

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DEMOGRAFIA DE LOS LACERTILIOS DEL  
COMPLEJO *Aspidoscelis (Cnemidophorus)*  
*cozumela* (Sauria: Teiidae) Y SUS ESPECIES  
PARENTALES, EN LA PENINSULA DE YUCATAN,  
MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:  
DOCTOR EN CIENCIAS  
P R E S E N T A :  
M. EN C. OSWALDO HERNANDEZ GALLEGOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. FAUSTO R. MENDEZ DE LA CRUZ

MEXICO, D. F.



JUNIO 2004.



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


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 24 de mayo del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) **Oswaldo Hernández Gallegos**, con número de cuenta 88234018 y número de expediente 3961332, con la tesis titulada: "Demografía de los lacertilios del complejo *Aspidoscelis* (= *Cnemidophorus*) *cozumela* (Sauria: Teiidae) y sus especies parentales, en la Península de Yucatán, México", bajo la dirección del (la) Dr- Fausto Roberto Méndez de la Cruz.

Presidente:	Dr. Adrián Nieto Montes de Oca
Vocal:	Dr. Guillermo Salgado Maldonado
Vocal:	Dr. Fernando Álvarez Noguera
Vocal:	Dr. Eduardo Morales Guillaumin
Secretario:	Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz
Suplente:	Dra. Robin M. Andrews
Suplente:	Dr. Gustavo Casas Andreu

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 07 de junio de 2004

  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

Por la beca para realizar mis estudios de doctorado agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, a la Dirección General de Estudios de Posgrado, UNAM y a la Fundación Telmex. Adicionalmente recibí incentivos muy importantes de parte de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, UNAM (Proyectos IN210594, IN232398, IN200901), del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado, UNAM (Proyectos 101312 y 201315) y de la Theodore Roosevelt Memorial Fund, AMNH.

De manera especial agradezco a los integrantes de mi comité tutorial: Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, Dra Robin M. Andrews y Dr. Guillermo Salgado Maldonado, por su apoyo y consejos para la realización de este trabajo.



## RESUMEN

La partenogénesis en lagartijas, a través de la hibridación de dos especies diferentes, ha evolucionado en varias ocasiones. El origen híbrido y la forma de reproducción clonal de estas especies promueven ventajas y desventajas, que son susceptibles de analizar bajo diferentes hipótesis evolutivas.

El presente trabajo tiene como objeto explorar la influencia ecológica de la adquisición de la partenogénesis, así como su significado adaptativo en lagartijas del género *Aspidoscelis*. Para abordar este objetivo, se compararon atributos demográficos y de historia de vida de las especies del complejo *A. cozumela* y sus especies parentales en la Península de Yucatán. Los sitios de estudio fueron hábitats muy similares: playas arenosas abiertas donde existe una baja vegetación y una alta insolación. La comparación ayudó a identificar el papel de la partenogénesis para explotar y permanecer en playas expuestas a frecuentes huracanes en la Península de Yucatán. Además, permitió explorar la hipótesis de la influencia del origen partenogénesis sobre atributos fenotípicos, hipótesis que fue llevada a nivel del género *Aspidoscelis*.

La tesis está dividida en dos capítulos. En el Capítulo 1, la comparación de las especies partenogenéticas (*A. maslini*, *A. cozumela* y *A. rodeckii*) y sus especies parentales (*A. deppii* y *A. angusticeps*), indicó que independientemente de su modo de reproducción (i) la mayor parte de los individuos sobrevive menos de un año y (ii) que todos maduran dentro de su primer año de vida. En conjunto (1) la madurez sexual temprana, (2) el corto tiempo generacional y (3) la partenogénesis (que teóricamente puede aumentar más rápidamente una población por no producir machos), pueden promover una recuperación más rápidamente después de un huracán y/o permitir la ocupación de playas donde la incidencia de huracanes sea elevada.

Contrario a las predicciones teóricas, las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela* y sus ancestros presentaron una gran similitud fenotípica en talla, fecundidad, edad a la madurez sexual y sobrevivencia. Este patrón es consistente cuando se compararon conjuntamente con métodos filogenéticos y multivariados, los grupos partenogenéticos *cozumela*, *tesselata* y *sexlinata* y sus especies parentales. Un origen reciente de las especies partenogenéticas y/o la ocupación de hábitats abiertos característicos de *Aspidoscelis*, parece(n) promover una gran similitud de atributos fenotípicos entre especies.

En el Capítulo 2 se analiza cómo la temporada de eclosión de los individuos repercute sobre sus atributos de historia de vida. Para ello, se valoró la actividad reproductora y su control ambiental en las hembras de *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán. Se registró que las tres estaciones climáticas de la región: secas, lluvias y nortes promueven una actividad y reproducción estacional en las diferentes especies (posible excepción *A. deppii*), con un extenso período de eclosiones. Los individuos que eclosionan tempranamente (junio-julio) maduran a los 3-4 meses y se reproducen al inicio de la estación reproductora. Los individuos que eclosionan tardíamente (agosto-septiembre, en adelante), maduran a los 7-9 meses y se reproducen ya iniciada la estación reproductora. La elevada temperatura corporal en las especies de *Aspidoscelis*, afecta su actividad y su edad a la madurez sexual, vía una disminución del tiempo disponible para el forrajeo durante la estación de nortes.

ABSTRACT

Parthenogenesis in lizards, through the hybridization between two different species, has evolved multiple times. The hybrid origin and clonal reproduction promote advantages and disadvantages, that are susceptible to analyze under different evolutionary hypothesis.

In this thesis I explore the ecological influence of the acquisition of the parthenogenesis, as well as its adaptative significance in the lizards genus *Aspidoscelis*. Demographic and life history traits were compared among species of the *Aspidoscelis cozumela* complex and their parental species on similar habitats, consisting of open sand beaches, low vegetation and high solar radiation. The comparison helped to identify the role of the parthenogenesis to colonize hurricane prone habitats at the Yucatán Peninsula. Besides, data permitted to explore the hypothesis of the influence of the origin parthenogenesis on phenotypic traits. Previous hypothesis was carried out to the level of the genus *Aspidoscelis*.

The thesis is divided in two chapters. In Chapter 1, the comparison of the parthenogenetic species (*A. maslini*, *A. cozumela* and *A. rodeckii*) and their parental species (*A. deppii* and *A. angusticeps*), indicated that (i) the majority of the individuals survive less than one year and (ii) all individuals reach sexual maturity within one year. Due to (1) early maturity, (2) short generation time, and (3) parthenogenetic mode of reproduction (which can theoretically build up populations faster due to not producing males), parthenogenetic species can be recover quickly from hurricanes and/or inhabit beaches that present a high incidence of hurricanes.

In contrast to theoretical predictions, parthenogenetic species of *A. cozumela* complex and their parental species share a set of phenotypic traits, including: size, fecundity, sexual maturity age, and survivorship. I found the same pattern, using

phylogenetics and multivariate methods, on the parthenogenetic groups of *Aspidoscelis*, including *cozumela*, *tesselata* y *sexlineata* groups. A recent origin of the parthenogenetic species and/or affinity for open habitats, seems to promote a great similarity on phenotypic characteristics among *Aspidoscelis* species.

In Chapter 2, hatchling season was analyzed to evaluate how it affects life history attributes. Female reproductive biology and its environmental control were studied in the five species of *Aspidoscelis* of the Yucatán Peninsula. It was registered that the three seasons in the area: dry season, rainy season and nortes season, promote an activity and seasonal reproduction in all *Aspidoscelis* (except *A. deppii*) and an extensive hatchling period. Early hatchlings (June-July) reach sexual maturity within 3-4 months, and late hatchlings (August-September) reach sexual maturity within 7-9 months. High active body temperatures on *Aspidoscelis*, affects its activity and its sexual maturity age, through a decrease of the available foraging time during nortes season.

A ti Claudia, porque compartir la vida contigo es un placer celestial. Tu apoyo emocional y sensibilidad son motores imprescindibles en mi vida. Sigamos caminando, subamos juntos la espiral de la vida e incrementemos nuestra adecuación ASAP.

A mis abuelos, que los quiero mucho.

Ma y Pa ejemplos de valentía y tenacidad, la vida me dio el privilegio de tenerlos, este trabajo es resultado de su constante apoyo y enseñanzas. Ustedes son la F1. Su unión fructificó en una F2 extraordinaria, mis hermanos.

Kokis, Caña, Velonca, Flaca y Chapo, termómetros de mi vida. Hermanos, me han hecho vivir experiencias únicas, sencionales, muchas de ellas lecciones de vida. Los amo. Gracias por su ayuda en las diferentes etapas de mi formación.

La unión de varios de ustedes ha fructificado en una F3 maravillosa, mis sobrinos: Pauli, Fer, Xime, Regis, Ale, Daniel y Diego. Enanos son seres de una luz y fuerza extraordinarias.

Y a todos y cada uno de los integrantes de las familias de mis padres, porque su apoyo ha sido fundamental para mi.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido posible sin el constante apoyo de mi director de tesis el Dr. Fausto Méndez. Me siento complacido por las vivencias que tuvimos por más de una década y no lo dude, seguiremos en contacto.

A los integrantes de mi comité tutorial: Dra Robin M. Andrews y Dr. Guillermo Salgado Maldonado. Robin: valoro profundamente tus consejos, apoyo y orientación para desarrollar este trabajo.

A los doctores Gustavo Casas Andreu, Fernando Álvarez Noguera, Adrián Nieto Montes de Oca y Eduardo Morales Guillaumin porque sus revisiones enriquecieron y mejoraron sustancialmente este trabajo. Gracias Lalo por tu ayuda para desarrollar y materializar los análisis dentro del género *Aspidoscelis*.

Al Sr. Archibaldo Sandoval Caldera porque sin conocerme me abrió las puertas de su casa y me brindo todas las facilidades para realizar parte de mi tesis dentro de los terrenos de la Fundación Sandoval Caldera. Gracias por esas charlas tan amenas y enriquecedoras y por su cálida hospitalidad que hicieron de cada visita algo extraordinario.

Porque mi cama de arena en la playa la traslade a DUMAC Celestún, gracias a David por brindarme tu ayuda y hospitalidad en muchas ocasiones.

A ti "Chica": me siento privilegiado de haber compartido este trabajo contigo en sus diferentes etapas y situaciones. Tu bien sabes que este estudio representa experiencias de campo sublimes, que han quedado fusionadas en mi ser para siempre.

Por su ayuda en el campo a mis hermanos Kokis y Chapo. Lo más profundo de mi ser valora su compañía durante estos inolvidables viajes. Tengan por seguro que no se librarán de mi para viajes futuros.

A Jelipe, porque cada lagartija era un triunfo compartido y una cerveza por destapar. Gracias por tu amistad y por tu valiosa compañía.

A Jaime Zuñiga e Iván Rubio por su ayuda con los análisis multivariados y filogenéticos, respectivamente.

A Ivette Guzmán, por tu ayuda en innumerables ocasiones para arreglar asuntos de mi beca, por tu cálido trato y amabilidad.

Por la beca para realizar mis estudios de doctorado al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, a la Dirección General de Estudios de Posgrado, UNAM y a la Fundación Telmex. Adicionalmente recibí incentivos muy importantes de parte de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, UNAM (Proyectos IN210594, IN232398, IN200901), del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado, UNAM (Proyectos 101312 y 201315) y de la Theodore Roosevelt Memorial Fund, AMNH.

Al Instituto de Biología porque me resguardó, cobijo mi formación y constituye una escuela de múltiples enseñanzas.



ÍNDICE GENERAL

Resumen	iv
Abstract	vi
Dedicatoria	viii
Agradecimientos	x
Introducción General	1

Capítulo 1. Demografía y crecimiento corporal en las lagartijas partenogenéticas del complejo *A. cozumela* y sus especies parentales en la Península de Yucatán, con un análisis preliminar de los patrones filogenéticos en características de historia de vida en el género *Aspidoscelis*.

Introducción	6
Áreas de estudio	22
Material y Métodos	26
Resultados	32
Discusión	74

Capítulo 2. Actividad reproductora estacional de las hembras del género *Aspidoscelis* (Reptilia: Teiidae), en la Península de Yucatán, México.

Introducción	94
Material y Métodos	96
Resultados	99
Discusión	103

Literatura Citada	117
-------------------	-----

Apéndice 1. El caso de <i>Aspidoscelis rodecki</i> : una propuesta para su conservación.	129
--	-----

**Nota:** En lo sucesivo las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* aparecerán con una *p* y las especies gonocóricas se indicarán con una *g*.

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Filogenia de las especies partenogenéticas del género *Aspidoscelis*.
- Figura 2. Mapa de la Península de Yucatán mostrando las localidades de estudio.
- Figura 3A. Temperatura media, precipitación acumulada mensual de las áreas de estudio.
- Figura 3B. Número promedio de nortes en Isla del Carmen y Golfo de México.
- Figura 4. Densidad poblacional de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Figura 5. Talla corporal promedio de crías, jóvenes y adultos *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Figura 6. Distribución de la longitud hocico-cloaca de crías, jóvenes y adultos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Figura 7. Estructura de edades por porcentaje entre estadios y sexos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Figura 8. Estructura de edades por porcentaje dentro de estadios y sexos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Figura 9. Curva de crecimiento de *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Figura 10. Distribución de las tallas promedio, entre marzo y octubre, de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Figura 11. Análisis de agrupamiento ("Cluster") de especies partenogenéticas y sus especies ancestrales de *Aspidoscelis* con base en atributos de LHC, nidada y edad a la madurez sexual.
- Figura 12. ANCOVA del tamaño promedio de nidada de acuerdo al grupo taxonómico en el género *Aspidoscelis*.
- Figura 13. Regresión de la sobrevivencia anual y la madurez sexual en especies gonocóricas y partenogenéticas de *Aspidoscelis*.

## ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1. Costos y beneficios de la reproducción sexual y de la partenogénesis.
- Cuadro 2. Ubicación y datos climatológicos de las localidades de estudio.
- Cuadro 3. Muestreos realizados en *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Cuadro 4. Historia de los individuos capturados de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>.
- Cuadro 5. Historia de los individuos capturados de *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>.
- Cuadro 6. Historia de los individuos capturados de *Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub>.
- Cuadro 7. Historia de los individuos capturados de *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>.
- Cuadro 8. Supervivencia en *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Cuadro 9. Detalles de las tallas de las crías, jóvenes y adultos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Cuadro 10. Número promedio de crías, jóvenes y adultos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Cuadro 11. Tasa de crecimiento en *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>.
- Cuadro 12. Tasa de crecimiento en *Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub>.
- Cuadro 13. Tasa de crecimiento en *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>.
- Cuadro 14. Estadígrafos de regresión del crecimiento de *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.
- Cuadro 15. Atributos de historia de vida en especies de *Aspidoscelis* gonocóricas y partenogénicas.
- Cuadro 16. Estadígrafos de regresión de la LHC promedio y características de historia de vida en hembras de *Aspidoscelis*.
- Cuadro 17. Comparaciones entre los valores observados y esperados de características de historia de vida en *Aspidoscelis* partenogénicas y sus ancestros.
- Cuadro 18. Clasificación de especies de *Aspidoscelis* por modo reproductor de acuerdo al análisis discriminante.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La reproducción sexual es la forma común en eucariontes y los vertebrados no son la excepción a esta regla (Awise *et al.*, 1992; Bell, 1982). Sin embargo, dentro de los vertebrados, algunos reptiles (Orden Squamata) son los únicos que se reproducen por partenogénesis obligada. La partenogénesis (del griego "parthenos" que significa virgen y del latín "genesis" que significa nacimiento; Cuellar, 1987) es una forma de reproducción clonal en donde no hay contribución genética ni activación alguna por parte del esperma (Darevsky *et al.*, 1985). Este modo de reproducción puede perpetuar linajes clonales de hembras generación tras generación (Dawley, 1989) y se puede distinguir de otros mecanismos clonales, como la ginogénesis y la hibridogénesis, en donde el esperma es necesario para la reproducción (Awise *et al.*, 1992; Dawley, 1989).

