaño (macho de la especie más grande x hembra de la especie más pequeña), cópulas forzadas unidireccionales a nivel interespecífico, sesgos ecológicos y conductuales (puede ser más probable el encuentro entre una hembra reproductivamente activa de la especie A con un macho de la especie B, que viceversa), diferencias en la intensidad de discriminación de un individuo de una especie distinta, preferencia de las hembras por machos aloespecíficos, selección de gametos (el esperma de la especie A puede fecundar los óvulos de la especie B, pero no al contrario), selección sexual (en la que las hembras de una especie llegan a preferir a los machos de otra cercanamente relacionada o bien, no es selectiva en la elección de pareja), proporción sexual sesgada (las hembras son más abundantes); y entre los postcigóticos menciona cruces inviables (entre hembra de la especie A y macho de la especie B, pero no al contrario) y extinción aleatoria (la hibridación puede ser recíproca, y subsecuentemente, desaparece uno de los híbridos). Ninguna de estas opciones se ha documentado en las especies unisexuales de lagartijas, pero seguramente diversas interacciones entre las especies parentales han producido los distintos patrones de diversidad que se observan actualmente dentro de las especies partenogenéticas.

Analizando independiente a los dos clados partenogenéticos (*C. mastini* + *C. cozumela* y *C. rodecki*) que históricamente han sido



considerados como taxones distintos (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Moritz *et al.*, 1992a; Taylor y Cooley, 1995a y b; Hernández Gallegos *et al.*, 1998), se observa que ambos presentan relaciones de parafilía con *C. angusticeps* (figuras 13 y 14). Es decir, las formas unisexuales están constituyendo grupos monofiléticos dentro de la filogenia mucho más amplia de la especie gonocórica. Y esta es la relación que se espera encontrar cuando el origen de una especie partenogenética es reciente (Avisc *et al.*, 1992).

Si se toma en cuenta el árbol producido por MP bajo el criterio de pesaje sucesivo, que es el que presenta valores de bootstrap más altos y que de acuerdo con varios autores (ver Nei y Kumar, 2000) puede producir una topología más real, se observa que las poblaciones de *C. rodecki* aparecen asociadas con la población de *C. angusticeps* de Celestún, mientras que las de *C. maslini* y *C. cozumela* se unen a la población de Chabihau de la especie materna (figura 14). Sin embargo los niveles de *bootstrap* para estos clados son bajos y podrían sugerir la existencia de poblaciones de *C. angusticeps* a las que puedan estar más relacionadas las especie unisexuales. De las especies partenogenéticas de lagartijas estudiadas a la fecha, sólo *Cnemidophorus tessellatus* presenta una relación de polifilia, el resto son parafiléticas con respecto a sus especies maternas.

El análisis de mtDNA y las filogenias de las especies partenogenéticas con sus especies maternas, han revelado también que la divergencia entre las especies unisexuales con el linaje gonocórico más relacionado es siempre menor a la que se presenta entre los distintos linajes de la especie gonocórica, sugiriendo que todos estos se originaron antes que cualquiera de los linajes partenogenéticos. Sin embargo, en el caso de *C. angusticeps* y las especie del complejo *C. cozumela* se observa que el origen del clado formado por *C. maslini* + *C. cozumela* puede ser más antiguo que el de algunos linajes de *C. angusticeps* (p. ej. Celestún y Chetumal), que presentan

entre sí divergencias genéticas menores (0.0086) a las que presenta dicha especie (0.0045 - 0.0202) con los linajes uniparentales (cuadro 5). Esto puede ser debido a un origen relativamente reciente de la especie gonocórica, misma que aparentemente se ha diversificado en un tiempo cercano (Moritz *et al.*, 1992b).

## 2.2.2. Relaciones filogenéticas intraespecíficas y estructura geográfica

De acuerdo con Avise *et al.* (1987) y Avise (2000), existen cinco categorías filogeográficas en las que los linajes de los árboles de genes presentan una distribución geográfica característica que depende de factores biogeográficos históricos, factores ecológicos contemporáneos y la conducta de los organismos:

- I) *Discontinuidad filogenética y separación espacial*, en la que los haplogrupos están separados por distancias mutacionales relativamente altas y las distancias genéticas distinguen haplotipos alopátridos en el árbol de genes.
- II) *Discontinuidad filogenética con linajes ampliamente simpátridos*, en la que se observan pronunciados espacios genéticos, pero los linajes más comunes se encuentran codistribuidos a través de amplias zonas geográficas.
- III) *Continuidad filogenética con linajes alopátridos*, en la que varios o todos los haplotipos están estrechamente relacionados, pero están localizados geográficamente.
- IV) *Continuidad filogenética con linajes simpátridos*, en la que los haplotipos están estrechamente relacionados y no presentan una separación geográfica.
- V) *Continuidad filogenética con variación en la distribución de los linajes*, es una combinación de los patrones III y IV e involucra

a linajes comunes que están ampliamente distribuidos y linajes que son privados (confinados a una o pocas localidades).

Como se mencionó anteriormente, los distintos haplotipos de las especies unisexuales presentan divergencias genéticas muy pequeñas entre sí y son característicos de cada una de las poblaciones analizadas. Dada su cercanía filogenética y su estructuración geográfica, se pueden clasificar dentro del patrón filogeográfico número III. Avise (2000) señala que este patrón se presenta cuando el flujo génico contemporáneo ha sido lo bastante bajo con respecto al tamaño poblacional, como para permitir el sorteo de linajes y la deriva génica para promover la divergencia genética entre poblaciones que tuvieron un contacto históricamente reciente. Sin embargo, en las especies partenogenéticas, este tipo de estructura estaría hablando de un origen y una radiación relativamente reciente. De las mismas, gracias a la cual se originaron distintos haplotipos que son exclusivos de cada zona geográfica, debido a la ausencia de flujo génico entre las distintas poblaciones. La radiación reciente de los linajes mitocondriales a partir del ancestral (el de la hembra de *C. angusticeps* que les dio origen), es apoyada por la topología en forma de estrella que presenta *C. maslini* (figuras 13 – 14).

### 2.2.3 La relación entre *Cnemidophorus maslini* y *C. cozumela*

Uno de los aspectos más importantes revelado por el análisis filogenético es la relación de parafilia entre *C. maslini* y *C. cozumela*. Esta lagartija se encuentra formando un clado con la población de Puerto Morelos de *C. maslini*, lo cual es una evidencia más que está apoyando el origen de los dos taxones a través de un sólo evento de hibridación (Hernández Gallegos *et al.* 1998). El análisis con enzimas de restricción (Moritz *et al.* 1992a) reveló pequeñas diferencias entre las secuencias del mtDNA de *C. cozumela* (Cozumel, Quintana Roo) y *C. maslini* (Santa

Rosalía, Campeche), resultados que son concordantes con el análisis de secuenciación, que mostró pequeñas diferencias entre *C. cozumela* y cuatro poblaciones de *C. maslini*. Sin embargo, los lacertilios de Cozumel son genéticamente idénticos a la población de Puerto Morelos, que es el área continental donde ocurre *C. maslini* más cercana a Isla Cozumel.