La mayoría de los reptiles partenogenéticos surgieron por hibridación de dos especies diferentes y la minoría surgieron espontáneamente (Darevsky, 1992; Vrijenhoek *et al.*, 1989). Las hibridaciones sucedieron recientemente (Awise *et al.*, 1992; Moritz *et al.*, 1989) y han promovido no sólo el origen, sino también la diversificación de las especies partenogenéticas (Dowling y Secor, 1997). Las hibridaciones continúan sucediendo anualmente como experimentos naturales (Taylor *et al.*, 2001). Aun cuando la partenogénesis en reptiles ha evolucionado en múltiples ocasiones (*i. e.*, origen polifilético; Simon *et al.*, 2003), su origen en cada caso ha sido por hibridación ó espontáneamente. Lo anterior, difiere de lo que sucede en algunos grupos de invertebrados donde aparentemente las especies partenogenéticas han surgido por hibridación y espontáneamente a partir de las mismas especies parentales (Parker y Niklasson, 2000).

El origen híbrido de las especies partenogenéticas provoca altos niveles de heterocigocidad, los cuales persisten desde sus orígenes y son mantenidos a través de la

reproducción clonal (Vrijenhoek, 1989). Aparentemente, el éxito parcial de las especies unisexuales radica en cómo se originaron, ya que la hibridación puede conducir a cierto grado de vigor híbrido o heterosis (Cullum, 1997). Esta característica puede influir en el tipo de ambiente que ocupan las especies (Price *et al.*, 1993; Wright y Lowe, 1968), así como en su desempeño por (i) permitir explotar un intervalo más amplio de condiciones ambientales que sus especies parentales (Vrijenhoek, 1989) y (ii) su influencia positiva en características de historia de vida (tasa de crecimiento, viabilidad y fecundidad; Mitton, 1994; Vrijenhoek, 1998) y atributos fisiológicos (Cullum, 1997).

Desde su descubrimiento en reptiles (Darevsky, 1958), se han descrito más de 40 especies partenogenéticas obligadas incluidas en 16 géneros de lagartijas: *Leiolepis* (Agamidae); *Brookesia* (Chamaeleonidae); *Hemidactylus*, *Hemiphyllodactylus*, *Heteronotia*, *Lepidodactylus* y *Nactus* (Gekkonidae); *Gymnophthalmus* y *Leposoma* (Gymnophthalmidae); *Darevskia* (Lacertidae); *Menetia* (Scincidae); *Cnemidophorus*, *Aspidoscelis*, *Kentropyx* y *Teius* (Teiidae); *Lepidophyma* (Xantusiidae) y dos géneros de serpientes: *Ramphotyphlops* y *Typhlops* (Typhlopidae) (Adams *et al.*, 2003; Darevsky, 1992; Pianka y Vitt, 2003; Reeder *et al.*, 2002; Vrijenhoek *et al.*, 1989).

Cabe mencionar que, en cautiverio, hembras de especies gonocóricas de serpientes (Dubach *et al.*, 1997, Acrochordidae; Groot *et al.*, 2003, Boiidae; Shuett *et al.*, 1997, Colubridae y Viperidae) y lagartijas (Chiszar *et al.*, 1999, Tropicuridae; Iguanidae ver Shuett *et al.*, 1997), han producido crías por partenogénesis, la cual parece ser facultativa en algunos casos (Chiszar *et al.*, 1999; Shuett *et al.*, 1997).

Dentro de la Familia Teiidae el género *Aspidoscelis* contiene la mayor diversidad de especies partenogenéticas, representa uno de los géneros mejor estudiados y ha servido como modelo para el estudio de las consecuencias genéticas, morfológicas, reproductoras, fisiológicas y ecológicas de la evolución de la partenogénesis (Reeder *et al.*, 2002; Wright, 1993).

En México existen 10 especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* (Flores-Villela, 1993), tres de ellas endémicas de la Península de Yucatán conocidas como complejo *A. cozumela* (Lee, 1996). A pesar que existen diversas restricciones en el origen de la partenogénesis (Moritz *et al.*, 1989, 1992c; Murphy *et al.*, 2000; Vrijenhoek, 1989), dentro del complejo ha evolucionado en dos ocasiones. Un híbrido entre *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub> originó a *A. maslini*<sub>p</sub>, quien aparentemente por cladogénesis originó a *A. cozumela*<sub>p</sub> (Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Taylor y Cooley, 1995a, 1995b) y el otro dio origen a *A. rodecki*<sub>p</sub> (Fritts, 1969; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2003a; Manríquez-Morán, 2002; Moritz *et al.*, 1992a; Taylor y Cooley, 1995a, 1995b).

Múltiples revisiones sugieren que las especies del grupo *cozumela* ocupan preferentemente hábitats costeros (*i. e.*, playas arenosas abiertas) en la Península de Yucatán. En estos ambientes se encuentran el mayor número de individuos y poblaciones (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2003a; Lee, 1996; Manríquez-Morán, 2002). La presencia de las especies parentales en las playas parece menos frecuente (Lee, 1996). Las playas en la Península de Yucatán están sujetas a frecuentes huracanes que modifican los ecosistemas y el entorno costero (Gómez-Ramírez, 1998) y seguramente juegan un papel importante en moldear diversas características de historia de vida de las especies que ahí habitan.

Esta investigación se ha dividido en dos capítulos. En Capítulo 1 se comparan los atributos demográficos y de historia de vida de las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela* (*A. maslini*<sub>p</sub>, *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub>) y sus especies parentales (*A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub>), con el fin de examinar qué atributos promueven ventajas para explotar y permanecer en playas (ambientes costeros dinámicos) en la Península de Yucatán. Además, estos datos permiten explorar la hipótesis de que la partenogénesis promueve cambios fenotípicos. Para ello en forma preliminar se comparan, mediante

métodos filogenéticos y multivariados, atributos de historia de especies partenogénicas del género *Aspidoscelis* y sus especies parentales.

Los estudios realizados en el trópico han revelado que la fenología reproductora de lagartijas puede ser estacional o continua (Fitch, 1982). En ambientes estacionales, como la Península de Yucatán, la actividad reproductora puede ser estacional y ocurrir principal o exclusivamente durante la época de lluvias (Colli, 1991; Fitch, 1982; Magnusson, 1987), durante la época de sequía (Colli y Zamboni, 1999; Oliveira y Colli, 2003) o ser continua (Censky y McCoy, 1988). En el Capítulo 2 (i) se analiza la fenología reproductora de las hembras de las especies del complejo *A. cozumela* y sus especies parentales, (ii) su influencia sobre atributos demográficos y de historia de vida, así como (iii) Los factores responsables de la regulación del ciclo reproductor.

## CAPITULO 1

Demografía y crecimiento corporal en las lagartijas partenogenéticas del complejo A. *cozumela* y sus especies parentales en la Península de Yucatán, con un análisis preliminar de los patrones filogenéticos en características de historia de vida en el género *Aspidoscelis*.



## INTRODUCCIÓN

### *Origen de la partenogénesis en reptiles*

Aun cuando existen diversas restricciones para el origen de la partenogénesis en reptiles (Dawley, 1989), este modo de reproducción ha evolucionado independientemente en más de una ocasión (Avisé *et al.*, 1992; Darevsky, 1992; Simon *et al.*, 2003). Dos hipótesis han tratado de explicar su origen. La hipótesis del origen híbrido propuesta por Lowe y Wright (1966) y la hipótesis del origen espontáneo propuesta por Peccinini (1971) y ampliada por Cuellar (1974, 1977, 1987) y Cuellar *et al.* (1995).

La hipótesis del origen híbrido, apoyada por evidencia cariológica, morfológica, molecular y ecológica (ver Avisé *et al.*, 1992; Darevsky *et al.*, 1985; Darevsky, 1992), sugiere que la mayoría de los reptiles partenogenéticos surgieron como híbridos entre un macho y una hembra de dos especies gonocóricas diferentes (Lowe y Wright, 1966). La palabra gonocórica(s) se empleará para referir a una especie que tenga sexos separados y que requiera de la fecundación para reproducirse (Tomlinson, 1968). En una sola generación hay un cambio hacia la independencia del esperma, con una aparente causa-efecto entre la hibridación y la partenogénesis (Cole, 1975; Darevsky, 1992; Darevsky *et al.*, 1985; Moritz *et al.*, 1989; Neaves, 1971).

La combinación de dos genomas diferentes sesga la proporción sexual hacia hembras y altera la meiosis durante la gametogénesis, por lo que las hembras producen huevos sin recombinación y sin reducción en la ploidía (Dawley, 1989). La evidencia sugiere que la mayoría de las hibridaciones son unidireccionales, es decir, sólo la hibridación entre un macho de la especie A y una hembra de la especie B ha sido exitosa y resultado en la formación de una especie partenogenética, pero no al contrario (Avisé *et al.*, 1992; Wirtz, 1999).

La hibridación es la fuente más importante de origen de especies partenogenéticas y de importancia capital para su diversificación (Dowling y Secor, 1997).

La hibridación ha dado lugar a especies partenogenéticas triploides (partenogénesis por contagio; Simon *et al.*, 2003), que resultan de la hibridación entre un macho de una especie gonocórica y una hembra partenogenética (Dawley, 1989). Los géneros *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus* (Familia Teiidae; Wright, 1993), *Darevskia* (Familia Lacertidae; Murphy *et al.*, 2000) y *Heteronotia* (Familia Gekkonidae; Moritz, 1991), entre otros, contienen ejemplos de especies de lagartijas partenogenéticas de origen híbrido.

Evidencia morfológica, cariológica y alozimática sugiere que, al menos, una especie partenogenética (*Lepidophyma flavimaculatum obscurum*; Familia Xantusiidae) pudo tener un origen espontáneo (Bezy y Sites, 1987). De acuerdo a esta hipótesis, la partenogénesis no es resultado directo de la hibridación, sino que se origina por diploidización espontánea del óvulo, lo cual produce hembras capaces de reproducirse por partenogénesis. La alotriploidia surge únicamente después que se ha adquirido genéticamente la capacidad de producir consistentemente óvulos por individuos que en un principio eran autodiploides unisexuales (Cuellar, 1974; Cuellar *et al.*, 1995; Peccinini, 1971).

#### *Especies partenogenéticas: establecimiento y persistencia*

El modo de reproducción clonal produce individuos genéticamente similares y hay una intensa competencia intraespecífica, ya que que tienen básicamente los mismos requerimientos (Case y Tarper, 1986). La carencia de diversidad genética restringe fuertemente su capacidad de prevalecer ante condiciones ecológicas variables (Bell, 1982). Aparentemente la adecuación de los individuos partenogenéticos disminuye de generación en generación, debido a la acumulación de mutaciones deletéreas y a su

imposibilidad genética, a través de recombinación, para eliminarlas (Lynch *et al.*, 1993; Muller, 1964).

Sin embargo, también se ha sugerido que el tener genotipos híbridos, permite a los individuos partenogenéticos tolerar mayor carga mutacional y así beneficiarse de la incidencia de mutaciones adaptativas (Wright, 1993). El origen híbrido de las especies partenogenéticas provoca un alto grado de heterocigocidad (0.24-0.44; Dessauer y Cole, 1989), característica que les confiere aparentemente un “vigor” híbrido, que repercute positivamente en su fenotipo y adecuación (Cullum, 1997).

Las especies partenogenéticas son excelentes colonizadoras (Vrijenhoek, 1989; White, 1973) porque (i) tienen un doble potencial reproductor (*i. e.*, su canalización de energía hacia la reproducción es más exitosa, ya que no producen machos; Cole, 1984) y (ii) requieren de una sola hembra para establecer una nueva población. Algunos de los costos y beneficios de los individuos gonocóricos y partenogenéticos para establecerse en un nuevo ambiente se enuncian a continuación (Cuadro 1).

Cuadro 1. Algunos costos y beneficios de la reproducción sexual y de la partenogénesis (Beukeboom y Vrijenhoek, 1998).

Característica	Reproducción Sexual	Partenogénesis
Dependencia del esperma	♂♂ conespecíficos	No
Esperma compatible	Si	No aplica
Costo de los machos	Si	No
Búsqueda de apareamiento	Si	No
Distribución geográfica	Limitada por el otro sexo	No limitada por conespecíficos
Establecimiento de una población	1 ♂ + 1 ♀ o una ♀ fecundada	1 ♀
Coexistencia con el ancestro	No aplica	Si
Hibridación desestabilizadora	No aplica	Si

A pesar de las posibles ventajas de la partenogénesis, la evidencia actual indica que este modo de reproducción se encuentra poco extendido entre los vertebrados (Awise

*et al.*, 1992), incluso en invertebrados (Bell, 1982). En la sección siguiente se tratarán en detalle las consecuencias fenotípicas de la evolución de la partenogénesis.

### *Repercusiones de la evolución de la partenogénesis*

Cuando el origen de la partenogénesis es polifilético, la transición de modo reproductor a menudo se acompaña por cambios en características de historia de vida, fenotipo y forma de vida (Simon *et al.*, 2003). De acuerdo a Simon *et al.* los cambios inmediatos probablemente son influenciados por la competencia entre congéneres o, a largo plazo, por el destino evolutivo de los linajes partenogenéticos. Varios ejemplos sugieren una influencia de la partenogénesis en la morfología, fisiología, conducta y características de historia de vida de las especies (Vrijenhoek, 1998). A continuación se detallan algunos ejemplos que apoyan o rechazan la idea que la evolución de la partenogénesis promueve modificaciones fenotípicas en conducta, reproducción, fisiología y ecología.

#### *Conducta*

Price (1992) encontró diferencias conductuales entre especies con diferente modo de reproducción. La especie partenogenética permitió mayor acercamiento del observador que la especie gonocórica, por lo que el autor considera más vulnerable a la especie partenogenética. Sin embargo, Paulissen (1995) no encontró diferencias conductuales entre las especies con diferente modo reproductor. Paulissen sugiere que las diferencias dependerán de las especies que se comparen, por lo que los resultados que se encuentren en una especie serán poco susceptibles de generalizar.

### Reproducción

La diferencia más evidente e inherente a las especies partenogenéticas es su doble potencial reproductor (al no producir machos), que teóricamente podría promover incrementos poblacionales más rápidos (Cole, 1984). Diferencias entre especies partenogenéticas y gonocóricas fueron registradas por Congdon *et al.* (1978, 1981), quienes encontraron un mayor esfuerzo reproductor en especies partenogenéticas.

En *Aspidoscelis neotesselata*, (especie triploide) la segunda hibridación, que añade un tercer genoma de una especie gonocórica, aparentemente afectó de manera negativa su tamaño de camada (Taylor *et al.*, 1999).

Evidencia en contra de lo anterior fue registrada por Schall (1978, 1981), quien no encontró diferencias en el esfuerzo reproductor entre especies partenogenéticas y gonocóricas. De manera similar, Vitt y Breitenbach (1993) no encontraron diferencias en el tamaño o frecuencia de camada entre especies partenogenéticas y gonocóricas de los géneros *Aspidoscelis* y *Cnemidophorus*.

De acuerdo a Schall (1978), el modo de forrajeo activo y la forma de cuerpo alargada en *Aspidoscelis* pueden restringir modificaciones en atributos reproductores estáticos de (*i. e.*, tamaño de camada, tamaño del huevo y masa relativa de la nidada). Más que el modo de forrajeo, permanecer en hábitats abiertos ha promovido similitud en atributos reproductores de especies de *Aspidoscelis* (Pianka y Vitt, 2003; Vitt *et al.*, 2003). La carencia de un contexto filogenético y la inclusión de un bajo número de especies, puede resultar en la ausencia de un patrón general entre especies partenogenéticas y sus ancestros (Cullum, 1997). Diversos estudios han demostrado la influencia e importancia de la filogenia al comparar características fenotípicas (ver Pianka, 2001).

### Fisiología

Bajo un escenario filogenético y en contraposición con diversas predicciones teóricas (Cullum, 1997), los taxa partenogenéticos de *Aspidoscelis* y sus ancestros no difieren en velocidad de arranque, esfuerzo máximo, tasa metabólica y tasa de pérdida de agua, aunque las especies partenogenéticas presentan una menor resistencia. La evidencia anterior sugiere que la heterocigocidad y el "vigor" híbrido no están relacionados funcionalmente (Cullum, 1997). Aun cuando no hay diferencias en el 80% de las características analizadas, el autor menciona que la tendencia general es un desempeño fisiológico inferior (adecuación reducida) en las especies partenogenéticas, resultado de efectos epistáticos (mezcla de dos genomas que no han coevolucionado previamente) y la acumulación de mutaciones deletéreas.

### Ecología

De acuerdo a Schall (1981), los atributos más dinámicos como la edad a la madurez sexual y la tasa de crecimiento, pueden verse más influenciados por el surgimiento de la partenogénesis. Es posible que las especies partenogenéticas se parezcan más fenotípicamente a uno de sus ancestros que a otro (Medica, 1967; Schall, 1978). Si el desempeño fisiológico en las especies partenogenéticas está disminuido, posiblemente su tasa de sobrevivencia sea más baja (Cullum, 1997) y/o sean incapaces de responder a cambios ambientales rápidos (Price *et al.*, 1993).

Evidencia a favor de cambios en atributos ecológicos fue registrada por Smith (1974), quien encontró que los individuos de *A. exsanguis*, alcanzaron la madurez sexual en diez meses, mientras que los individuos de *A. gularis*, (una especie parental), alcanzaron la madurez sexual hasta el segundo año. Paulissen (2000) encontró que *A.*

*laredoensis*<sub>p</sub> resultó ser anual con madurez sexual temprana, mientras que sus especies parentales (*A. gularis*<sub>g</sub> y *A. sexlineata*<sub>g</sub>) resultaron ser más longevas, aunque en algunos sitios fueron anuales (Ballinger y Schrank, 1972; Fitch, 1958). Kramer y Templeton (2001) demostraron que el cambio de modo reproductor en *Drosophila mercatorum* se acompañó por una disminución del tiempo generacional, que compensó posiblemente la disminución en la viabilidad de los huevos de la forma partenogenética.

En contraste a la evidencia anterior, Arakelyan y Danielyan (2000) encontraron que la partenogénesis no influyó en la tasa de crecimiento, edad de madurez sexual y longevidad en lagartijas del género *Darevskia*.

La forma de reproducción clonal y el origen híbrido de las especies partenogenéticas provoca baja variabilidad genética entre individuos y elevada heterocigocidad individual (Avisé *et al.*, 1992; Dessauer y Cole, 1989). Teóricamente ambas características promoverían mayor variabilidad fenotípica entre los individuos de las especies gonocóricas y mayor variabilidad fenotípica dentro de los individuos en las especies partenogenéticas (Case, 1990; Cullum, 2000; Hanley *et al.*, 1994; Paulissen *et al.*, 1992). Estudios de alimentación y de la fisiología de especies partenogenéticas y gonocóricas sintópicas del género *Aspidoscelis* (Case, 1990; Paulissen *et al.*, 1992) y de alimentación en *Lepidodactylus* (Hanley *et al.*, 1994) revelaron que no siempre las especies partenogenéticas presentan menor variabilidad fenotípica entre individuos.

Por lo anterior, parece prematuro realizar generalizaciones y atribuir ventajas y/o desventajas inherentes a cada modo reproductor. Parece más adecuado considerar que las condiciones ambientales locales y la arquitectura genética (Simon *et al.*, 2003), determinarán el éxito de una especie, genotipo o clon (Case, 1990).



*Partenogénesis y el tipo de ambiente*

La arquitectura genética de las especies partenogenéticas repercute ampliamente en su fenotipo y en el ambiente que puedan ocupar (Cuellar, 1977; Wright y Lowe, 1968). Aun cuando el doble potencial reproductor de las especies partenogenéticas (Cole, 1984) no se traduce en una superioridad geográfica o numérica (Case, 1990), aparentemente estas especies tienden a ocupar un particular tipo de hábitat.

Wright y Lowe (1966) propusieron que las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* se comportan como especies maleza, al encontrarse generalmente en ambientes disclimax, marginales, ecotonales, de transición, extremos y alterados. Los autores sugieren que estos ambientes resultan poco adecuados para las especies gonocóricas, sin embargo son claves para el establecimiento y la persistencia de las especies partenogenéticas.

Price *et al.* (1993) hacen una conexión entre la arquitectura genética de las especies partenogenéticas y los ambientes descritos por Wright y Lowe (1966). Los autores sugieren que las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* están restringidas a ambientes inestables o alterados (donde las fuerzas de selección son laxas), porque su genotipo (integrado por dos o más genotipos diferencialmente optimizados) no puede producir un fenotipo que tenga una adecuación similar a sus ancestros. En contraposición con los ambientes descritos por Wright y Lowe (1966), Cuellar (1994) sugiere que la mayoría de los ambientes de los animales partenogenéticos son insulares más que marginales ó ecotonales.



*Partenogénesis en el género Aspidoscelis*

La mayor diversidad de especies partenogenéticas en reptiles se presenta en la familia Teiidae (Darevsky *et al.*, 1985; Reeder *et al.*, 2002; Wright, 1993). La familia incluye diez géneros (Pianka y Vitt, 2003; Reeder *et al.*, 2002), cuatro de ellos con representantes partenogenéticos: *Aspidoscelis* (16 especies), *Cnemidophorus* (dos especies), *Kentropyx* (una especie) y *Teius* (una especie). La gran diversidad en el género *Aspidoscelis*, lo hacen un modelo ideal para analizar las consecuencias ecológicas del origen de la partenogénesis.

El género *Aspidoscelis* fue separado del género *Cnemidophorus* por ser parafiléticos (Reeder *et al.*, 2002). Considerando los cambios taxonómicos, el género *Aspidoscelis* quedó integrado por alrededor de 87 taxa de los grupos *deppii*, *sexlineata* y *tigris* y las especies partenogenéticas de los grupos *cozumela*, *tesselata* y *sexlineata*. Lowe *et al.* (1970) formaron estos grupos con base en morfología externa y cariología. Estos grupos constituyen una modificación del arreglo propuesto por Burt (1931).

La distribución del género incluye Norteamérica y Centroamérica, desde Estados Unidos hasta el noroeste de Costa Rica (Reeder *et al.*, 2002; Wright, 1993). Su distribución comprende ambientes templados y tropicales, a altitudes que oscilan entre el nivel del mar (Vitt y Breitenbach, 1993) y 2650 m (Sánchez-Herrera, 1980).

Las especies de *Aspidoscelis* comparten varias características morfológicas y ecológicas. Son terrestres y con preferencia por los hábitats abiertos, de cuerpo alargado, presentan temperatura corporal elevada, un modo de forrajeo activo y oviparidad como tipo de paridad (Colli *et al.*, 2003; Pianka y Vitt, 2003).

La partenogénesis en el género *Aspidoscelis* ha evolucionado, al menos, ocho ocasiones independientemente (Avise *et al.*, 1992; Reeder *et al.*, 2002; Simon *et al.*, 2003), a pesar de estar restringida filogenéticamente (incluso a poblaciones e individuos;

Moritz *et al.*, 1989, 1992c). La evidencia morfológica, cariológica y genética indica que 11 taxa gonocóricos originaron y, a través de hibridación con especies partenogenéticas diploides, diversificaron alrededor de 16 especies partenogenéticas (Fig. 1).

Aun cuando posiblemente las hibridaciones eran más frecuentes en el pasado debido a los cambios ambientales y de hábitat (Reeder *et al.*, 2002), anualmente continúan sucediendo como experimentos naturales (Taylor *et al.*, 2001). La hibridación en el género parece la única fuente de origen de especies partenogenéticas diploides (posible excepción *A. cozumela*; Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Taylor y Cooley, 1995a). Este mecanismo también es un vehículo importante de diversificación a través de la formación de especies triploides (Taylor *et al.*, 2001). El origen de las especies triploides depende de la frecuencia de hibridación entre hembras partenogenéticas diploides y machos de especies gonocóricas, lo cual es más común en algunas especies (Walker *et al.*, 1991).

Las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* están clasificadas en tres grupos: (1) grupo *cozumela* integrado por el complejo *A. cozumela*<sub>p</sub>, *A. rodecki*<sub>p</sub> y la especie *G*<sub>p</sub> no descrita; el grupo se originó por la hibridación de machos del grupo *deppii* y hembras del grupo *sexlineata* (Fritts, 1969; Moritz *et al.*, 1992a). (2) grupo *tesselata* integrado por *A. neomexicana*<sub>p</sub>, complejos *A. neotesselata*<sub>p</sub> y *A. tesselata*<sub>p</sub>; este grupo se originó por la hibridación de hembras del grupo *tigris* y machos del grupo *sexlineata* (Dessauer y Cole, 1989; Walker *et al.*, 1997). (3) grupo *sexlineata* integrado por *A. exsanguis*<sub>p</sub>, complejos *A. flagellicauda*<sub>p</sub>, *A. laredoensis*<sub>p</sub>, *A. opatae*<sub>p</sub>, *A. sonora*<sub>p</sub>, *A. uniparens*<sub>p</sub> y *A. velox*<sub>p</sub>; las especies partenogenéticas de este grupo evolucionaron por hibridaciones entre especies pertenecientes al mismo clado (Dessauer y Cole, 1989; Reeder *et al.*, 2002). La hibridación entre especies del mismo clado difiere de lo que sucede en otros géneros (*i. e.*, *Darevskia*; Murphy *et al.*, 2000), donde las especies partenogenéticas se originaron por hibridación de especies de clados diferentes.

Los taxa partenogenéticos se sitúan en nodos terminales en los árboles filogenéticos, por lo que representan linajes evolutivos terminales (Vrijenhoek, 1989). Si bien el origen de la partenogénesis en los escamados posiblemente ascienda a más de 200 millones de años (Reeder *et al.*, 2002), la evidencia biogeográfica y molecular indica que la partenogénesis en *Aspidoscelis* es de origen reciente (alrededor del Pleistoceno; Moritz *et al.*, 1989). Lo anterior implica una tasa de extinción elevada y una existencia efímera de las especies partenogenéticas (Reeder *et al.*, 2002). Un origen reciente y la posición terminal en árboles filogenéticos parece un fenómeno común para reptiles partenogenéticos (Avice *et al.*, 1992; Darevsky, 1992). Sin embargo, algunos rotíferos (Clase Bdelloidea) y ostrácodos (Familia Darwinulidae) partenogenéticos forman grandes grupos taxonómicos y aparentemente existen desde hace decenas de millones de años (Butlin *et al.*, 1998; Mark-Welch y Meselson, 2000; Schön *et al.*, 1998).

El mecanismo de origen de las especies partenogenéticas a través de hibridación es el punto de partida de varias interrogantes evolutivas. Está ampliamente aceptado que las especies gonocóricas de reptiles, como otros animales, se originan en un proceso de evolución divergente de acuerdo a un esquema darwiniano clásico llamado cladogénesis (Darevsky, 1992). Sin embargo, las especies partenogenéticas evolucionan de manera reticular a través de hibridación (Fig. 1). El origen por hibridación de las lagartijas partenogenéticas de *Aspidoscelis* las coloca en un sitio ideal para analizar las consecuencias genéticas, morfológicas y ecológicas de su modo reproductor (Cuellar, 1993a; Price *et al.*, 1993), así como su significado adaptativo.

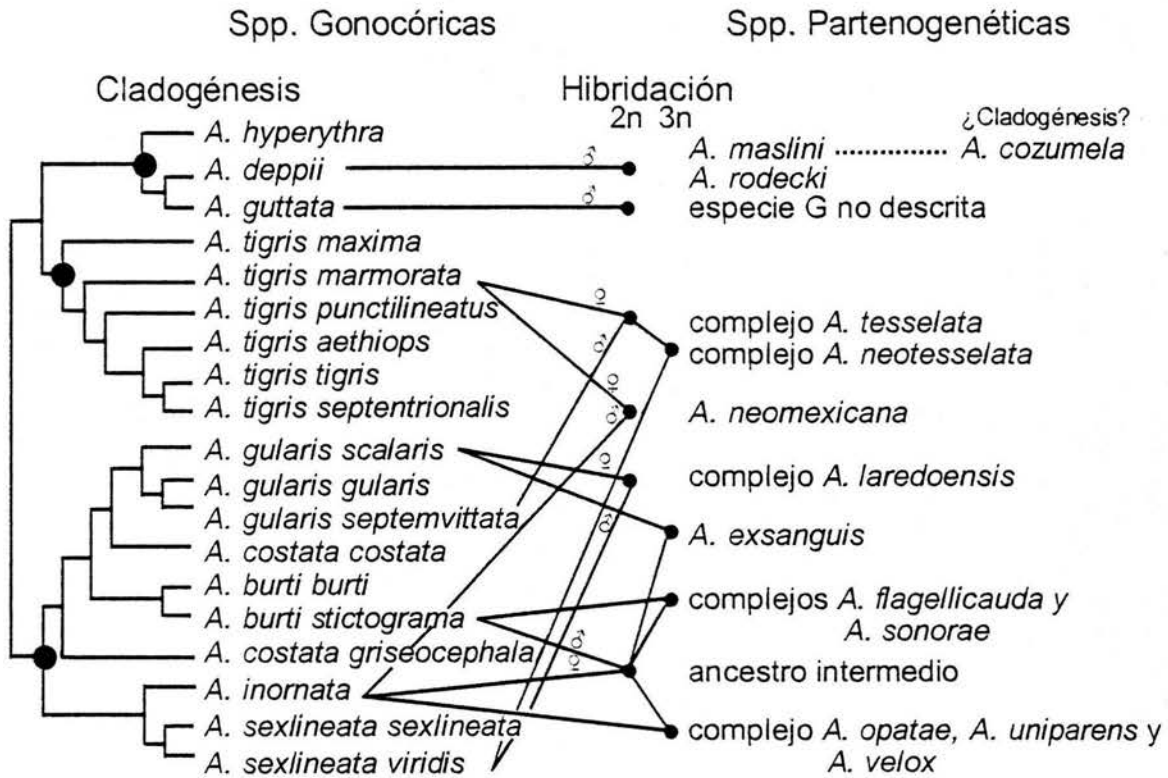


Figura 1. Filogenia de las especies partenogenéticas del género *Aspidoscelis* (modificado de Reeder *et al.*, 2002). Los círculos grandes denotan los grupos *deppii*, *tigris* y *sexlineata*. Los círculos pequeños representan cada uno de los taxa o complejos partenogenéticos. Las especies gonocóricas presentan un patrón típico de especiación por cladogénesis. Las especies partenogenéticas presentan un patrón reticular de especiación por hibridación. Aun cuando aparentemente *A. cozumela*<sub>p</sub> evolucionó por cladogénesis a partir de un individuo de *A. maslini*<sub>p</sub>, el *status* taxonómico de ambas especies es controversial (ver texto). En la filogenia no aparecen *Aspidoscelis angusticeps*<sub>p</sub> ni *Aspidoscelis motaguae*<sub>p</sub> (ambas del grupo *sexlineata*), especies maternas de *A. maslini*<sub>p</sub>-*A. rodecki*<sub>p</sub> y de la especie G<sub>p</sub> no descrita, respectivamente.