El hecho de que *C. cozumela* esté compartiendo el mismo haplotipo con una población de *C. maslini*, seguramente generará nuevas controversias acerca de su validez como especie. Como se ha señalado en muchas ocasiones, es complicado decidir qué criterios deben ser tomados en cuenta para definir a una especie uniparental. Con base en datos morfológicos y cariológicos, algunos autores (Taylor y Cooley, 1995a; Manríquez Morán *et al.*, 2000) apoyan el reconocimiento de *C. cozumela* como una especie distinta. Sin embargo, otros autores (Moritz *et al.*, 1992a; Hernández Gallegos *et al.*, 1998) han propuesto que *C. maslini* y *C. cozumela* están constituyendo una misma especie. A la fecha, han sido propuestos varios criterios para definir a las especies partenogenéticas, Frost y Wright (1988) y Wright (1993) sugieren darles el reconocimiento de especie a los linajes clonales con origen independiente, mientras que Cole (1985, 1990) acepta el reconocimiento de especie sólo para aquellos linajes que han sido originados por distintas especies parentales. Cole (1985) propuso que *todos aquellos organismos que fueran similares en morfología, cariotipos y fenotipos de proteínas y que mostraran consistencia en su ecología y distribución, fueran considerados como miembros de una misma especie*. Pero más que reconocer a las especies con reproducción clonal, el autor trataba de justificar la existencia de muchos de los taxones unisexuales que habían sido establecidos mediante caracteres morfológicos, sin importar que muchos de ellos tuvieran orígenes independientes. Por ello, uno de los avances más significativos del trabajo de Frost y Wright (1988) fue considerar a los híbridos (tanto diploides, como triploides) originados por

distintos eventos de hibridación como miembros de distintas especies, aunque los taxones parentales fueran los mismos. Bajo los criterios antes mencionados, el complejo *C. cozumela* estaría integrado por sólo una (de acuerdo con Cole) o dos especies (de acuerdo con Frost y Wright). Sin embargo, estos no son criterios exclusivos; varios autores (Echelle, 1990; Taylor y Cooley, 1995a, b) opinan que eventos mutacionales postformacionales de suficiente magnitud pueden dar origen a nuevas especies partenogénicas. Frente a la gran cantidad de opiniones sobre la definición de una especie uniparental, Echelle (1990) propuso el concepto filogenético de especie (*sensu* Cracraft, 1987) como un concepto de uso universal que puede ser aplicado también a las especies unisexuales y de origen híbrido. Aunque es importante conocer el origen de una especie unisexual, el considerar a las especies como los grupos más pequeños de organismos que pueden ser diagnosticables, permite reconocer como especies a aquellos grupos que han evolucionado por cladogénesis a partir de algún otro grupo que surgió mediante evolución reticular. Ya que por considerar que se haría un uso excesivo de nombres y que el origen de las especies es una característica fundamental, muchos autores han sugerido que se les siga considerando como miembros de la especie ancestral (Cole, 1985; Walker, 1986; Frost y Wright, 1988), a pesar de que se ha demostrado que varias de ellas tienen ya características morfológicas, ecológicas, cariológicas, etc., propias. Así, *C. maslmi* y *C. cozumela*, pueden estar formando dos especies distintas, dadas sus diferencias a varios niveles, principalmente morfológicas y cariológicas.

## CONCLUSIONES

1. *Cnemidophorus maslini* presenta un cariotipo de 17 cromosomas, que es el híbrido exacto ente las especie parentales (*C. angusticeps* y *C. deppoi*).
2. *C. cozumela* presenta un cariotipo de 50 cromosomas, que se originó a partir del cariotipo híbrido presente en *C. maslini*.
3. *C. rodecki* es una especie híbrida, que presenta un cariotipo de 50 cromosomas que es una modificación del cariotipo híbrido entre *C. angusticeps* y *C. deppoi*.
4. Las distancias genéticas existentes entre las especies partenogenéticas y sus especies parentales indican que *C. angusticeps* es la especie materna de los lacertilios unisexuales de Yucatán.
5. La divergencia entre las especies partenogenéticas de la Península de Yucatán y su especie materna indican que los lacertilios unisexuales presentan un origen reciente (entre 250 mil y un millón de años).
6. La filogenia sugiere que el origen de los lacertilios del complejo *C. cozumela* es polifilético.
7. La topología de los árboles indica que fueron dos distintos eventos de hibridación, los que dieron origen a las especies unisexuales de Yucatán.
8. La relación de parafilia entre las especies partenogenéticas y *C. angusticeps* confirma el origen reciente de los taxones unisexuales.
9. *C. cozumela* se originó a partir de la población de Puerto Morelos de *C. maslini*.

## ANEXO 1

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO  
*CNEMIDOPHORUS*

En un estudio realizado por Reeder *et al.* (2002) se utilizaron datos morfológicos, aloenzimáticos y de DNA mitocondrial, con el fin de evaluar la monofilia de *Cnemidophorus* y su relación con otros teidos.

El análisis filogenético realizado bajo el método de máxima parsimonia sin ponderación de caracteres y aplicando pesaje sucesivo, reveló que *Cnemidophorus* es un género parafilético. Los datos de estos autores apoyan la existencia de cuatro clados o linajes constituidos por los integrantes de "*Cnemidophorus*":

- 1 El clado norteamericano, integrado por los miembros de los grupos *deppei*, *sexlineatus* y *tigris* + *Cnemidophorus longicaudus*.
- 2 *Cnemidophorus lacertoides*
- 3 Complejo *Cnemidophorus lemniscatus* + *Cnemidophorus murinus*
- 4 *Cnemidophorus ocellifer*

Los resultados indican que las especies del grupo *Cnemidophorus lemniscatus* forman un clado parafilético. Dentro de este grupo, el clado formado por *C. murinus* y el complejo *C. lemniscatus* está más relacionado con algunas especies del género *Kentropyx*, que con *C. lacertoides*, *C. longicaudus* y/o *C. ocellifer*, miembros del mismo grupo.

En contraste con la parafilia del grupo *lemniscatus*, los otros tres grupos de especies gonocóricas de "*Cnemidophorus*" (*deppei*, *sexlineatus* y *tigris*) son monofiléticos y juntos forman un clado en el que los grupos *tigris* y *deppei* aparecen como hermanos.

Debido a la parafilia de *Cnemidophorus*, los autores (Reeder *et al.*, 2002) decidieron realizar cambios en la nomenclatura del grupo y

propusieron el nombre de *Aspidoscelis* (utilizado anteriormente como un subgénero de *Cnemidophorus*; Fitzinger, 1843), para nombrar al género formado por las especies norteamericanas de "*Cnemidophorus*", es decir, aquéllas que integran a los grupos *deppei*, *tigris* y *sexlineatus* y los grupos de especies unisexuales asociados a ellos (*cozumela* y *tesselatus*).

Así, todas las especies mexicanas pertenecientes a "*Cnemidophorus*", quedan incluidas dentro del género *Aspidoscelis*.



## ANEXO 2

## 1 TÉCNICAS DE CITOGENÉTICA

## 1.1. EXTRACCIÓN DE CROMOSOMAS A PARTIR DE LEUCOCITOS DE MÉDULA ÓSEA (MACGREGOR Y VARLEY, 1983)

1. 24 horas antes de sacrificar a los organismos, aplicar en una extremidad, una inyección con una solución de azúcar y levadura hasta provocar una hinchazón.
2. Transcurridas las 24 horas, inyectar a cada animal con 0.2 a 0.4 ml de colchicina al 0.05% dentro de la cavidad corporal y dejarlos reposar de 2 a 6 horas.
3. Sacrificar a los animales y extraerles los huesos largos (fémures) de las patas.
4. Lavar los fémures con una solución de KCl 0.046 M y colocar en portaobjetos la suspensión celular obtenida
5. Agregar 2 o 3 gotas más de solución hipotónica y extenderlas por toda la superficie del portaobjetos.
6. Colocar los portaobjetos en una cámara húmeda (con solución hipotónica) e incubarlos por una hora a temperatura ambiente (aproximadamente 37° C)
7. Sustituir la solución hipotónica por fijador (etanol absoluto - ácido acético - agua destilada, 1:2:3) en el fondo de la cámara (aseguándose de no tocar los portaobjetos) e incubar de 2 a 25 horas más a temperatura ambiente.
8. Remover el fijador y reemplazarlo con etanol absoluto (sin tocar los portaobjetos) Incubar de 10 a 20 minutos a temperatura ambiente
9. Sacar los portaobjetos de la cámara húmeda, colocarlos en ángulo de 45° y lavarlos de tres a cuatro veces con etanol absoluto - ácido acético glacial (1:3)

10. Secar las preparaciones al aire o a la flama
11. Tefñir las preparaciones con colorante Giemsa al 5% en buffer de fosfatos