#### *El complejo A. cozumela en la Península de Yucatán*

De acuerdo a Flores-Villela (1993) en México existen 10 especies de lagartijas partenogenéticas, siete en el norte y tres (formalmente nombradas) en el sur en la Península de Yucatán conocidas como grupo *cozumela*: *A. cozumela*<sub>p</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub>. Gran parte de la investigación realizada con este grupo ha tenido como finalidad discutir su origen y taxonomía.

La evidencia actual indica que *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub> surgieron de híbridos independientes entre un macho de *A. deppii*<sub>g</sub> y una hembra de *A. angusticeps*<sub>g</sub> (Fritts, 1969; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2003a; Moritz *et al.*, 1992a; Taylor y Cooley, 1995a, 1995b). *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub> aparentemente surgió, por cladogénesis, como consecuencia de cambios citogenéticos y morfológicos en un individuo de *A. maslini*<sub>p</sub> (Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Taylor y Cooley, 1995a, 1995b).

La distribución de las tres especies partenogenéticas del grupo *cozumela* y sus especies parentales en la Península de Yucatán ha sido descrita previamente (ver Hernández-Gallegos *et al.*, 2003a; Lee, 1996; Manríquez-Morán, 2002). La evidencia actual indica que el mayor número de individuos y de poblaciones de las tres especies partenogenéticas se encuentran en las playas (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003a; Lee, 1996). La ocupación preferencial de estos ambientes, sugiere que los individuos partenogenéticos alcanzan más fácilmente la temperatura corporal elevada que requieren para su actividad, tal y como sucede en la especie partenogenética *Cnemidophorus cryptus* (Vitt *et al.*, 1997).

Aun cuando *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. deppii*<sub>g</sub> se encuentran en una gran variedad de hábitats (Lee, 1996; Wright, 1993), su presencia en las playas parece ser menos frecuente. Específicamente en las playas *A. angusticeps*<sub>g</sub> podría ocupar parte de la costa oeste, prácticamente toda la costa norte y algunas localidades en la costa este de la península, precisamente donde no se encuentran las especies partenogenéticas. La especie paterna, *A. deppii*<sub>g</sub>, también existe en las playas aunque su presencia en la Península de Yucatán se restringe a la región suroeste (Lee, 1996). Recientemente se encontró una población al sureste de Campeche (Calderon *et al.*, 2003), cuyo *status* taxonómico podría ser cuestionable (Méndez-de la Cruz, comentario personal).

A la fecha no se ha registrado plena coexistencia entre las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela* y sus especies parentales (Cuellar, 1977;

Fritts, 1969; Lee, 1996), lo cual parece atípico para otros complejos partenogenéticos de *Aspidoscelis*, donde la coexistencia más bien es un fenómeno común (Case, 1990; Cuellar, 1979). Resulta difícil precisar cuál es el factor que está promoviendo que los individuos partenogenéticos del grupo *cozumela* ocupen principalmente playas, pero su presencia sólo en sitios donde *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. deppii*<sub>g</sub> no se encuentran sugiere que las especies partenogenéticas evolucionaron en playas donde podían propagarse en aislamiento (Cuellar, 1977). Dos factores pueden promover la ausencia de coexistencia (i) la hibridación desestabilizadora, *i. e.*, la incapacidad de las especies partenogenéticas de proteger su modo reproductor y bloquear apareamientos (Vrijenhoek, 1989) y (ii) posiblemente las especies gonocóricas son pobres competidores y/o no son capaces de soportar la dinámica que prevalece en las playas (Cuellar, 1977). Los ciclones tropicales modifican, comúnmente de agosto a octubre, los ecosistemas y el entorno costero de la Península de Yucatán (Gómez-Ramírez, 1998), siendo más frecuente su incidencia en la región noreste (Escobar-Nava, 1986; Konrad, 1996). Estos fenómenos remueven la arena y la vegetación de las playas (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998) y, al ser recurrentes, pueden no sólo promover grandes cambios ambientales sino también cambios en la biota terrestre y acuática de la región.

Posiblemente, los ciclones tropicales estén jugando un papel importante en la distribución de las especies partenogenéticas y gonocóricas de *Aspidoscelis* en la Península de Yucatán y se encuentren moldeando atributos de historia de vida que permitan su establecimiento y persistencia en las zonas costeras. Observaciones preliminares sobre las especies partenogenéticas indican que el número de individuos decrece drásticamente cuando los huracanes se presentan, pero su recuperación parece ser mejor respecto a otras especies sintópicas de lagartijas de los géneros *Anolis* y *Sceloporus*. El comparar atributos demográficos y de historia de vida de las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela* y sus especies parentales, *A. deppii*<sub>g</sub> y *A.*



*angusticeps*<sub>g</sub>, nos permitirá examinar qué atributos promueven ventajas para explotar y permanecer en playas expuestas a frecuentes huracanes en la Península de Yucatán. Además, estos datos nos permitirán explorar la hipótesis de que la partenogénesis promueve cambios fenotípicos. Para ello se comparan, en forma preliminar, atributos de historia de especies partenogenéticas del género *Aspidoscelis* y sus especies parentales.

## OBJETIVOS

### *General*

Explorar la influencia ecológica de la adquisición de la partenogénesis, así como su significado adaptativo.

### *Particulares*

Obtener la edad de madurez sexual, tasas de sobrevivencia, crecimiento, longevidad y densidad poblacional de los lacertilios partenogenéticos del complejo *Aspidoscelis cozumela* de la Península de Yucatán y de sus especies parentales, *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. deppii*<sub>g</sub>.

Definir las características poblacionales de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* atribuibles a sus ancestros y las atribuibles a la partenogénesis.

Dilucidar qué atributos demográficos les permiten a las especies permanecer en playas donde prevalece un alto dinamismo ambiental provocado por los huracanes.

Realizar un análisis en el género *Aspidoscelis*, en especies partenogenéticas y sus ancestros, para evaluar las posibles repercusiones del surgimiento de la partenogénesis en la talla (a la madurez sexual, máxima), tamaño de nidada (mínima, promedio y máxima), edad a la madurez sexual y sobrevivencia.



## ÁREAS DE ESTUDIO

### *Ubicación*

Las zonas de estudio se encuentran en las costas de la Península de Yucatán (Fig. 2; Cuadro 2). La zona de la especie paterna *A. deppii*<sub>g</sub> está localizada en el km 8 de la carretera de Ciudad del Carmen a Champotón, dentro de los terrenos de la Fundación Sandoval Caldera. La zona de la especie materna *A. angusticeps*<sub>g</sub> se encuentra a 3 km al norte de Celestún, Yucatán. La zona de *A. maslini*<sub>p</sub> está localizada al suroeste de Champotón, Campeche, en el km 95 de la carretera de Ciudad del Carmen a Champotón. La zona de estudio de *A. cozumela*<sub>p</sub> se encuentra en Isla Cozumel, Quintana Roo (isla localizada a 17.5 km de la costa noreste de Quintana Roo), a aproximadamente 14 km al sureste de San Miguel. La zona de estudio de *A. rodecki*<sub>p</sub> se localiza en Isla Mujeres, cerca del aeropuerto de la isla.

### *Clima*

Con base en los datos climatológicos de las zonas de estudio (Fig. 2; Cuadro 2) y de acuerdo a trabajos previos (Gómez-Ramírez y Reséndiz-Espinosa, 2002; Lee, 1996; Yáñez-Arancibia y Day, 1988), pueden identificarse tres estaciones en la Península de Yucatán: secas (finales de marzo-abril), lluvias (mayo-septiembre) y nortes (octubre-principios de marzo). La extensión de cada estación varía ligeramente según el autor. Es común que de agosto a octubre, se presenten ciclones tropicales de gran magnitud que modifican los ecosistemas y el entorno costero (Gómez-Ramírez, 1998).

### *Vegetación*

La vegetación en las zonas de estudio es halófila, compuesta principalmente de plantas de forma de vida erecta o postrada, arbustivas (*Suriana maritima*, *Tournefortia gnaphalodes* y *Coccoloba uvifera*) y herbáceas (*Ipomoea pes-caprae* e *Ipomoea alba*), que se desarrollan bajo altos niveles de insolación y salinidad y fuertes vientos (Miranda, 1959; Téllez-Valdez *et al.*, 1989).

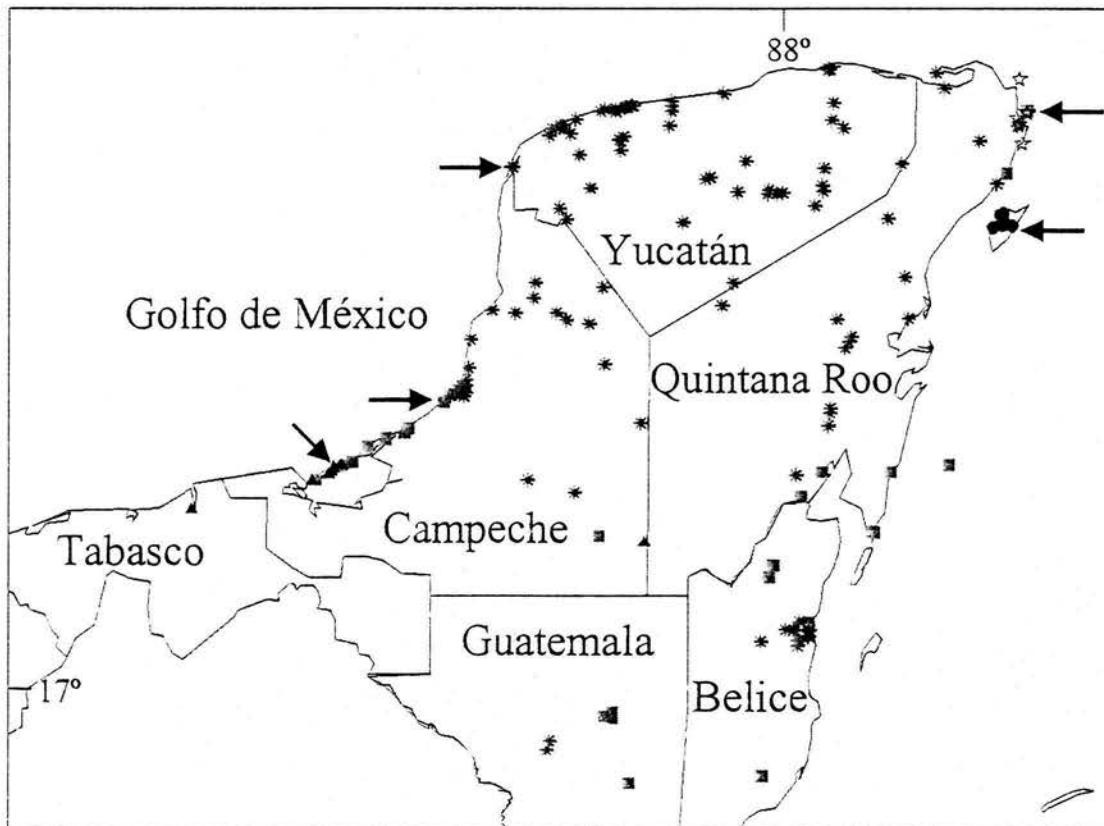


Figura 2. Distribución de las especies partenogenéticas del complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies parentales en la Península de Yucatán. *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> (triángulo), *A. angusticeps*<sub>g</sub> (asterisco), *A. maslini*<sub>p</sub> (cuadro), *A. cozumela*<sub>p</sub> (círculo) y *A. rodecki* (estrella). Los sitios de estudio se señalan con flechas.

Cuadro 2. Ubicación y datos climatológicos de las localidades de estudio de cinco especies del género *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán, México.

Especie	Localidad	Estado	Coordenadas	T (°C) Intervalo	pp (mm) Intervalo
<i>A. deppii</i> <sub>g</sub>	Isla del Carmen	Campeche	18° 39' N	26.7 ± 0.5	168.1
			91° 50' W	24 - 28.7	38.2-296.3
<i>A. angusticeps</i> <sub>g</sub>	Celestún	Yucatán	20° 51' N	26.5 ± 0.6	76.7
			90° 24' W	23.4 - 28.7	7.6-156.8
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	Champotón	Campeche	18° 58' N	26.4 ± 0.6	156.1
			91° 11' W	23.3 - 28.7	18.5-313.9
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	Isla Cozumel	Quintana Roo	20° 24' 33" N	25.5 ± 0.5	157.8
			86° 51' 31" W	22.9 - 27.2	48.9-251.5
<i>A. rodecki</i> <sub>p</sub>	Isla Mujeres	"	21° 10' 24" N	27.8 ± 0.5	96.8
			86° 48' 36" W	24.9 - 30.1	19.1-143.4

Donde T = temperatura promedio mensual ( $\pm 1$  error estándar) y pp = precipitación total. El intervalo corresponde al valor mínimo y máximo mensual registrado. Los valores de Isla de Carmen (29 y 32 años), Champotón (7 años, estación Sabancuy), Isla Cozumel (28 y 29 años) e Isla Mujeres (5 años) se obtuvieron de García (1981). Los datos de Celestún corresponden a 48 años (<http://www.inegi.gob.mx>).