## 1.2 BANDAS G (SUMNER *ET AL.*, 1971)

Bandas producidas por el tratamiento en ácido acético-solución salina-Giemsa (ASG)

1. Los cromosomas deben estar fijados en solución de Carnoy (3:1 metanol – ácido acético) y las preparaciones secadas al aire.
2. Incubar las portaobjetos por 1 hora (o más) en 2 x SSC (NaCl 0.3 M, citrato de sodio 0.03 M, pH = 7) a 60° C El tiempo de incubación puede variar dependiendo de las distintas preparaciones.  
Es preferible incrementar el tiempo de incubación (arriba de 18 horas, si es necesario), más que la temperatura.
3. Enjuagar los portaobjetos (por unos segundos) en agua destilada
4. Tefñir en una solución de Giemsa al 5% en buffer de fosfatos (pH = 6.8) por 10 minutos, o bien, en una solución al 2%, durante hora y media
5. Lavar en agua destilada y secar al aire

## 2. TÉCNICAS DE BIOLOGÍA MOLECULAR

### 2.1 DIGESTIÓN DEL TEJIDO

1. Colocar la muestra (aproximadamente 0.2 g de hígado) en un tubo de 1.5 ml
2. Añadir 500 µl de buffer de lisis (Laird) y 12.5 µl de proteinasa K (20 mg/ml)
3. Incubar toda la noche a 37°

## 2.2. EXTRACCIÓN (FENOL-CLOROFORMO-ISOAMIL) Y PRECIPITACIÓN DEL DNA

1. Añadir 450  $\mu$ l de PCI a los tubos incubados, mezclar periódicamente y dejar actuar por 5 minutos
2. Centrifugar por 5 minutos a 13000 rpm, en el cuarto frío (4° C)
3. Transferir el sobrenadante a un tubo nuevo
4. Repetir los pasos 1 – 3 dos veces más
5. Añadir 450  $\mu$ l de NaCl 2M a cada tubo, mezclar y centrifugar por 3 minutos a 13000 rpm
6. Transferir el sobrenadante a un tubo nuevo
7. Mantener la extracción a – 20° C

## 2.3. REACCIÓN DE LA POLIMERASA EN CADENA

La siguiente tabla muestra el volumen ( $\mu$ l) de las sustancias utilizadas para llevar a cabo una reacción de 25  $\mu$ l

DNA	PRIMER 1	PRIMER 2	BUFFER	DNTP'S	TAQ	DH <sub>2</sub> O
1	1	1	2.5	0.8	0.15	19

Una vez realizada la mezcla de todos los reactivos con DNA, se llevó a cabo la amplificación. Para ello, se realizó una desnaturalización inicial a 93° C, por 3 minutos, seguida de 30 ciclos de desnaturalización (93° C por 60 s), alineación (48 – 49° C por 45 s) y replicación (72° C por 60 s). La replicación final fue a una temperatura de 75° C durante 5 minutos

#### 2.4. SECUENCIACIÓN

Para llevar a cabo la secuenciación se utilizaron reacciones de 25  $\mu$ l, en las que se usaron nucleótidos marcados radiactivamente con  $^{33}\text{P}$ . Las condiciones de la PCR, fueron las siguientes: Desnaturalización inicial a 93° C por 3 minutos, seguida por 35 ciclos de desnaturalización (93° C por 60 s), alineación (50° C por 45 s) y replicación (72° C por 60 s)

Para obtener la secuencia, se realizó una electroforesis de los productos de PCR en gel de acrilamida.

Los geles eran deshidratados y colocados en una caja oscura en contacto con placas de rayos X, que una vez reveladas, mostraron la secuencia de los genes.

## ANEXO 3

SECUENCIAS DE LOS HAPLOTIPOS DE LAS DISTINTAS POBLACIONES DE LAS  
 ESPECIES PARFENOGENÉTICAS DEL COMPLEJO *CNEMIDOPHORUS COZUMELA*  
 Y SUS ESPECIES PARENTALES

	10	20	30	40	50	60
(CH)	TTACIAGGAC	TAACAGTAAI	CATCCAATC	CTAACGGAI	TATTCCTAGC	AATACACTAC
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(EM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....C	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....C	.....	.....	.....	.....
(PJ)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CY)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CE)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CT)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CB)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MI)	.....G	.....GT	.....T	.....A	.....C	.....T
(GU)	.....I	.....	.....T	.....I	.....CC	.....T

	70	80	90	100	110	120
(CH)	ACAGGAGATA	CCACACTIAGC	CITCICATCA	GTAGCAARCA	TCGTGCGAGA	CGTACAATAC
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(EM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(PJ)	.....	.....	.....G	.....	.....	.....
(CY)	.....	.....	.....G	.....	.....	.....
(CE)	.....	.....	.....G	.....	.....	.....
(CT)	.....	.....	.....G	.....	.....	.....
(CB)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MI)	.....C	.....	.....T	.....G	.....C	.....T
(GU)	.....	.....CA	.....	.....	.....	.....P

	130	140	150	160	170	180
(CH)	GGTIGAGTCC	TACGACAAI	ACATGULAAI	GGCCGCIQAA	TATCTCTEAI	TGCAITAC
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(EM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(PJ)	.....C	.....	.....	.....	.....	.....
(CY)	.....C	.....	.....	.....	.....	.....
(CE)	.....C	.....	.....	.....	.....	.....
(CT)	.....C	.....	.....	.....	.....	.....
(CB)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MI)	.....C	.....I	.....C	.....C	.....C	.....C
(GU)	.....C	.....	.....	.....	.....	.....C

	190	200	210	220	230	240
(CH)	TAATGATG	ATGGAGCCI	GIAITAAGS	TAATAIIGC	ACAAAGAAGC	LIGAAAGATC
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(EM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....	.....C	.....C	.....	.....
(PJ)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CY)	.....	.....	.....	.....	.....	.....

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

```

(CE) ..... A .....
(CT) ..... A .....
(CB) ..... A .....
(MI) ..T...G...G...C...C...G...G...
(GU) .....T...A..A...C...T...

```

```

.....| .....| .....| .....| .....| .....|
      250      260      270      280      290      300
(CH) GGAGTAAATC TATTAA1111 AC1AATAGCA ACAGCCITCA TGGGCTACAT CCTAGCATGG
(CK) .....
(EM) .....
(MA) .....
(CN) .....
(PJ) .....
(CY) .....
(CE) .....
(CT) .....
(CB) .....A .....
(MI) ..T...CT..C...C...T...A..T...A..A...T...A...A...
(GU) .....GC...CC...T...A...T...A...A...T...A...A...

```

```

.....| .....| .....| .....| .....| .....|
      310      320      330      340      350      360
(CH) GGGCAAATAT CATTTTGAGG TGCCACAGTA ATCACAAGCC TGCLALCAAG AACCCCTAC
(CK) .....
(EM) .....
(MA) .....
(CN) .....
(PJ) .....G .....
(CY) .....G .....
(CE) .....G .....
(CT) .....G .....
(CB) .....
(MI) ..A...C...G..T...T...T...A..T...A..T...
(GU) .....C...C...G...G...G...G...G...A...A...

```

```

.....| .....| .....| .....| .....| .....|
      370      380      390      400      410      420
(CH) GTAGGACAAA CCTTAGTGGG G1GATTATGA GGGGGCITCT CCGTAGACAA GCGAAGCCTC
(CK) .....
(PM) .....
(MA) .....
(CN) .....
(PJ) .....T..A .....
(CY) .....T..A .....
(CE) .....I..A .....
(CT) .....T..A .....
(CB) .....C...I..A .....I..G...
(MI) .....C..G..A..A..G..G..G...I...A...
(GU) .....T..A..C...A...T...A...T...A...A...

```

```

.....| .....| .....| .....| .....| .....|
      430      440      450      460      470      480
(CH) ACCGGCITCT T1ACAC1ACA CTTACACTC GGGTCATCC TACCAAGACT CTCAGCCCTA
(CK) .....
(EM) .....
(MA) .....
(CN) .....
(PJ) .....C .....
(CY) .....C .....
(CE) .....
(CT) .....
(CB) .....I...I...
(MI) .....A...C...C...T...A...T...A...G...C...I...T...A...
(GU) .....A...C...C...T...A...T...A...G...C...I...T...A...