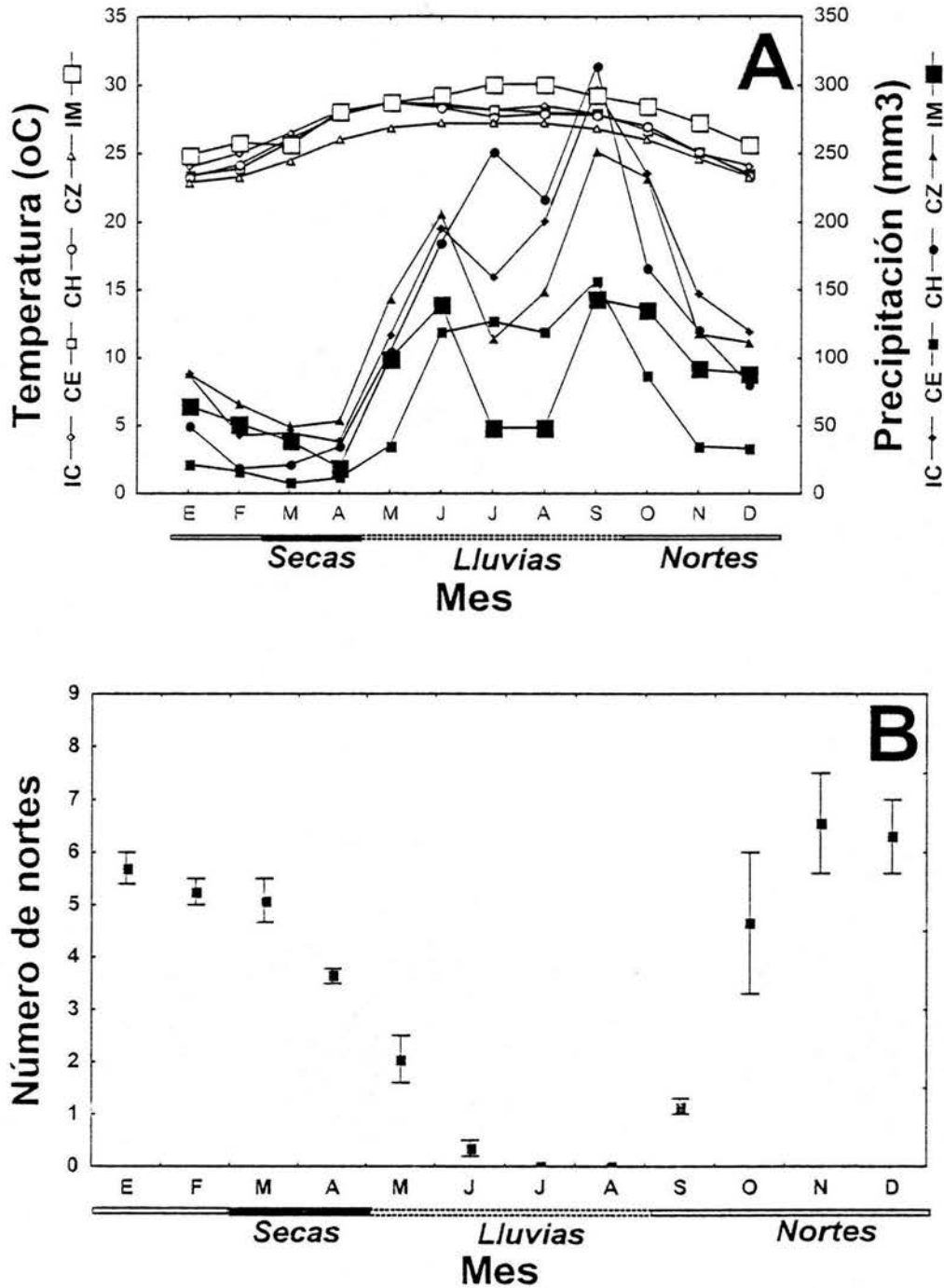


Figura 3A. Temperatura media y precipitación mensual en Isla del Carmen, Campeche (IC, *Aspidoscelis deppii*), Celestún, Yucatán (CE, *A. angusticeps*), Champotón, Campeche (CH, *A. maslini*), Isla Cozumel (CZ, *A. cozumela*) e Isla Mujeres (IM, *A. rodecki*), Quintana Roo. 3B. Número promedio de nortes ( $\pm 1$  error estándar) en Isla del Carmen y Golfo de México (Fuente ver Cuadro 2 y texto). En ambas gráficas se esquematizan las estaciones de secas (línea llena), lluvias (línea punteada) y nortes (línea continua).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Dimensión de las áreas de estudio*

La dimensión de las zonas de estudio estuvo en función de las características propias de cada especie (*i. e.*, ámbito hogareño) y/o de la disponibilidad del hábitat para definir las. El área de las especies partenogenéticas, *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. maslini*<sub>p</sub>, fue de 4000 m<sup>2</sup> (20 x 200 m); el área de *A. deppii*<sub>g</sub> fue de 6500 m<sup>2</sup> (50 x 130m) y el área de *A. angusticeps*<sub>g</sub> fue de 8000 m<sup>2</sup> (20 x 400 m). Cada zona se delimitó en subcuadrantes de 10 x 10 m a través de estacas marcadas. La zona de estudio de *A. rodecki*<sub>p</sub> en Isla Mujeres no pudo definirse con exactitud por los problemas de conservación que enfrenta.

### *Captura de individuos y registro de información*

En cada censo, durante varias ocasiones, las diferentes zonas de estudio fueron recorridas sistemáticamente cuadrante por cuadrante hasta cubrir por completo cada una de ellas. Todas las lagartijas encontradas fueron capturadas con una trampa de malla de alambre, marcadas permanentemente por ectomización de falanges (Tinkle, 1967) y liberadas en el sitio de captura. Con el fin de minimizar las capturas repetidas cada individuo se marcó con un punto de pintura indeleble en la base de la cola. De cada individuo se registraron los siguientes datos: fecha, hora del día, longitud hocico-cloaca (LHC) y longitud de la cola al milímetro más cercano, peso corporal (g), condición reproductora, sexo (cuando pudo determinarse en las especies gonocóricas) y posición en el área de estudio.

### *Censos realizados*

Dos censos preliminares se realizaron en *A. cozumela*<sub>p</sub> en octubre de 1996 y en mayo de 1997. Treinta y cinco censos, de dos a seis días, se realizaron de marzo de 1999 a julio del 2002, los cuales cubrieron las tres estaciones climáticas existentes: secas, lluvias e inicios de la estación de nortes. Siete se realizaron en *A. deppii*<sub>g</sub>, nueve en *A. angusticeps*<sub>p</sub> y *A. maslini*<sub>p</sub> y diez en *A. cozumela*<sub>p</sub> (Cuadro 3).

### *Análisis de datos*

Los datos se analizaron de acuerdo a tres aspectos: la demografía, el crecimiento corporal y los patrones filogenéticos de características de historia de vida en el género *Aspidoscelis*. Los tres aspectos se desarrollaron para las especies del complejo *A. cozumela* y sus especies ancestrales y únicamente el último para las demás especies partenogenéticas y gonocóricas del género ( ver Cuadro 15). Los datos demográficos y de crecimiento corporal se analizaron tomando en consideración las tres estaciones climáticas existentes en la Península de Yucatán.

### *Demografía*

Los estimadores poblacionales (*i. e.*, sobrevivencia y densidad) fueron obtenidos con el modelo Fisher y Ford (Begon, 1979). El modelo Fisher y Ford asume una tasa de sobrevivencia constante y produce una densidad poblacional por muestreo (excepto para el primer muestreo). Es útil cuando existen varios marcajes y bajo número de recapturas, lo cual fue cierto para *A. deppii*<sub>p</sub> y *A. angusticeps*<sub>p</sub>, no así para *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>, donde el número de recapturas fue mayor.

Se obtuvo una estructura de edades mensual por especie a través del conteo del número de individuos por estadio de desarrollo y/o sexo (*i. e.*, crías, jóvenes, hembras y machos adultos). En cada especie se obtuvieron promedios de cada estadio cuando hubo muestreos de un mismo mes de años diferentes. Dentro de cada especie, las densidades por estación climática se compararon con un ANOVA y cuando existieron diferencias significativas, se aplicó una prueba de intervalos múltiples.

#### *Crecimiento corporal*

Se estimó el crecimiento corporal en las especies de *Aspidoscelis* de acuerdo al modelo de Von Bertalanffy (1951). En cada especie, la talla del individuo más pequeño con cicatriz umbilical se introdujo en la ecuación de crecimiento. Se realizó un ANCOVA (como variable covariada la LHC o el número de días entre recapturas), para comparar el crecimiento por estación dentro y entre estadios y sexos.

Como método alternativo para estimar el crecimiento y la madurez sexual (principalmente de *A. deppii*), desde marzo a octubre se graficó la talla de las crías, jóvenes, hembras y machos adultos. Mediante un ANOVA se compararon las tallas del mismo estadio ó sexo entre las diferentes especies.

#### *Patrones filogenéticos de características de historia de vida en el género Aspidoscelis: la influencia de la partenogénesis*

Se realizó un análisis comparativo con el objeto de tener una perspectiva evolutiva en torno a algunas características de historia de vida (talla, nidada, edad a la madurez sexual y sobrevivencia) en el género *Aspidoscelis*. El objetivo fue inferir la influencia ambiental y filogenética en la expresión de las características (Clobert *et al.*, 1998; Miles y

Dunham, 1992), particularmente la influencia que tiene el origen de la partenogénesis. Cabe mencionar que éste fue un análisis exploratorio, cuyo alcance es limitado debido principalmente a la ausencia de información de varias especies.

Para hacer los datos comparables se consideraron únicamente hembras, con lo que también se evitó el efecto del dimorfismo sexual (Cullum, 1997, 2000; Vitt y Breitenbach, 1993). Para eliminar la influencia del tamaño (Reist, 1985, 1986), se realizó un análisis de residuos de un modelo de regresión lineal con la LHC promedio como la variable independiente y como las variables dependientes:

(1) LHC a la madurez sexual, (2) LHC máxima, (3) tamaño de nidada mínimo, (4) tamaño de nidada promedio, (5) tamaño de nidada máximo, (6) edad a la madurez sexual y (7) sobrevivencia anual.

En los análisis se utilizaron los valores residuales de cada atributo (cuando hubo efecto del tamaño *i. e.*, relación lineal) o los valores directos (cuando no hubo efecto alguno del tamaño). Un método alternativo era obtener los valores corregidos por talla utilizando un ANCOVA (Cullum, 1997), sin embargo, este análisis no pudo realizarse debido a la presencia de valores únicos para algunas especies.

La evolución reticular de las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* impide el uso de análisis filogenéticos tradicionales (Felsenstein, 1985) y otros métodos similares (Garland, 1994). El uso de un análisis de autocorrelación (Cheverud *et al.*, 1985), utilizado para comparar atributos fisiológicos de *Aspidoscelis* partenogenéticas y sus ancestros (Cullum, 1997, 2000), se ve restringido en ausencia de información genética que relacione a las especies del presente estudio con *Aspidoscelis* (partenogenéticas y sus ancestros) de otras regiones (Reeder *et al.*, 2002).

Sin embargo, Cullum (1997) propuso un método de análisis filogenético que resultó adecuado para la información generada y recopilada en este estudio. El método consiste en una comparación ("especie específica") entre cada especie partenogenética y



sus ancestros. Para cada especie partenogenética el valor observado se comparó con un valor esperado calculado a partir del promedio de los valores del atributo en sus especies parentales. El análisis produjo una diferencia (observado – esperado), un signo de la dirección del cambio y un promedio. Los valores observados (valor del atributo de las especies partenogenéticas) y esperados (promedio de los valores de sus especies ancestrales) se compararon utilizando una prueba de t de dos colas.

Además, un análisis discriminante, un análisis de correspondencias y un análisis de cluster se realizó para evaluar la diferencia entre modos reproductores en conjunto (*i. e.*, entre especies partenogenéticas y especies gonocóricas de *Aspidoscelis*), con el fin de detectar la influencia ecológica de la partenogénesis. En este análisis se consideraron únicamente especies con información completa de LHC (a la madurez sexual, promedio y máxima), nidada (mínima, promedio y máxima) y edad a la madurez sexual.

Además, se realizó un ANCOVA de cada una de las características analizadas para ver el efecto del grupo taxonómico. En este caso se obtuvieron los valores corregidos utilizando la talla promedio como variable covariada y como factor el grupo taxonómico. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el paquete Statistica y se usó un nivel de significancia de 0.05, a menos que se indique lo contrario.

Cuadro 3. Mes de los muestreos realizados, de acuerdo a la estación, en *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> de Isla del Carmen, Campeche, *A. angusticeps*<sub>g</sub> de Celestún, Yucatán, *A. maslini*<sub>p</sub> de Champotón, Campeche y *A. cozumela*<sub>p</sub> de Isla Cozumel, Quintana Roo.

Sp./Estación	1999			2000			2001			2002
	S	LI	N	S	LI	N	S	LI	N	LI
<i>A. deppii</i> <sub>g</sub>	-	Ago	Oct	Mar-Abr	Jul-Ago	Oct	-	May	Oct	-
<i>A. angusticeps</i> <sub>g</sub>	Abr	May, Jul-Ago	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	Sept	-	-
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	Abr	Jun, Ago	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	-	Sept-Oct	-
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	Mar	May, Jul	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	Sept	-	Jul

Donde S = secas, LI = lluvias y N = nortes.

## RESULTADOS

### *Demografía*

#### *Historia de los individuos capturados en cada censo*

A continuación se describe el período de captura, período de la última recaptura, así como el número de individuos capturados (marcados y no marcados) y liberados, de *A. deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>, entre 1999 y 2002 (Cuadros 4-7).

De agosto de 1999 a septiembre del 2001 se realizaron siete censos en *A. deppii*<sub>g</sub>, con un promedio de 42 individuos/censo (295 capturas de 257 individuos diferentes, Cuadro 4). Un total de 310 capturas de 252 individuos diferentes fueron realizadas en *A. angusticeps*<sub>g</sub> ( $\bar{X} = 34$  individuos/censo), de abril de 1999 a septiembre del 2001 (Cuadro 5). Un total de 481 capturas de 390 individuos diferentes de *A. maslini*<sub>p</sub> ( $\bar{X} = 53$  individuos/censo) fueron realizadas en 9 censos de abril de 1999 a septiembre del 2001 (Cuadro 6). Un total de 316 capturas de 223 individuos diferentes de *A. cozumela*<sub>p</sub> ( $\bar{X} = 32$  individuos/censo) fueron realizadas en 10 censos de marzo de 1999 a julio del 2002 (Cuadro 7).

Originalmente estaba propuesto obtener los estimadores poblacionales para todas las especies con el modelo de Jolly-Seber (Jolly, 1965; Seber, 1965), sin embargo este modelo requiere alrededor del 20% de recapturas por censo para obtener estimadores confiables. En orden ascendente el número de individuos marcados para cada especie fue: *A. cozumela*<sub>p</sub> (n = 223), *A. angusticeps*<sub>g</sub> (n = 252), *A. deppii*<sub>g</sub> (n = 257) y *A. maslini*<sub>p</sub> (390), a pesar de lo anterior los datos de *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. maslini*<sub>p</sub> fueron los que mejor se ajustaron al modelo Jolly-Seber, debido a la presencia de mayor número de recapturas. Para las especies parentales este no fue el caso y resultaba necesario tener

estimadores comparables entre especies. Por esta razón, se obtuvieron los estimadores poblacionales de las cuatro especies con el modelo de Fisher y Ford (Begon, 1979).

Varias diferencias existen entre los modelos Jolly y Fisher y Ford, entre ellas están: (1) la manera en que se incorporan los datos en el diagrama de Trellis, en donde Jolly considera a cada individuo desde su última recaptura y Fisher y Ford considera a cada individuo desde el momento de su primer marcaje y (2) Jolly ofrece estimadores de sobrevivencia por período y Fisher y Ford ofrece sólo una sobrevivencia, la cual se asume que es constante a lo largo del estudio (Begon, 1979).

### *Sobrevivencia*

De acuerdo al modelo de Fisher y Ford las cuatro especies de *Aspidoscelis*, en las dunas costeras de la Península de Yucatán, son anuales (Cuadro 8). *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub> y *A. deppii*<sub>g</sub> presentaron el mayor recambio poblacional. El 4.5% de los individuos de *A. cozumela*<sub>p</sub> y el 6.3% en *A. deppii*<sub>g</sub> sobrevive a un segundo año. *Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub> presentaron sobrevivencias más altas. El modelo Fisher y Ford estimó que el 11.5% de los individuos de *A. angusticeps*<sub>g</sub> y el 10.9% en *A. maslini*<sub>p</sub> sobrevive un segundo año.