```

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

(GU) ..... C ..... I ..... II ..

	490	500	510	520	530	540
(CH)	CACCIATTTA	IAITACAGSA	AACCGGCICA	PACAAACCAC	TGGGACTGAA	CTCCAACACA
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(FM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(PJ)	.....	C.....	.....	.....	.....	.....
(CY)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CE)	.....	C.....	.....	.....	.....	.....
(CT)	.....	GC.....	.....	.....	.....	.....
(CB)	.....	C.....	.....	.....	.....	.....
(MI)	.....	GC.....	A.....T.....	.....	C.....A.....	T.....
(GU)	.....	C.....	.....	T.....	.....T.....	A.....

	550	560	570	580	590	600
(CH)	GATAAAATTA	TATTCACCC	CTACTATGTA	TATAAAGACC	TGCTAGGAT	AGCCATGGCC
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(FM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(PJ)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CY)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CE)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CT)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CB)	.....	.....	.....	C.....	.....	.....
(MI)	.....	C.....	A.....T.....C.....C.....	.....	T.....C.....	T.....
(GU)	.....	C.....	.....T.....	C.....	T.....I.....	.....T.....

	610	620	630	640	650	660
(CH)	ATGACAATTI	ICTAAGTAT	CGTACTTTC	ICACCAACA	TACTAGGAGA	CCGAGAAAT
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(FM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(PJ)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CY)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CE)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CT)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CB)	.....	C.....	.....	.....	.....	.....
(MI)	T.....T.....C.....	.....T.....	T.....C.....C.....	A.....C.....	.....	T.....C.....
(GU)	.....	CA.....C.....	T.....C.....C.....I.....	.....	.....	.....C.....

\* ND4

	670	680	690	700	710	720
(CH)	TTCATCCAG	CCCGCCGATC	CALAAATCC	CCCGCCATCC	TACTAAAGT	AGGAGGATAC
(CK)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(FM)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MA)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CN)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(PJ)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CY)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CE)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CT)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(CB)	.....	.....	.....	.....	.....	.....
(MI)	.....	T.....	.....T.....	.....S.....	A.....T.....	T.....C.....
(GU)	.....	T.....	A.....C.....	.....I.....	.....	C.....C.....

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

```

.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
      730      740      750      760      770      780
(CH) GGCATGATTC GAGTACTTACG TAICTGIGCC CCACCAAACA CAAGGKPAAL TACCCGATC
(CK) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PM) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MA) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CN) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PJ) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CY) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CE) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CT) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CB) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MI) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(GU) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|

```

```

.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
      790      800      810      820      830      840
(CH) ATAACTACTTG CATTATGGGG CATTATCATA ACGAGGCTAA TGGGACTGCG CCAACCAGAC
(CK) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PM) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MA) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CN) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PJ) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CY) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CE) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CT) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CB) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MI) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(GU) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|

```

```

.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
      850      860      870      880      890      900
(CH) CTAAGAGCCC TAATCGCATA CICTCAGTC GGCCTATAG GCCIAGTAAT CTCAGCTACA
(CK) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PM) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MA) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CN) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PJ) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CY) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CE) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CT) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CB) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MI) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(GU) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|

```

```

.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
      910      920      930      940      950      960
(CH) CTAATCGAAA CAGACIGAGC APTTCAGGC ACCATACTAC TAAATATGCG CCACGGACTT
(CK) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PM) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MA) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CN) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(PJ) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CY) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CE) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CT) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(CB) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(MI) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
(GU) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|

```

```

.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
      970      980      990      1000      1010      1020
(CH) ACTTICGCG CCTTATHHG CILAGGCAAC ALAAALHAG AACGCFACA CPGGDSGHT
(CK) .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|

```

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



```

(PM) .....
(MA) .....
(CN) .....
(PJ) .....
(CY) .....
(CE) .....
(CT) .....
(CB) .....
(MI) .C . . . . .I . . . . .C . . . . .G . . . . .I . . . . .C
(GU) . . . . .G . . . . .

```

```

      | ..... | ..... | ..... | ..... | ..... | ..... |
      | 1030  | 1040  | 1050  | 1060  | 1070  | 1080  |
(CH) CTACIATAC TTCAAGGGGC ACAAATCATT TTCCCCCTTA TACCCCGAAG ATGAATTAII
(CK) .....
(PM) .....
(MA) .....
(CN) .....
(PJ) .....
(CY) .....
(CE) .....
(CT) .....
(CB) .....
(MI) .TC . . . . .C . . . . .A . . . . .T . . . . .C . . . . .A . . . . .I . . . . .C . . . . .
(GU) . . . . .G . . . . .C . . . . .A . . . . .C . . . . .A . . . . .G . . . . .C . . . . .

```

```

      | ..... | ..... | ..... |
      | 1090  | 1100  | 1110  |
(CH) GCAAGCCIAA CAAACATAGC CCGCCCCCAA C/A
(CK) .....
(PM) .....
(MA) .....
(CN) .....
(PJ) .....
(CY) .....
(CE) .....
(CT) .....
(CB) .....
(MI) . . . . .G . . . . .
(GU) .....

```

CK = CALAKMUL, MA = MAJAHUAL, CN = CAYO NORTE, CH = CHAMPOLÓN, PM = P. MORELOS, PJ = P. JUÁREZ, CY = CONTOY, CE = CELESTÚN, CT = CHETUMAL, CB = CHABIHAU, MI = MIRAMAR, GU = GUERRERO

NOTA: LAS PRIMERAS 671 PB CORRESPONDEN AL GEN DEI CITOCROMO B Y LAS RESIANTES (442 PB) AL GEN ND.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## ANEXO 4

DESCRIPCIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DEL COMPLEJO  
*CNEMIDOPHORUS COZUMELA* Y SUS ESPECIES PARENTALES.1. *CNEMIDOPHORUS ANGUSTICEPS*

Los individuos adultos de *Cnemidophorus angusticeps* (figura 17) presentan longitudes entre los 65 y 115 mm. Se caracterizan por presentar de 91 a 132 escamas en la región media del cuerpo y de 31 a 47 poros femorales. El semicírculo de escamas circumorbitales termina detrás de la sutura frontal - frontoparietal y las líneas paravertebrales están separadas por seis a 19 escamas (Duellman y Zweifel, 1962; Campbell, 1998; Lee, 2000).

Los individuos de esta especie exhiben una coloración de verde olivo a pardo con seis o siete líneas dorsolaterales de color crema o amarillo, evidentes en individuos jóvenes y hembras de todas las poblaciones. En los machos jóvenes de algunas de ellas, aparecen pequeñas manchas de color oscuro que durante la etapa adulta llegan a cubrir la región dorsal del cuerpo. La cola y las extremidades presentan coloración rojiza en hembras y jóvenes, mientras que en machos adultos pueden ser pardas o gris-azuladas (Beargie y McCoy, 1964; Campbell, 1998; Lee, 2000).

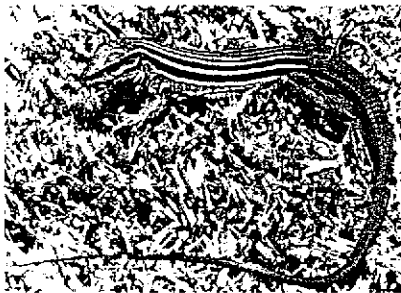


FIGURA 17. *CNEMIDOPHORUS ANGUSTICEPS*  
(BACALAR, QUINTANA ROO)



FIGURA 18. DISTRIBUCIÓN DE  
*CNEMIDOPHORUS ANGUSTICEPS* EN LA  
PENÍNSULA DE YUCATÁN (AMARILLO). EN  
ROJO SE MUESTRAN LAS POBLACIONES  
CONSIDERADAS EN ESTE ESTUDIO

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

DISTRIBUCIÓN: *Cnemidophorus angusticeps* es una especie endémica de la Península de Yucatán (figura 18). Se encuentra distribuida casi de manera continua en la parte norte de la península, mientras que en el sur, se presenta de manera aislada en varias poblaciones del Petén, Guatemala y Belice (Duellman y Zweifel, 1962; Lee, 2000).

*C. angusticeps* se encuentra habitando las selvas tropicales húmedas y secas de la Península Yucatán (Campbell, 1998), aunque puede ser observada también en sabanas, a la orilla de las carreteras y en las ruinas mayas (Lee, 2000).

## 2. CNEMIDOPHORUS DEPPEI

Los individuos adultos de *Cnemidophorus deppei* presentan longitudes entre los 65 y 80 mm (figura 19). Muestran de 91 a 110 escamas en la región media del cuerpo y de 32 a 44 poros femorales. El semicírculo de escamas circumorbitales se extiende no más allá del límite posterior de la escama frontal (Duellman y Zweifel, 1962; Campbell, 1998; Lee, 2000).

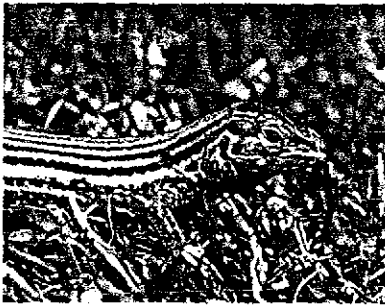


FIGURA 19. *CNEMIDOPHORUS DEPPEI* (PLAYA MIRAMAR, TABASCO)

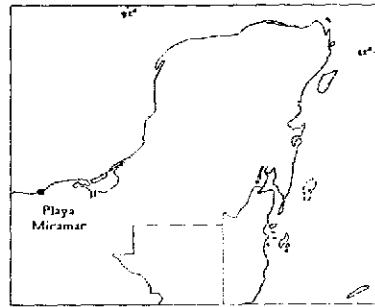


FIGURA 20. DISTRIBUCIÓN DE *CNEMIDOPHORUS DEPPEI* EN LA PENINSULA DE YUCATÁN (AMARILLO). EN ROJO SE MUESTRA LA POBLACIÓN BAJO ESTUDIO

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

La coloración ventral es ligeramente gris en las hembras y pardo oscuro, gris o negra en los machos. La coloración dorsal es parda, con ocho líneas longitudinales de color crema o amarillo que se originan en la cabeza y se extienden hasta la base de la cola. Las extremidades son oscuras, con manchas o líneas irregulares que presentan coloración crema o gris (Lee, 2000).

**DISTRIBUCIÓN:** *Cnemidophorus deppei* se encuentra en zonas de elevaciones bajas y moderadas de la vertiente del Atlántico, desde el norte de Veracruz hasta el suroeste de Campeche y en los valles interiores de Chiapas y centro de Guatemala, hasta Honduras y El Salvador. Por el lado del Pacífico, se presenta desde Guerrero hasta Costa Rica. En la Península de Yucatán (figura 20), este lacertilio sólo ocurre en el suroeste de Campeche (Lee, 2000).

Esta lagartija se presenta en varios de los hábitats abiertos de la Península de Yucatán y es común en las playas arenosas y plantaciones de coco (Lee, 2000).

### 3. *CNEMIDOPHORUS MASLINI*

Los lacertilios adultos de *Cnemidophorus maslini* presentan longitudes entre 65 y 71 mm (figura 21). Presentan de 93 a 106 escamas en la región media del cuerpo y de 32 a 36 poros femorales. Exhiben de tres a nueve escamas frontoparietales y ocho líneas paravertebrales, que en algunas poblaciones son discontinuas (Fritts, 1969; Lee, 2000).

En general, la coloración de estas lagartijas va del verde olivo al pardo, con las líneas dorsolaterales en color crema o amarillo y la región ventral con un ligero color grisáceo (Lee, 2000). Sin embargo, se encuentra una gran variación en los patrones de coloración de los individuos de esta especie, debido a su amplia distribución:



FIGURA 21. *CNEMIDOPHORUS MASLINI*  
(CALAKMUL, CAMPECHE)

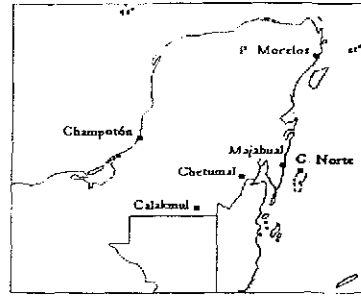


FIGURA 22. DISTRIBUCIÓN DE  
*CNEMIDOPHORUS MASLINI* EN LA  
PENÍNSULA DE YUCATÁN (AMARILLO). EN  
ROJO SE MUESTRAN LAS POBLACIONES  
CONSIDERADAS EN ESTE ESTUDIO.

A. En Champotón (Campeche), la coloración del cuerpo de los lacertilios es parda y presentan líneas dorsolaterales completas en color blanco.

B. En Puerto Morelos (Quintana Roo), el cuerpo es pardo, a veces verde olivo detrás de la cabeza, presentan líneas dorsolaterales quebradas en varios tonos de amarillo.

C. En Majahual (Quintana Roo), el cuerpo de los lacertilios es pardo, con algunas zonas en verde olivo y la región ventral ocasionalmente azul. Exhiben líneas dorsolaterales completas con escamas en distintos tonos de amarillo.

D. En Calakmul (Campeche) y Chetumal (Quintana Roo), los lacertilios presentan un color verde olivo y a veces pardo en las extremidades y cabeza, tienen líneas dorsolaterales completas constituidas por escamas de color amarillo claro.

E. En Cayo Norte, el color del cuerpo de las lagartijas es pardo, las patas son moteadas y las líneas dorsolaterales son completas y están conformadas por escamas de color beige.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

DISTRIBUCIÓN: *C. maslini* es una especie endémica de la Península de Yucatán (figura 22). Se encuentra en poblaciones disyuntas de El Petén (Guatemala), Belice, Quintana Roo y suroeste de Campeche (Campbell, 1998; Lee, 2000).

Esta lagartija se presenta en varios de los hábitats abiertos y perturbados de la Península de Yucatán. Es una especie común de las playas arenosas, pero se observa también, en plantaciones de coco y a la orilla de las carreteras (Lee, 2000).

Aunque en Belice y Guatemala han sido registradas diversas poblaciones de *C. maslini* dentro del continente (McCoy y Maslin, 1962; Campbell, 1998), todas las poblaciones conocidas en la porción mexicana de la Península de Yucatán, se localizaban en zonas costeras. Sin embargo, durante la realización del presente trabajo, se encontraron tres nuevas poblaciones de esta lagartija:

A Calakmul (Campeche): En el poblado de Cristóbal Colón, que se encuentra en los límites de la reserva de Calakmul, en las coordenadas,  $18^{\circ} 12' 50''$  N y  $89^{\circ} 27' 49''$  W

B. Chetumal (Quintana Roo): Junto al kilómetro 7 de la carretera Chetumal – Bacalar, en las coordenadas,  $18^{\circ} 31' 46''$  N y  $82^{\circ} 22' 47''$  W.

Chetumal y Calakmul, son los primeros registros de poblaciones continentales de *C. maslini*, en el territorio mexicano y fueron encontradas en terrenos abiertos recientemente, debido a la construcción de carreteras

C Banco Chinchorro (Quintana Roo): En la isla conocida como Cayo Norte, en las coordenadas,  $18^{\circ} 45' 03''$  N y  $87^{\circ} 18' 02''$  W

#### 4. *CNEMIDOPHORUS COZUMELA*

Los individuos adultos de *Cnemidophorus cozumela* (figura 23) presentan longitudes entre los 55 y 77 mm (Fritts, 1969; Manríquez

Morán, 1998; Lee, 2000). Presentan de 103 a 115 escamas en la región media del cuerpo y de 16 a 18 poros femorales. Muestran de dos a seis escamas frontoparietales y ocho líneas paravertebrales completas (Fritts, 1969; Lee, 2000).