Es pertinente mencionar que, en las especies partenogenéticas, existe gran similitud en los estimadores de sobrevivencia de los modelos Fisher y Ford y Jolly. Por ejemplo, Jolly estimó que el 7.6% de los individuos de *A. cozumela*<sub>p</sub> sobreviven a un segundo año, dicha sobrevivencia es muy similar al 4.5% obtenida con el modelo Fisher y Ford (Hernández-Gallegos, datos no publicados). Es un hecho que cuando se tiene un número adecuado de recapturas (alrededor del 20%), el modelo Jolly ofrece estimadores más confiables que Fisher y Ford. Sin embargo, Fisher y Ford es confiable y se recomienda cuando existen bajo número de recapturas (Begon, 1979).

Cuadro 4. Historia de 295 individuos capturados de *A. deppii*, durante 7 censos realizados de agosto 1999 a octubre 2001.

		Año/mes de captura						
Año/mes de la última captura	1999		2000			2001		
	Ago	Oct	Mar	Jul	Oct	May	Oct	
1999	Ago	0	10	2	0	0	0	0
"	Oct	0	0	6	1	0	0	0
2000	Mar	0	0	0	11	0	0	0
"	Jul	0	0	0	0	3	1	0
"	Oct	0	0	0	0	0	2	0
2001	May	0	0	0	0	0	0	2
"	Oct	0	0	0	0	0	0	0
Marcados		0	10	8	12	3	3	2
No marcados		36	42	42	57	24	33	23
Liberados		36	52	50	69	27	36	25

Cuadro 5. Historia de 310 individuos capturados de *A. angusticeps*, durante 9 censos realizados de abril 1999 a septiembre 2001.

		Año/mes de captura								
Año/mes de la última captura	1999			2000				2001		
	Abr	Jun	Jul	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	Sept	
1999	Abr	0	16	2	0	0	0	0	0	0
"	Jun	0	0	14	1	1	0	0	0	0
"	Jul	0	0	0	2	3	2	0	0	0
"	Oct	0	0	0	0	4	1	0	0	0
2000	Mar	0	0	0	0	0	3	0	0	0
"	Jul	0	0	0	0	0	0	2	3	0
"	Oct	0	0	0	0	0	0	0	2	0
2001	Abr	0	0	0	0	0	0	0	0	2
"	Sept	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Marcados		0	16	16	3	8	6	2	5	2
No marcados		39	17	32	39	20	21	27	19	38
Liberados		39	33	48	42	28	27	29	24	40

Cuadro 6. Historia de 481 individuos capturados de *A. maslini*, durante 9 censos realizados entre abril 1999 y septiembre 2001.

Año/mes de la última captura		Año/mes de captura								
		1999				2000			2001	
		Abr	Jun	Ago	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	Sept
1999	Abr	0	29	2	0	0	0	0	0	0
"	Jun	0	0	14	0	1	0	0	0	0
"	Ago	0	0	0	2	8	2	0	0	0
"	Oct	0	0	0	0	4	4	0	0	0
2000	Mar	0	0	0	0	0	3	0	0	0
"	Jul	0	0	0	0	0	0	7	3	0
"	Oct	0	0	0	0	0	0	0	12	0
2001	Abr	0	0	0	0	0	0	0	0	0
"	Sept	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Marcados		0	29	16	2	13	9	7	15	0
No marcados		50	38	57	68	15	73	47	18	24
Liberados		50	67	73	70	28	82	54	33	24

Cuadro 7. Historia de 316 individuos capturados de *A. cozumela*, durante 10 censos realizados entre abril 1999 y julio 2002.

Año/Mes de la última captura		Año/mes de captura									
		1999				2000			2001		2002
		Mar	May	Jul	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	Sept	Jul
1999	Mar	0	15	2	0	0	0	0	0	0	0
"	May	0	0	9	2	0	0	0	0	0	0
"	Jul	0	0	0	8	1	0	0	0	0	0
"	Oct	0	0	0	0	12	2	0	0	0	0
2000	Mar	0	0	0	0	0	5	1	0	0	0
"	Jul	0	0	0	0	0	0	11	1	1	0
"	Oct	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1
2001	Abr	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0
"	Sept	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
2002	Jul	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Marcados		0	15	11	10	13	7	12	9	15	4
No marcados		28	9	16	38	14	36	31	17	11	20
Liberados		28	24	27	48	27	43	43	26	26	24

Cuadro 8. Supervivencia total, mensual y anual, de acuerdo al modelo de Fisher y Ford, para cuatro especies de *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán.

Especie	Sobrevivencia total (meses)	Sobrevivencia mensual	Sobrevivencia Anual
<i>A. deppii<sub>g</sub></i>	187	0.7972	0.0629
<i>A. angusticeps<sub>g</sub></i>	263	0.83744	0.1148
<i>A. maslini<sub>p</sub></i>	422	0.83399	0.1092
<i>A. cozumela<sub>p</sub></i>	537	0.77481	0.0445

### Densidad poblacional

Las densidades poblacionales presentaron variación entre las especies y dentro de las poblaciones (Fig. 3). La especie partenogenética *A. maslini<sub>p</sub>* fue la especie más numerosa. Las especies gonocóricas, *A. deppii<sub>g</sub>* y *A. angusticeps<sub>g</sub>*, mostraron densidades intermedias entre las especies partenogenéticas. *Aspidoscelis cozumela<sub>p</sub>* resultó ser la especie menos numerosa.

### *Aspidoscelis deppii<sub>g</sub>*

La densidad poblacional promedio en Isla del Carmen fue de 270 individuos por hectárea ( $\pm 55$ , 170-530,  $n = 6$ ) y sus valores presentaron variación a lo largo del estudio (Fig. 4A). La estación de secas presentó la menor densidad: 170 individuos (marzo). No se encontraron diferencias en la densidad entre la estación de lluvias (julio, mayo, septiembre) y el inicio de la estación de nortes (octubre) ( $t_1=0.567$ ,  $p = 0.336$ , suponiendo varianzas diferentes  $p < 0.01$ ). La estación de lluvias presentó en promedio 250 individuos

( $\pm 14$ , 232-278,  $n = 3$ ) y el inicio de la estación de nortes promedio 351 individuos ( $\pm 178$ , 173-530,  $n = 2$ ).

*Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>

La densidad poblacional promedio en Celestún, Yucatán fue de 217 individuos por hectárea ( $\pm 72$ , 65-633,  $n = 8$ ; Fig. 4B). De acuerdo al ANDEVA la densidad presentó diferencias significativas entre estaciones ( $F_{2,5} = 6.3$ ,  $p < 0.05$ ) con dos grupos de acuerdo a la prueba de intervalos múltiples. Grupo a: al inicio de la estación de nortes (octubre) la densidad promedio fue de 496 individuos ( $\pm 138$ , 358-633,  $n = 2$ ). Grupo b: integrado por las estaciones de secas (marzo y abril) y lluvias (junio, julio y septiembre), cuya densidad promedio fue de 90 ( $\pm 24$ , 65-114,  $n = 2$ ) y 142 individuos ( $\pm 61$ , 68-322,  $n = 4$ ), respectivamente.

*Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub>

Esta especie partenogenética es la más numerosa del estudio (Fig. 4C). Su densidad promedio en Champotón, Campeche fue de 1030 individuos por hectárea ( $\pm 475$ , 141-4000,  $n = 8$ ). De acuerdo al ANDEVA no se encontraron diferencias entre estaciones ( $F_{2,5} = 2.481$ ,  $p = 0.178474$ ). La estación de secas (marzo, abril) presentó en promedio 184 individuos por hectárea ( $\pm 42$ , 141-226,  $n = 2$ ). La estación de lluvias (junio-septiembre) presentó un promedio de 708 individuos ( $\pm 403$ , 197-1905,  $n = 4$ ) y al inicio de la estación de nortes (octubre) la población presentó 2520 individuos ( $\pm 1480$ , 1040-4000,  $n = 2$ ).

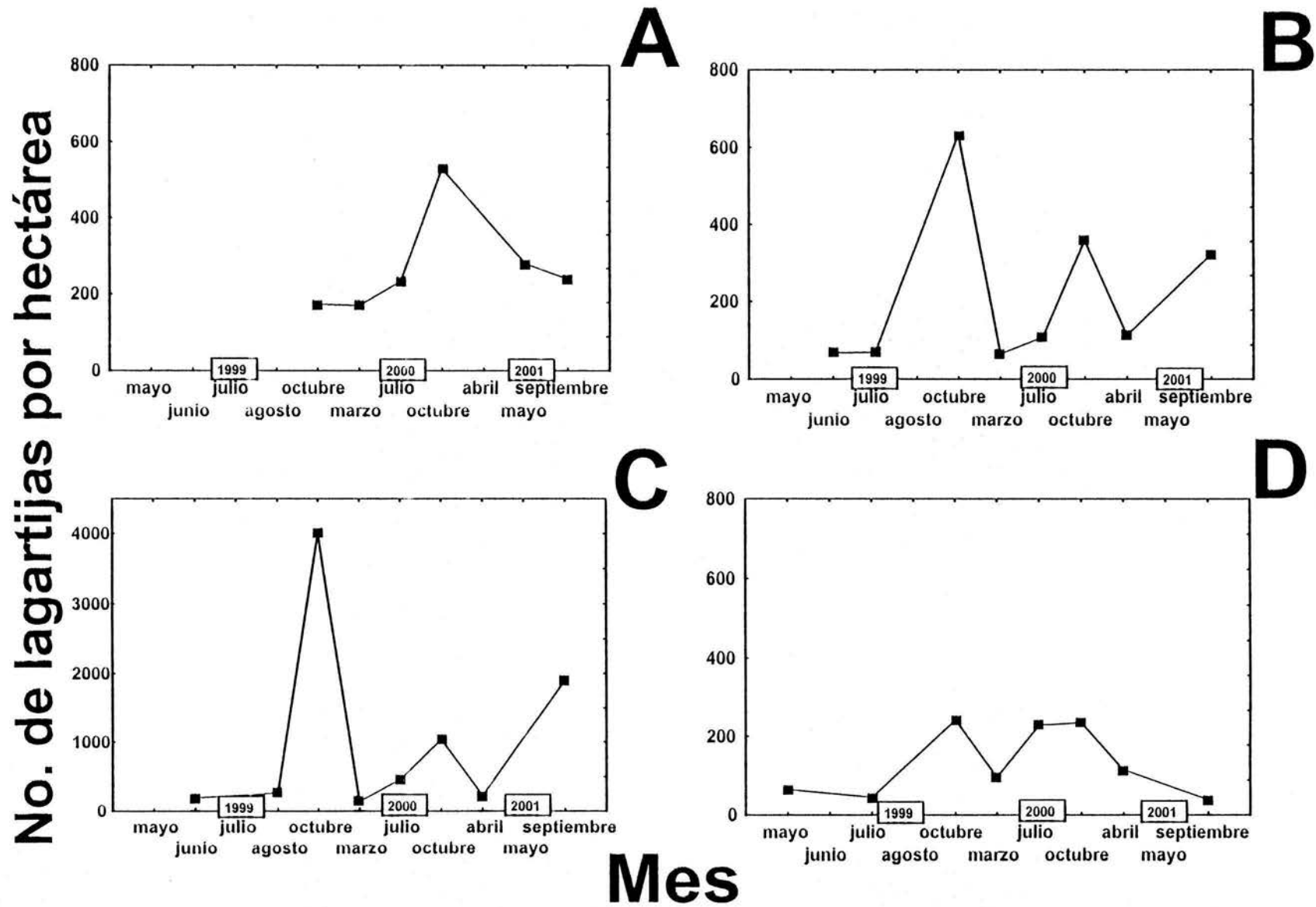


*Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>

En Isla Cozumel la densidad promedio de individuos por hectárea fue de 122 ( $\pm$  29, 34-242,  $n = 9$ ) y, aunque presentó fluctuaciones (Fig. 4D), el ANDEVA no detectó diferencias entre estaciones ( $F_{2,6} = 3.856$ ,  $p = 0.084$ ). La estación de secas (marzo, abril) presentó 106 individuos por hectárea ( $\pm$  9, 96-115,  $n = 2$ ); durante la estación de lluvias (mayo, julio, septiembre) se registraron en promedio 83 individuos ( $\pm$  40, 34-229,  $n = 5$ ) y al inicio de la estación de nortes (octubre) la densidad fue de 238 individuos ( $\pm$  4, 235-242,  $n = 2$ ).

Es necesario reiterar que en las dos especies partenogenéticas, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>, los valores de densidad obtenidos con el modelo Fisher y Ford y los que se obtuvieron con el modelo Jolly no presentaron diferencias significativas (Hernández-Gallegos, datos no publicados). Sin embargo, con el objeto de contar con datos comparativos de los estimadores de sobrevivencia y densidad fue necesario aplicar el mismo modelo para todas las especies.

Figura 4. Densidad poblacional de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen, Campeche (A), de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán (B), de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche (C) y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo (D).



*Talla corporal de los estadios y/o sexos*

*Crías*

La talla promedio de las crías fue significativamente diferente entre especies ( $F_3 = 14.036$ ,  $p < 0.0001$ ). Las crías de *A. angusticeps*<sub>g</sub> fueron las de mayor tamaño ( $38.4 \pm 0.4$  mm, intervalo 33-41) y fueron significativamente más grandes que las crías de *A. deppii*<sub>g</sub> ( $35.0 \pm 0.5$  mm, intervalo 27-39), *A. maslini*<sub>p</sub> ( $36.0 \pm 0.2$  mm, intervalo 31-39) y *A. cozumela*<sub>p</sub> ( $35.9 \pm 0.4$  mm, intervalo 32-39), cuyo tamaño no fue diferente entre sí (Cuadro 9, Figuras 5 y 6).

*Jóvenes*

El análisis de varianza detectó diferencias significativas entre las tallas de los individuos jóvenes de las diferentes especies ( $F_3 = 84.62$ ,  $p < 0.0001$ ). La prueba de intervalos múltiples detectó tres grupos: a) los jóvenes de *A. angusticeps*<sub>g</sub> promediaron 56.6 mm, b) los jóvenes de *A. deppii*<sub>g</sub> presentaron una talla promedio de 49.6 mm y c) en los jóvenes de *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> la talla promedio fue de 47.1 mm (Cuadro 9, Figuras 5 y 6).

*♀♀ adultas*

Las hembras adultas presentaron marcadas diferencias en talla ( $F_3 = 139.89$ ,  $p < 0.0001$ ), con tres grupos de acuerdo a la prueba de intervalos múltiples. Las hembras de *A. angusticeps*<sub>g</sub> presentaron una talla promedio de 76.4 (grupo a), en *A. maslini*<sub>p</sub> midieron

en promedio 63.1 mm (grupo b), en *A. cozumela*<sub>p</sub> midieron 61.6 (grupo b-c) y en *A. deppii*<sub>g</sub> midieron 60.6 mm (grupo c) (Cuadro 9, Figuras 5 y 6).

### ♂♂ adultos

Los machos de las especies gonocóricas presentaron diferencias significativas en su talla ( $t_{132}=14.55$ ,  $p < 0.0001$ , suponiendo varianzas diferentes  $F_{90, 104}=3.63$ ,  $p < 0.0001$ ). Los machos de *A. angusticeps*<sub>g</sub> fueron más grandes que los machos de *A. deppii*<sub>g</sub> (Cuadro 9, Figuras 5 y 6).

### Dimorfismo sexual

Se presentó dimorfismo sexual por cuanto a talla en las especies gonocóricas. Los machos de *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub> fueron significativamente más grandes que las hembras de su misma especie ( $t_{182}=9.88$ ,  $p < 0.0001$  y  $t_{139}=5.35$ ,  $p < 0.0001$ , respectivamente). En ambos casos las varianzas no fueron iguales ( $F_{104, 78}=1.89$ ,  $p < 0.01$  y  $F_{90, 51}=4.1$ ,  $p < 0.0001$ , respectivamente) (Cuadro 9, Figuras 5 y 6).

Cuadro 9. Detalles de las tallas de las crías, jóvenes, hembras y machos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen, Campeche, de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán, de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo.

Especie	Crías				Jóvenes				♀♀ adultas				♂♂ adultos			
	$\bar{X}$	ee	int.	n	$\bar{X}$	ee	int.	n	$\bar{X}$	ee	int.	n	x	ee	int.	n
<i>A. deppii</i> <sub>g</sub>	35.0 <sup>b</sup>	0.5	27-39	40	49.6 <sup>b</sup>	0.6	40-54/57	71	60.6 <sup>cb</sup>	0.4	55-71	79	66.8 <sup>ba</sup>	0.5	58-75	105
<i>A. angusticeps</i> <sub>g</sub>	38.4 <sup>a</sup>	0.4	33-41	34	56.6 <sup>a</sup>	0.7	42-69	133	76.4 <sup>ab</sup>	0.6	70-88	52	82.7 <sup>aa</sup>	1.0	70-105	91
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	36.0 <sup>b</sup>	0.2	31-39	84	47.1 <sup>c</sup>	0.4	40-54	162	63.1 <sup>b</sup>	0.3	55-84	234	-	-	-	-
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	35.9 <sup>b</sup>	0.4	32-39	30	47.1 <sup>c</sup>	0.4	40-53	125	61.6 <sup>bc</sup>	0.3	54-81	215	-	-	-	-

Donde  $\bar{X}$  = promedio, ee = error estándar, int. = intervalo de tallas, n = tamaño de muestra. Dentro de cada estadio o sexo (letras minúsculas) y entre sexos (letras mayúsculas), diferentes letras indican diferencias significativas. En *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> no existen machos, ya que son especies partenogénicas.

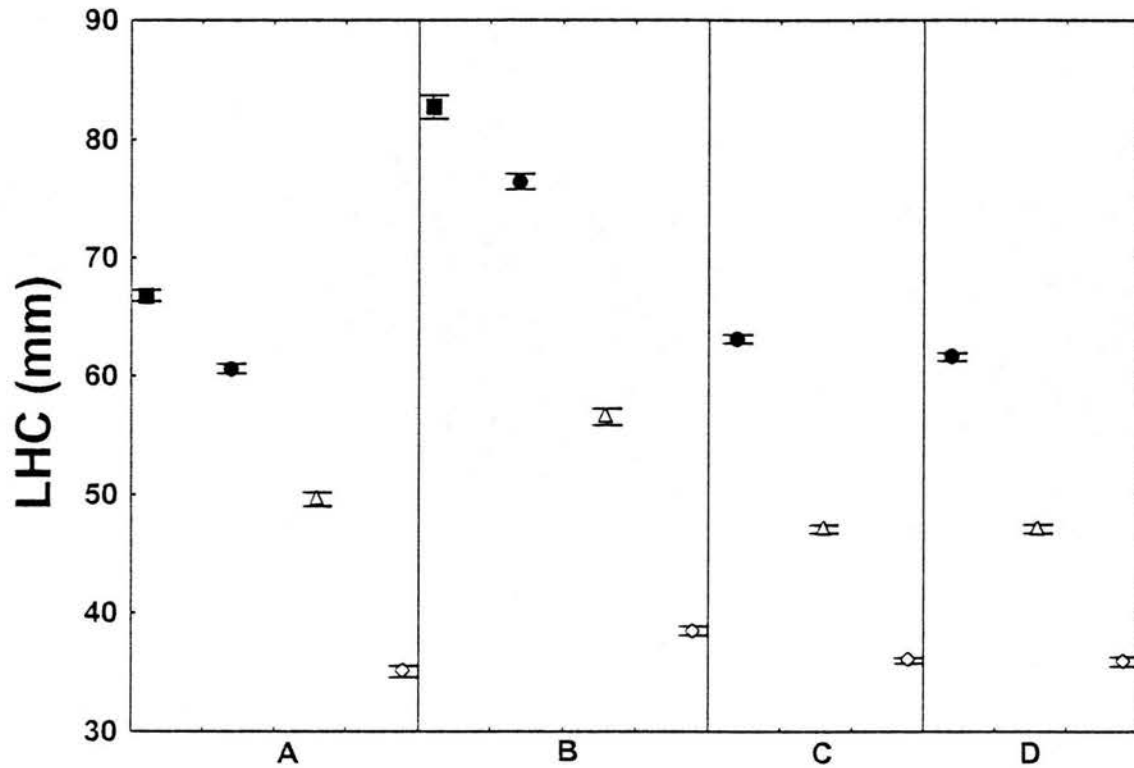
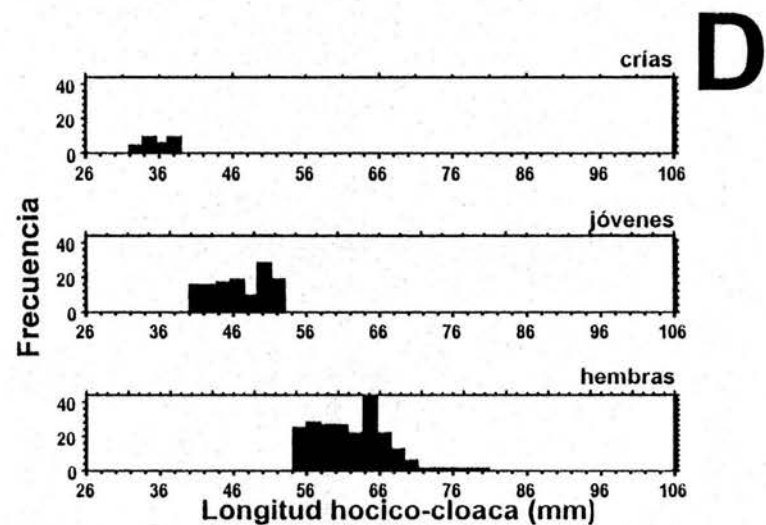
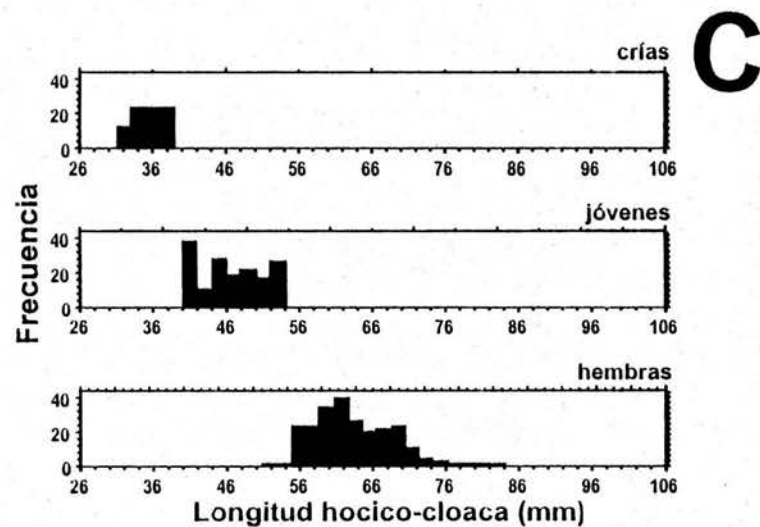
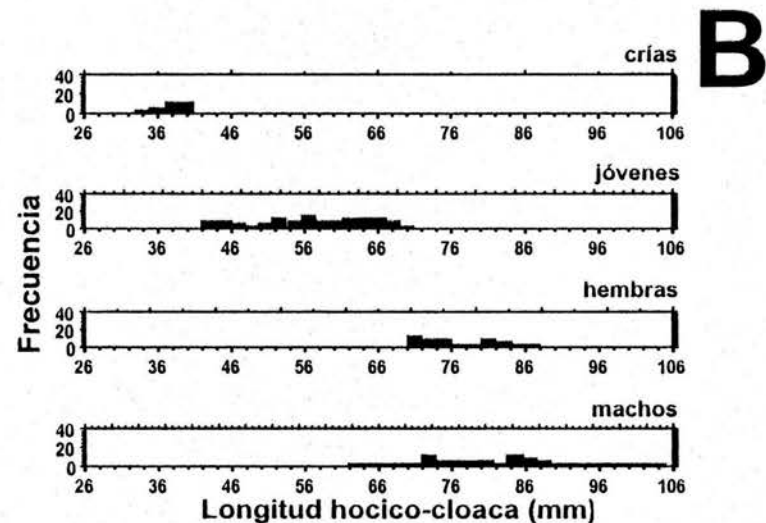
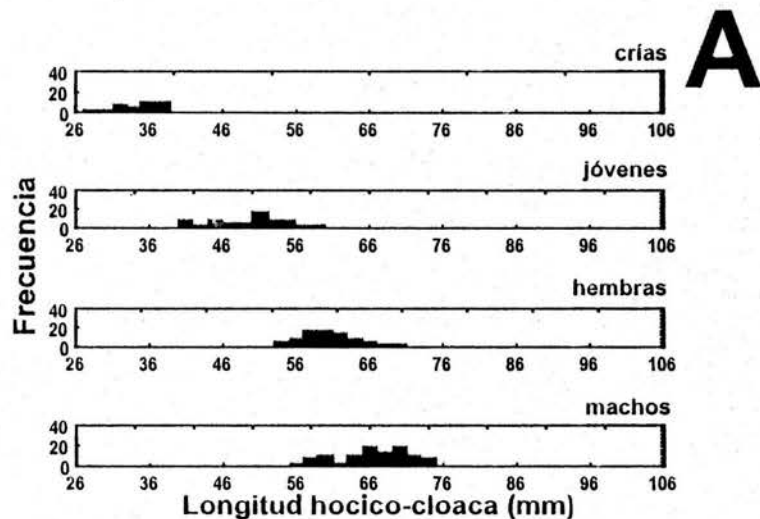


Figura 5. Talla corporal promedio ( $\pm 1$  error estándar) de crías, jóvenes, hembras y machos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen, Campeche (A), de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán (B), de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche (C) y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo (D). En *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> no existen machos, ya que son especies partenogenéticas.

Donde crías = rombos vacíos, jóvenes = triángulos vacíos, ♀♀ adultas = círculos llenos y ♂♂ adultos = cuadros llenos.

Figura 6. Distribución de la longitud hocico-cloaca de crías, jóvenes, hembras y machos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen, Campeche (A), de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán (B), de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche (C) y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo (D). En *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> no existen machos, ya que son especies partenogenéticas.





### *Estructura de edades*

La distribución, durante los meses de estudio, de las crías, jóvenes, hembras y machos de *A. deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>, se encontró vinculada con el tipo de ciclo reproductor que presentaron cada una de las especies. El número y proporción de cada estadio y/o sexo presentó variación estacional (Figs. 6 y 7, Cuadro 10). En las poblaciones de tres especies (*A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>), la muestra de septiembre presentó crías que no fueron capturadas, por lo que su número y proporción fueron desconocidos.

#### *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>

Se caracterizó por la presencia de crías durante todos los censos realizados (Figs. 7A y 8A; Cuadro 10). Su contribución a la población fue alta de mediados de la estación de lluvias (julio) a inicios de la estación de nortes (octubre) (14-20%), su número fue el más alto durante éste período (88% de las crías capturadas). Un aspecto único en esta especie fue su presencia, aunque en baja proporción (12% de las crías capturas), durante la estación de secas (marzo) e inicio de la estación de lluvias (mayo).

La proporción de jóvenes a mediados de la época de lluvias (julio) fue la más alta (48% de la jóvenes capturados) y disminuyó a medida que las estaciones avanzaron. Los individuos jóvenes estuvieron ausentes a inicios de la estación de lluvias (mayo), lo cual implicó que todos los individuos maduran dentro de su primer año de vida.

El número de hembras adultas y su proporción dentro de la población disminuyeron paulatinamente desde marzo (28%) hasta octubre (15%). Su máximo número se alcanzó durante la estación de secas hasta mediados de la estación de lluvias (70% de las hembras capturadas). El número y proporción, así como la fluctuación de los

machos adultos fue similar a las hembras, sólo que su disminución a inicios de la estación de nortes (octubre) fue más marcada.

*Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>

Las crías se registraron en julio, septiembre y octubre. Su proporción (18%, Fig. 7B) y número en julio (41%, Fig. 8B) se incrementó en octubre (29% y 59%, respectivamente). Los jóvenes estuvieron presentes durante todos los censos realizados. Su mayor proporción en la población (65%) y número (27% de los jóvenes capturados) se presentó a finales de la estación de lluvias (septiembre) e inicios de la estación de nortes (octubre, 60% en proporción poblacional y 23% de los jóvenes capturados) y disminuyó hasta alcanzar sus valores mínimos a mediados de la estación de lluvias (julio). Los jóvenes de julio representaron, en su mayoría, una nueva cohorte de individuos que eclosionaron en la temporada reproductora en curso. Lo anterior, se traduce en que todos los individuos maduran durante su primer año de vida.

Las hembras adultas se incrementaron a partir de marzo y llegaron a su máximo valor en mayo, disminuyendo hasta alcanzar sus valores mínimos a inicios de la estación de nortes (octubre). En abril, mayo y julio se concentró su mayor proporción poblacional (18-30%) y número (75% de las hembras capturadas). Los machos adultos también se incrementaron a partir de marzo, llegando a su máxima proporción a mediados de la estación de lluvias (julio), fue durante este intervalo que se concentró el 80% de los machos capturados. Su número a inicios de la estación de nortes fue el más bajo (3% del total capturado).

*Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub>

Las eclosiones de crías se presentaron de mediados de la época de lluvias (julio) hasta inicios de la estación de nortes (octubre). La mayor proporción de hembras jóvenes se presentó entre julio y octubre (93% de los jóvenes capturados; Fig. 8C). El crecimiento y edad a la madurez sexual estuvo influenciada por la temporada de su eclosión.

Las hembras adultas incrementaron su número desde la estación de secas (marzo, 14% del total de hembras capturadas), hasta junio donde se capturó el 35% del total. En este mes el 100% de las hembras capturadas fueron adultas (Fig. 7C; Cuadro 10), esto indicó que la madurez sexual en todas las hembras se presenta dentro de su primer año de vida. A partir de junio, el número de hembras disminuyó hasta alcanzar su mínimo valor a inicios de la estación de nortes (3% del total de hembras capturadas).

#### *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>

Las crías se registraron en julio, septiembre y octubre, aunque únicamente se capturaron las de mediados de la estación de lluvias (julio) e inicios de la estación de nortes (octubre). Su número más elevado se presentó en octubre (70% de las crías capturadas). El crecimiento y edad de madurez sexual de las crías se vieron influenciados por la temporada de su eclosión.