Su coloración va de verde olivo al pardo, con patas y cabeza pardas y líneas dorsolaterales en color amarillo. La región ventral del cuerpo presenta una ligera pigmentación de color gris (Lee, 2000).

**DISTRIBUCIÓN:** *Cnemidophorus cozumela* es una especie endémica de Isla Cozumel, en el estado de Quintana Roo (figura 24).

Se presenta en diversos hábitats abiertos y alterado de Cozumel. Es común en las playas arenosas y rocosas de la isla, pero puede encontrarse a la orilla de las carreteras y en las ruinas mayas.

##### **5. CNEMIDOPHORUS RODECKI**

Los individuos adultos de *Cnemidophorus rodecki* (figura 25) presentan longitudes de entre los 59 y 72 mm (Fritts, 1969; Hernández Gallegos, 1998; Lee, 2000). Presentan de 100 a 130 escamas en la región media del cuerpo, de 15 a 18 poros femorales y una o dos escamas frontoparietales. Pueden presentar líneas dorsolaterales (cuatro a cada lado del cuerpo), que comienzan en el tímpano y terminan en la región media del cuerpo, pero normalmente están ausentes (Fritts, 1969; Lee, 2000).

La coloración del cuerpo va del verde olivo al gris, con la cabeza y las patas ocasionalmente pardas. La región ventral presenta un color gris claro y en la temporada de reproducción, la región gular llega a ser amarilla o azul (Lee, 2000).



FIGURA 23. *CNEMIDOPHORUS COZUMELA*  
(COZUMEL, QUINTANA ROO)

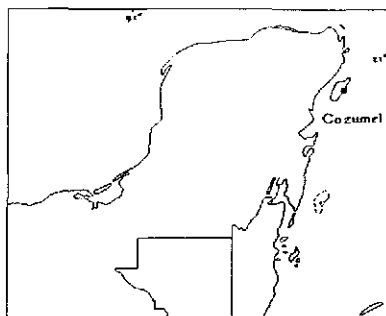


FIGURA 24. DISTRIBUCIÓN DE  
*CNEMIDOPHORUS COZUMELA* EN LA  
PENÍNSULA DE YUCATÁN (AMARILLO). EN  
ROJO SE MUESTRA LA POBLACIÓN  
CONSIDERADA EN EL PRESENTE ESTUDIO.

DISTRIBUCIÓN: *C. rodecki* es una especie endémica de la Península de Yucatán (figura 26). Se conocen poblaciones en Isla Contoy, Isla Mujeres y Puerto Juárez, en el estado de Quintana Roo (Lee, 2000).

*C. rodecki* es un habitante conspicuo de las playas arenosas de las islas y la zona costera del nordeste de Quintana Roo.



FIGURA 25. *CNEMIDOPHORUS RODECKI* (ISLA  
CONTROY, QUINTANA ROO).

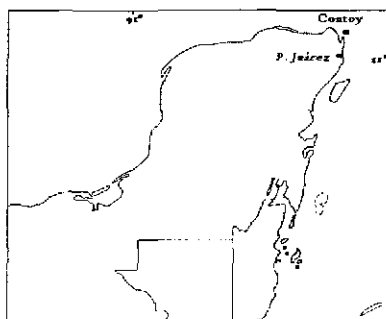


FIGURA 26. DISTRIBUCIÓN DE  
*CNEMIDOPHORUS RODECKI* EN LA  
PENÍNSULA DE YUCATÁN (AMARILLO). EN  
ROJO SE MUESTRAN LAS POBLACIONES  
ESTUDIADAS.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## LITERATURA CITADA

- Abuhteba, R. M. 1990 Clonal diversity in the parthenogenetic whiptail lizard, *Cnemidophorus "laredoensis"* complex (Sauria: Teiidae), as determined by skin transplantation and karyological techniques. Tesis de doctorado University of Arkansas Fayetteville. USA.
- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. 2000. Genetic homogeneity based on skin histocompatibility and the evolution and systematics of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis* (Sauria: Teiidae). *Canadian Journal of Zoology* 78:895-904
- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. 2001. Histocompatibility between clonal complexes A and B of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis*: Evidence of separate hybrid origins. *Copeia*. 2001: 262-2662
- Archie, J. W. 1989. A randomization test for the presence of phylogenetic structure. *Systematic Zoology*. 38:239-252.
- Arévalo, E., S. K. Davis y J. W. Sites, Jr. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Central México. *Systematic Biology* 43:387-418
- Avise, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall New York, USA. 511 pp.
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography: The history and formation of species. Harvard University Press. USA. 447 pp.
- Avise, J. C., J. Arnold, R. Martin Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb y N. C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann Rev Ecol Syst* 18:489-522
- Avise, J. C., J. M. Quatro y R. C. Vrijenhoek. 1992. Molecular clones within organismal clones: Mitochondrial DNA phylogenies and the evolutionary histories of unisexual vertebrates. *Evolutionary Biology* 26:225-246.
- Beargie, K. y C. J. McCoy. 1964. Variation and relationships of the teiid lizard *Cnemidophorus angusticeps*. *Copeia*. 1964:561-570
- Bezy, R. L. 1972. Karyotypic variation and evolution of the lizards in the family Xantusiidae. *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History* 227:1-29

- Bezy, R. L. 1989. Morphological differentiation in unisexual and bisexual xantusiid lizards of the genus *Lepidophyma* in Central America. *Herpetological Monographs* 3:61-80.
- Bickham, J. W., C. O. McKinney y F. M. Matthews 1976. Karyotypes of the parthenogenetic whiptail lizard *Cnemidophorus laredoensis* and its presumed parental species. (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 32:395-399.
- Britten, R. J. 1986. Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science* 231:1393-1398.
- Brown, W. M. y J. Wright. 1979. Mitochondrial DNA analysis and the origin and relative age of parthenogenetic lizard (genus *Cnemidophorus*). *Science* 203:1247-1249.
- Cain, A. J. 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson. Londres.
- Campbell, J. A. 1998. *Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan, and Belize*. Animal Natural History Series, Vol 4. University of Oklahoma Press USA. 380 pp.
- Cole, C. J. 1975. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. P. 340-355. *In*: *Intersexuality in the animal Kingdom*. R. Reinboth (ed). Springer-Verlag, New York.
- Cole, C. J. 1979. Chromosome inheritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles. *Journal of Heredity* 70:95-102.
- Cole, C. J. 1985. Taxonomy of the parthenogenetic species of hybrid origin. *Systematic Zoology* 34:359-363.
- Cole, C. J. 1990. When is an individual not a species? *Herpetologica* 46:104-108.
- Cole, C. J., H. C. Dessauer y G. F. Barrowclough. 1988. Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard, *Cnemidophorus neomexicanus*, in western North America: new evidence and review. *American Museum Novitates* 2905:1-38.
- Cole, C. J. y H. C. Dessauer. 1993. Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus tenniscatus* complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana Region, South America, with descriptions of new species. *American Museum Novitates* 3081:1-30.
- Cordes, J. E., J. M. Walker, J. F. Scudday y R. M. Abuhteba. 1990. Genetic homogeneity in geographically remote populations of parthenogenetic

- Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae) Texas Journal of Science 42:303-305.
- Cracraft, J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. Biology and Philosophy. 2:329-346
- Cuellar, O. 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. Journal of Morphology 133:139-165
- Cuellar, O. 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: The cytogenetic factors. American Naturalist. 108:625-648.
- Cuellar, O. 1976. Intraclonal histocompatibility in a parthenogenetic lizard: Evidence of genetic homogeneity. Science. 193:150-153.
- Cuellar, O. 1977a. Animal parthenogenesis. Science. 197:837-843
- Cuellar, O. 1977b. Genetic homogeneity and speciation in the parthenogenetic lizards *Cnemidophorus velox* and *Cnemidophorus neomexicanus*: Evidence from interspecific histocompatibility. Evolution 31:24-31
- Cuellar, O. 1981. Histocompatibility in Hawaiian and Polynesian populations of the parthenogenetic gecko, *Lepidodactylus lugubris*. Evolution 8:178-185
- Cuellar, O. 1987. The evolution of parthenogenesis. A historical perspective. P 43-103. In Meiosis. Moens, P. B (ed). Academic Press New York
- Cuellar, O. 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. Biogeographica. 70: 1-13
- Darevsky, I. S. 1958. Natural parthenogenesis in certain subspecies of rock lizard, *Lacerta saxicola*. Dok Acad Nauk SSSR 122:730-732
- Darevsky, I. S. 1992. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. P. 21-39. In: Herpetology: Current research on the biology of amphibians and reptiles. K. Adler (ed). Proceedings of the first world congress of herpetology. Society for Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio.
- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzell. 1985. Parthenogenesis in reptiles. P 412-526. In: Biology of the reptilia. C. Gans y F. Billet (eds). Wiley Interscience, New York.
- Dawley, R. M. 1989. An introduction to the unisexual vertebrates. P. 1-18. In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds). New York State Museum Bulletin 466, New York.
- De Robertis, E. D. P. y E. M. F. de Robertis. 1990. Biología celular y molecular. El ateneo. Buenos Aires, Argentina. 628 pp.

- Densmore, L. D., C. Moritz, J. W. Wright y W. M. Brown. 1989. Mitochondrial DNA and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus* (Teiidae: Reptilia): Nine *sexlineatus* group parthenoforms. *Evolution* 43:969-983.
- Dessauer, H. C. and C. J. Cole. 1969. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. P. 49-71. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Duellman W. E. y R. G. Zweifel. 1962. A synopsis of the lizards of the *sexlineatus* group (genus *Cnemidophorus*) Bulletin of the American Museum of Natural History 123:155-210.
- Echelle, A. A. 1990. Nomenclature and non-Mendelian ("clonal") vertebrates. *Systematic Zoology* 39:70-78.
- Faith, D. P. y P. S. Cranston. 1991. Could a cladogram this short have arisen by chance alone?: On permutation test for cladistic structure. *Cladistics* 7:1-28.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18:374-385.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequence data: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17:368-376.
- Fritts, T. H. 1969. The systematic of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia* 1969:519-535.
- Frost, D. R. y J. W. Wright. 1988. The taxonomy of uniparental species, with special reference to parthenogenetic *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae). *Systematic Zoology* 37:202-209.
- Frost, D. R. y D. M. Hillis. 1993. Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica* 46:87-104.
- Fu, J., R. D. MacCulloch, L. A. Kupriyanova, F. S. Roitberg, T. M. Sokolova y R. W. Murphy. 1995. Genetic and morphological differentiation among Caucasian rock lizards of the *Lacerta caucasica* complex. *Russian Journal of Herpetology* 2:36-42.
- Fu, J. y R. W. Murphy. 1999. Discriminating and locating character covariance: An application of permutation tail probability (PTP) analyses. *Systematic Biology* 18:380-395.

- Fu, J., R. W. Murphy y I. S. Darevsky. 1999. Limited genetic variation in *Lacerta mixta* and its parthenogenetic daughter species: evidence from cytochrome b and ATPase 6 gene DNA sequences. *Genetica* 105:227-231
- Fu, J., R. W. Murphy y I. S. Darevsky. 2000. Divergence of the cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: evince for recent multiple origins. *Copeia*: 432-440.
- Good, D. A. y J. W. Wright. 1984. Allozymes and hybrid origin of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus exsanguis*. *Experientia* 40:1012-1214
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41:95-98
- Hernández Gallegos, O. 1998. Histocompatibilidad y ciclo reproductor en dos poblaciones de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki*, en el Edo. de Quintana Roo. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México
- Hernández Gallegos, O., N. L. Manríquez Morán, F. R. Méndez de la Cruz, M. Villagrán Santa Cruz y O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatan Peninsula of Mexico *Biogeographica* 74:117-124.
- Hillis, D. M. y J. P. Huelsenbeck. 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analysis. *Journal of Heredity*. 83:189-195
- Hillis, D. M., M. W. Allard y M. M. Miyamoto. 1993. Analysis of DNA sequence data: Phylogenetic inference *Methods in Enzymology* 224:456-487
- Hillis, D. M. y C. Moritz, 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. P. 321-378 *In: Molecular systematics* Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable (eds.). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Huelsenbeck, J. P. 1991. Tree-length distribution skewness: An indicator of phylogenetic information. *Systematic Zoology* 40:257-270
- Hoogmoed, M. S. 1973. Notes on the herpetofauna of Surinam. IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. Junk, The Hague.
- Jenkins, D. J. 1994. Karyotypic analysis of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus cozumela*. Tesis de Maestría. Department of Biology. The University of Utah. USA

- King, M. 1993. Species evolution: The role of chromosome change. Cambridge University Press. 336 pp.
- Kluge, A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis for relationships among Epricrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38:1-25.
- Kluge, A. G. 1998. Total evidence or taxonomic congruence: Cladistics or consensus classification. *Cladistics* 14:151-158.
- Kupriyanova, L. A. 1989. Cytogenetic evidence for genome interaction in hybrid lacertid lizards. P. 236-240. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds). New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Cornell University Press. 500 pp.
- Lee, J. C. 2000. A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world: the lowlands of Mexico, northern Guatemala, and Belize. Cornell University Press USA. 402 pp.
- Levan, A., K. Fredga y A. S. Sandburg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52:201-220.
- Lowe, C. H. y J. W. Wright. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (whiptail lizards) in Western North America. *Journal of Arizona Academy of Science* 4:81-87.
- Lowe, C. H., J. W. Wright, C. J. Cole y R. L. Bezy. 1970. Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology* 19:128-141.
- McCoy, C. J. y T. P. Maslin. 1962. A review of the teiid lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. *Copeia* 1962:620-627.
- MacCulloch, R. D., R. W. Murphy, L. A. Kupriyanova, I. S. Darevsky y F. D. Danielyan. 1995. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome* 38:1057-1060.
- McKinney, C. O. F., R. Kay y R. A. Anderson. 1973. A new all female species of the genus *Cnemidophorus*. *Herpetologica* 29:361-366.
- Macgregor, H. C. y J. M. Varley. 1988. Working with animal chromosomes. Gran Bretaña. 290 pp.

- Manríquez Morán, N L. 1998. Origen, histocompatibilidad y ciclo reproductor de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM México. 98 pp
- Manríquez Morán, N L., M. Villagrán Santa Cruz y F. R. Méndez de la Cruz. 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology* 34:634-637.
- Martin, A. P. y S. R. Palumbi. 1993. Body size, metabolic rate generation time and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 90: 4087-4091.
- Maslin, T. P. 1962. All-female species of the lizards genus *Cnemidophorus*, Teiidae. *Science*. 135:212-213
- Maslin, T. P. 1967. Skin grafting in the bisexual teiid lizard *Cnemidophorus sexlineatus* and in the unisexual *C. tessellatus*. *Journal of Experimental Zoology* 166:137-149
- Maslin, T. P. 1968. Taxonomic problems in parthenogenetic vertebrates. *Systematic Zoology*. 17:219-231
- Maslin, T. P. y D. M. Secoy. 1986. A checklist of the lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae). *Contributions in Zoology University of Colorado Museum*, Number 1 Boulder, Colorado USA
- Mayr, E. 2000. The biological species concept. P. 17-29. *In: Species concepts and phylogenetic theory*. Q. D. Wheeler y R. Meier (eds.). Columbia University Press. New York, USA.
- Minton, S. A. 1958. Observations on amphibians and reptiles of the Big Bend region of Texas. *Southwestern Naturalist*. 3:28-54.
- Moritz, C., J. W. Wright y W. M. Brown. 1989a. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus* (Teiidae: Reptilia): *C. velox* and *C. exsanguis*. *Evolution*. 43:958-968
- Moritz, C., W. M. Brown, L. D. Densmore, J. W. Wright, D. Vyas, S. Donnellan, M. Adams and P. Baverstock. 1989b. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). P. 87-112. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.) New York State Museum Bulletin 466, New York

- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992a Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus* V The *cozumela* species group. *Herpetologica* 18:117-121.
- Moritz, C., J. W. Wright y W. M. Brown. 1992b Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: Phylogenetic constrains of hybrid origins. *Evolution* 46:184-192.
- Murphy, R. W., I. S. Darevsky, R. D. MacCulloch, J. Fu, L. A. Kupriyanova, D. E. Upton y F. D. Danielyan. 1997 Old age, multiple formations of genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacerta dahli*. *Genetica* 101:125-130.
- Murphy, R. W., J. Fu, R. D. McCulloch, I. S. Darevsky y L. A. Kupriyanova. 2000 A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constrains on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:527-549.
- Neaves, W. B. 1969. Adenosine deaminase phenotypes among sexual and parthenogenetic lizards in the genus *Cnemidophorus*. *The Journal of Experimental Zoology* 171:175-184.
- Neaves, W. B. y P. S. Gerald. 1968. Lactate dehydrogenase isozymes in parthenogenetic teiid lizards (*Cnemidophorus*). *Science*. 160:1004-1005.
- Neaves, W. B. y P. S. Gerald. 1969. Gene dosage at the lactate dehydrogenase b locus in triploid an diploid teiid lizards. *Science* 164:557-559.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- Nei, M. y S. Kumar. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford University Press. New York, New York. 335 pp.
- Neigel, J. E. y J. C. Avise. 1986. Phylogenetic relationships of mitochondrial DNA under various demographic models. P. 515-534. *In*: *Evolutionary process and theory*. Nevo, E. y S. Karlin (eds.) Academic Press, Orlando, Florida.
- Nevo, E., A. Beiles y R. Ben-Shlomo. 1984. The evolutionary significance of genetic diversity: Ecological, demographic and life history correlates. *Inst. Evol. Univ. Haifa, Mt. Carmel, Haifa, Israel*.
- Nixon, C. K. y Q. D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6:211-223.



- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1996. On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics* 12:305-321.
- Nixon, C. K. y H. Ochoterena. 2001. Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. P. 15-57. *In: Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Hernández, H. M., A. N. García Aldrete, F. Alvarez y M. Ulloa (eds). Instituto de Biología, UNAM – Fondo de Cultura Económica.
- Palumbi, S. R. 1996. Nucleic acids II: The Polymerase chain reaction. P. 205-247. *In: Molecular Systematics*. Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable (eds). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Parker, E. D. y R. K. Selander. 1976. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tessellatus*. *Genetics* 84:791-805.
- Parker, E. D. y R. K. Selander. 1984. Low clonal diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria:Teiidae). *Herpetologica* 40:245-252.
- Parker, E. D., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. P. 72-86. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds). New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Peccinini, D. 1971. Chromosome variation in population of *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazon Valley (Sauria: Teiidae). *Ciencia e Cultura* 23:133-136.
- Peccinini-Seale, D. 1981. New developments in vertebrate cytogenetics\* IV. Cytogenetic studies in reptiles. *Genetica* 56:123-148.
- Peccinini-Seale, D. y O. Frota Pessoa. 1974. Structural heterozygosity in parthenogenetic populations of *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) from the Amazonas Valley. *Chromosoma* 47:439-451.
- Posada, D. y K. A. Crandall. 1998. Modeltest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817-818.
- Quero, H. J. 1992. Las palmas silvestres de la Península de Yucatán. Publicaciones especiales 10. Instituto de Biología UNAM. 63 pp.
- Reeder, T. W., C. J. Cole y H. C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365:1-61.

- Rocha, C. F. D., H. Godoy Bergallo y D. Peccinini-Seale. 1997. Evidence of an unisexual population of the Brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with description of a new species. *Herpetologica*. 53:374-382
- Schultz, R. J. 1969. Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. *The American Naturalist* 103:605-619.
- Scudday, J. G. 1973. A new species of the *Cnemidophorus tessellatus* group from Texas. *Journal of Herpetology* 7:363-371
- Screna, M. 1985. Zoogeography of parthenogenetic whiptail lizards (*Cnemidophorus lemniscatus*) in the Guianas: evidence from skin grafts, karyotypes and erythrocyte areas. *Journal of Biogeography* 12:49-56
- Sites, J. W., D. M. Peccinini-Seale, C. Moritz, J. W. Wright y W. M. Brown. 1990. The evolutionary history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae). I. Evidence for hybrid origin. *Evolution* 44:906-921.
- Sumner, A. T., H. J. Evans y R. A. Buckland. 1971. A new technique for distinguishing between human chromosomes. *Nature New Biology*. 232:31-32
- Swofford, D. L. 2000. PAUP\* Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods) Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995a. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica*. 51:67-76
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995b. Patterns of meristic variation among parthenogenetic teiid lizards (genus *Cnemidophorus*) of the Yucatan Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* and *C. deppei*. *Journal of Herpetology* 29:583-592
- Télez, O., E. F. Cabrera, E. Linares y R. Bye. 1989. Las plantas de Cozumel (guía botánico - turística de la isla de Cozumel, Quintana Roo). Instituto de Biología, UNAM. 75 pp.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins y T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22:4673-4680.

- Tinkle, D. W. 1959. Observations on the lizards *Cnemidophorus tigris*, *Cnemidophorus tessellatus* and *Crotaphytus wislizeni*. *Southwestern Naturalists* 4:195-200
- Vanzolini, P. E. 1970. Unisexual *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazonas Valley: A preliminary note (Sauria: Teiidae). *Papéis Avulsos Mus. Zool. Sao Paulo*. 23:68-49.
- Vrijenhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. A List of known unisexual vertebrates P. 19-23. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates* R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). New York State Museum. Albany. Bulletin 466
- Vyas, D., C. Moritz, D. Peccinini-Seale, J. W. Wright y W. M. Brown. 1990. The evolutionary history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) II Maternal origin an age inferred from mitochondrial DNA analysis. *Evolution*. 44:922-932.
- Walker, J. M. 1986. The taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin cloned hybrid populations of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Systematic Zoology* 35:427-440
- Walker, J. M., E. D. Parker, H. L. Taylor, J. E. Cordes y R. M. Abuheba. 1990. Hybridization between all-female *Cnemidophorus tessellatus* and gonochoristic *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology*. 24:388-396
- Walker, J. W., J. E. Cordes y H. L. Taylor. 1997. Parthenogenetic *Cnemidophorus tessellatus* complex (Sauria: Teiidae): A neotype for diploid *C. tessellatus* (Say, 1823), redescription of the taxon, and description a new triploid species. *Herpetologica*. 53:253-259
- Wiens, J. J., T. W. Reeder y A. Nieto Montes de Oca. 1999. Molecular phylogenetics and evolution of sexual dichromatism among populations of the Yarrow's spiny lizard (*Sceloporus jarrovi*). *Evolution* 53:1884-1897.
- Wirtz, P. 1999. Mother species - father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal Behaviour* 58:1-12
- Wright, J. W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. Pp. 27-81. *In: Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)* J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History. Norman, Oklahoma, USA.

- Wright, J. W. y C. H. Lowe. 1967. Evolution of the allopoloid parthenospecies *Cnemidophorus tessellatus* (Say). *Mamm. Chromosome Newslet.* 8:95-96.
- Wright, J. W., C. Spolsky y W. M. Brown. 1983. The origin of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus laredoensis* inferred from mitochondrial DNA analysis. *Herpetologica.* 39:410-416.
- Wu, C. I. y W. H. Li. 1985. Evidence from higher rates of nucleotide substitution in rodents that in man. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.* 82:1741-1745.
- Zweifel, R. G. 1965. Variation in and distribution of the unisexual lizard, *Cnemidophorus tessellatus*. *American Museum Novitates.* 2235:1-49.