La mayor proporción de hembras jóvenes se presentó a mediados de la estación de lluvias e inicios de la estación de nortes (76%), su número disminuyó desde esta estación hasta la estación de secas (marzo-abril). En la estación de secas (marzo) el número de hembras adultas empezó a incrementar de 70% al 100% registrado en mayo (Figs. 7D y 8D; Cuadro 10). Lo anterior implicó que todas las hembras maduran dentro de su primer año de vida. En este período se capturó el 58% del total de hembras. El número de hembras adultas disminuyó desde mediados de la estación de lluvias hasta el inicio de la estación de nortes (en este período se capturó el 42% del total de hembras).

Figura 7. Estructura de edades por porcentaje entre estadios y sexos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen, Campeche (A), de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán (B), de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche (C) y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo (D).

Donde crías = barras grises, jóvenes = barras vacías, hembras adultas = barras llenas y machos adultos = barras rayadas.

Porcentaje

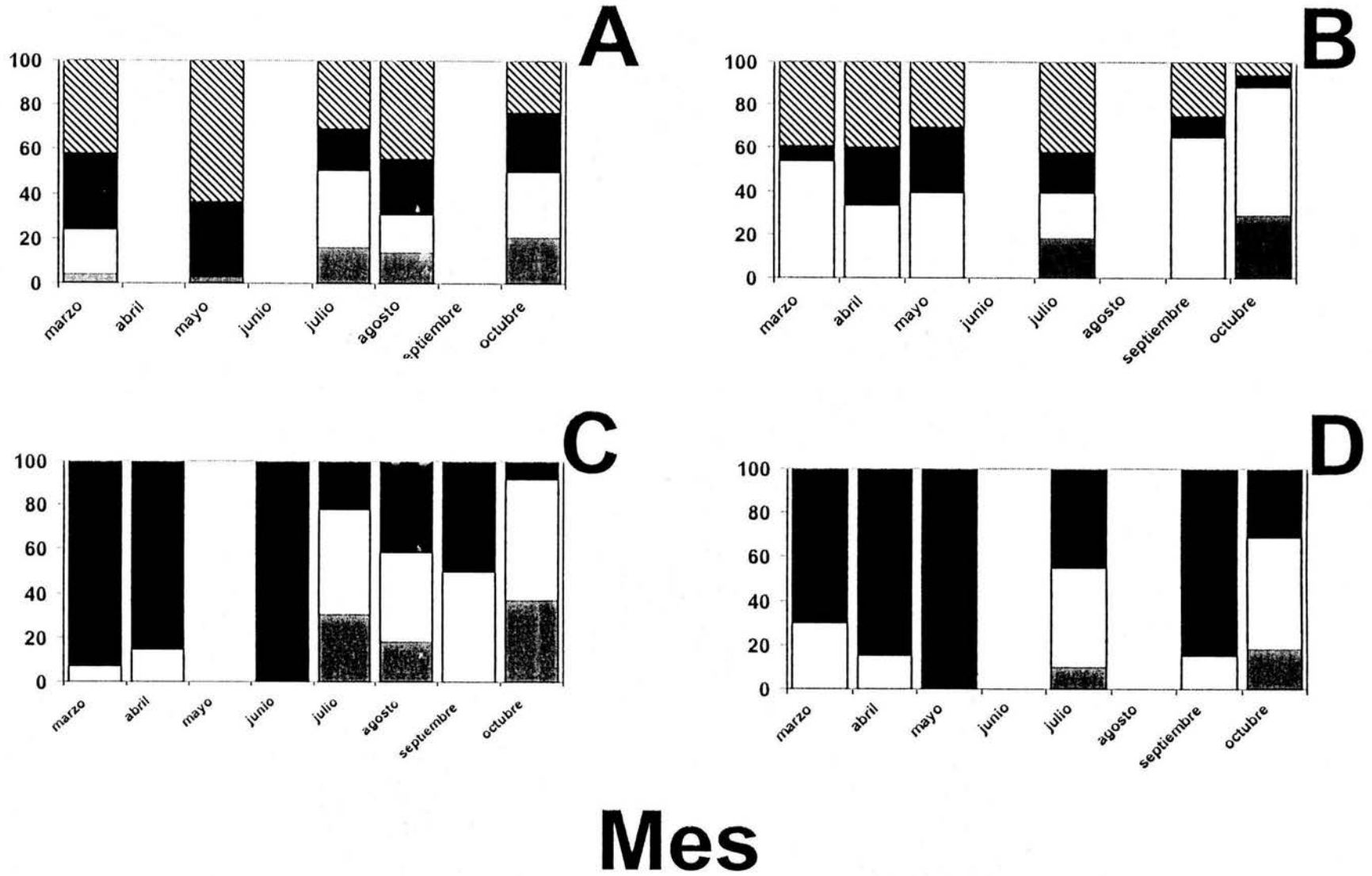
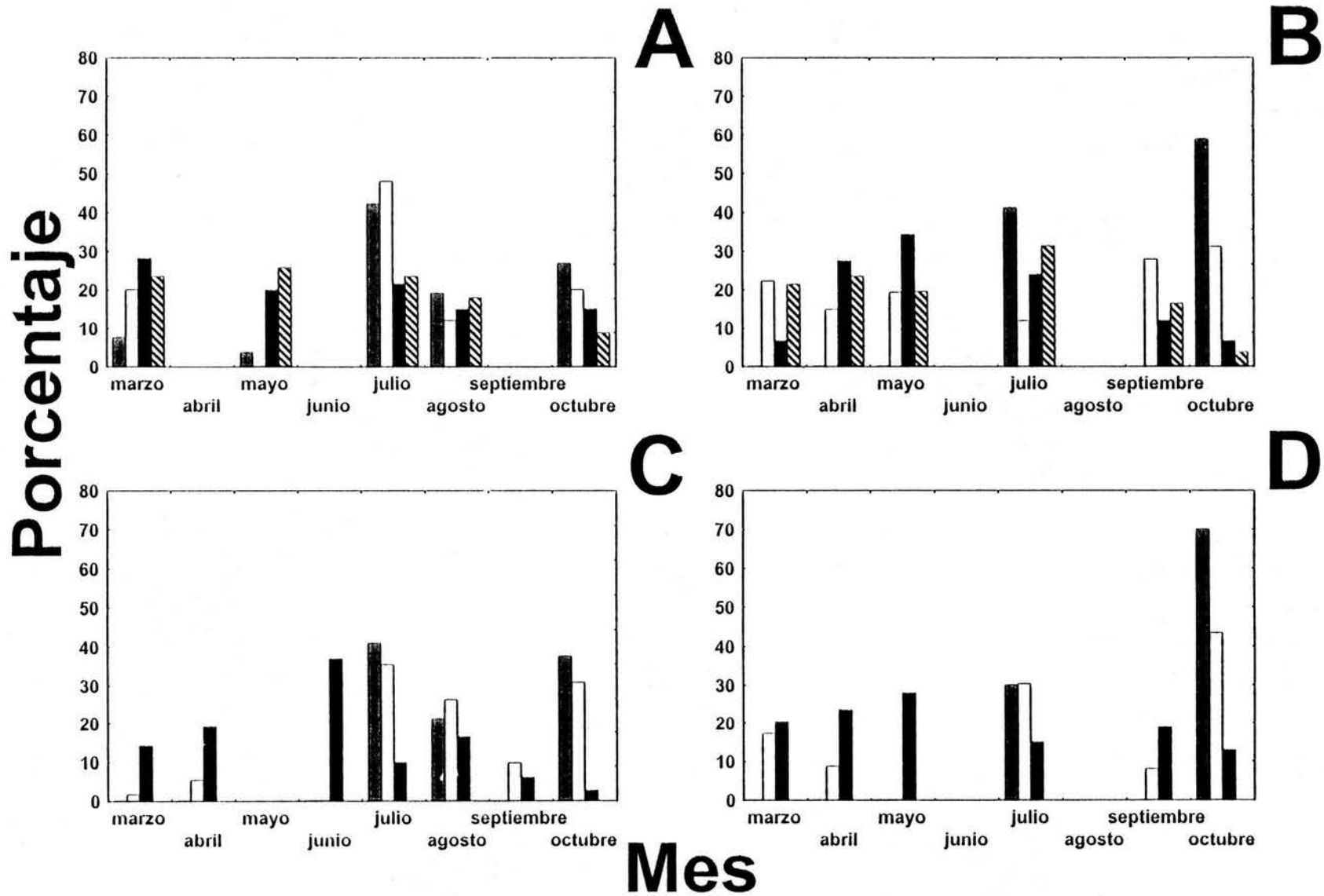


Figura 8. Estructura de edades por porcentaje dentro de estadios y sexos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen, Campeche (A), de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán (B), de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche (C) y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo (D).

Donde crías = barras grises, jóvenes = barras vacías, hembras adultas = barras llenas y machos adultos = barras rayadas.





Cuadro 10. Número promedio, por mes, de crías (C), jóvenes (J), hembras (H) y machos (M) de *Aspidoscelis deppii*, de Isla del Carmen, Campeche, de *A. angusticeps*, de Celestún, Yucatán, de *A. maslini*, de Champotón, Campeche y de *A. cozumela*, de Isla Cozumel, Quintana Roo. ND = No existen datos para ese mes.

mes	Estadio/sexo	Especie			
		<i>A. deppii</i> <sub>g</sub>	<i>A. angusticeps</i> <sub>g</sub>	<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>
marzo	C	2	0	0	0
	J	10	15	2	8
	H	17	2	26	19
	M	21	11	-	-
abril	C	ND	0	0	0
	J	ND	10	6	4
	H	ND	8	35	22
	M	ND	12	-	-
mayo	C	1	0	ND	0
	J	0	13	ND	0
	H	12	10	ND	26
	M	23	10	-	-
junio	C	ND	ND	0	ND
	J	ND	ND	0	ND
	H	ND	ND	67	ND
	M	ND	ND	-	-
julio	C	11	7	25	3
	J	24	8	39	14
	H	13	7	18	14
	M	21	16	-	-
agosto	C	5	ND	13	ND
	J	6	ND	29	ND
	H	9	ND	30	ND
	M	16	ND	-	-
septiembre	C	ND	?	?	?
	J	ND	26	12	4
	H	ND	4	12	22
	M	ND	10	-	-
octubre	C	7	10	23	7
	J	10	21	34	20
	H	9	2	5	12
	M	8	2	-	-

*Crecimiento corporal y edad a la madurez sexual*

La talla de las crías al eclosionar es de 27-33 mm en *A. deppii*<sub>g</sub>, 33-37 mm en *A. angusticeps*<sub>g</sub>, 31-33 mm de LHC en *A. maslini*<sub>p</sub> y de 33-35 mm en *A. cozumela*<sub>p</sub>. Los datos de crecimiento se calcularon con base en los individuos recapturados. Las crías que eclosionan tempranamente (mediados de la estación de lluvias: junio-julio) alcanzan la talla de madurez sexual en 3-4 meses; aquéllas crías que eclosionan tardíamente (finales de la estación de lluvias: posiblemente agosto-septiembre en adelante) alcanzan la madurez sexual en 7-9 meses (Figs. 9 y 10). Comparativamente la madurez sexual es similar en *A. deppii*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> (3-4 a 7 meses) y ligeramente más retrasada en *A. angusticeps*<sub>g</sub> (4 a 8-9 meses ó más).

*Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>

Se obtuvieron 58 recapturas de 45 individuos de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán. Se analizaron individuos cuyo intervalo de recaptura fue > 30 < 200 días, por lo anterior, únicamente se analizaron 45 recapturas. De acuerdo al ANCOVA hubo diferencia en la tasa de crecimiento de los jóvenes entre las estación de lluvias (mayo-octubre) y la estación de nortes-secas (octubre-abril) ( $F_{1, 19} = 4.623$ ,  $p < 0.05$ ). En este análisis se usó como variable covariada el número de días entre las recapturas. Los jóvenes durante la estación de lluvias presentaron una tasa de crecimiento más elevada que durante la estación de nortes-secas (Cuadro 11). De acuerdo al ANCOVA, usando la LHC como covariado, machos y hembras adultos no presentaron diferencias significativas en crecimiento durante la estación de lluvias ( $p > 0.05$ ).

La cantidad de datos de crecimiento de *A. angusticeps*<sub>g</sub> es relativamente baja, por lo que la curva de crecimiento tiene menor precisión en relación a las dos especies

partenogenéticas (Fig. 9). En efecto la talla máxima de acuerdo a Z es de 94.3 mm (Cuadro 14) que le corresponde una edad de 3.6 años, sin embargo se registró un individuo de 105 mm de LHC. Ahora bien, de 252 individuos marcados sólo dos machos midieron 101 y 105 mm de LHC. La madurez sexual se presenta a los 70 mm de LHC en las hembras a una edad de 7.1 meses y a los 72 mm en los machos a una edad de 7.8 meses.

#### *Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub>

Se realizaron un total de 90 recapturas de 78 individuos de abril de 1999 a septiembre del 2001. Únicamente se analizaron recapturas cuyo intervalo de tiempo fue  $> 30 < 200$  días, por lo anterior, únicamente se analizaron 72 recapturas. La tasa de crecimiento de los jóvenes de *A. maslini*<sub>p</sub> durante lluvias fue más alta que durante nortes-secas (Cuadro 12;  $F_{1,18} = 12.287$ ,  $p = 0.0025$ ). La LHC no tuvo influencia sobre el crecimiento ( $F_{1,18} = 1.911$ ,  $p = 0.1838$ ), lo cual indicó que mientras los individuos son jóvenes la tasa de crecimiento fue similar. La tasa de crecimiento de los individuos adultos de *A. maslini*<sub>p</sub> durante lluvias fue más elevada que durante nortes-secas (Cuadro 12;  $F_{1,50} = 12.201$ ,  $p = 0.001$ ). La LHC tuvo influencia en el crecimiento ( $F_{1,50} = 26.96$ ,  $p < 0.0001$ ), es decir, la tasa de crecimiento disminuyó a medida que los individuos fueron más grandes.

Se estimó la curva de crecimiento de *A. maslini*<sub>p</sub> con los crecimientos de individuos cuyo intervalo de captura fuera  $> 30 < 100$  días (Figura 9). De acuerdo a los datos de reproducción, las hembras maduran a los 54 mm de LHC, a una edad de 3.7 meses y llegan a su talla máxima de 84 mm de LHC a la edad de 1.6 años. El valor de Z de 87.9 mm (Cuadro 14) difiere ligeramente de la talla máxima registrada en *A. maslini*<sub>p</sub>.

*Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>

Se realizaron un total de 98 recapturas de 70 individuos entre octubre de 1996 y mayo de 1997 (6 individuos, 6 recapturas) y entre marzo de 1999 y septiembre de 2001 (64 individuos, 92 recapturas). Se analizaron individuos cuyo intervalo de recaptura fue  $> 30 < 200$  días, por lo anterior, únicamente se analizaron 86 recapturas. La tasa de crecimiento de los jóvenes de *A. cozumela*<sub>p</sub> durante la estación de lluvias fue más elevada que durante la estación de nortes-secas (Cuadro 13;  $F_{1, 13} = 62.546$ ,  $p < 0.0001$ ). En los jóvenes la tasa de crecimiento no tuvo influencia de la LHC ( $p = 0.1266$ ), por lo cual el crecimiento fue similar antes de alcanzar la madurez sexual. La tasa de crecimiento de los individuos adultos de *A. cozumela*<sub>p</sub> durante lluvias fue más elevada que durante nortes-secas (Cuadro 13;  $F_{1, 67} = 45.163$ ,  $p < 0.0001$ ). El ANCOVA detectó influencia de la LHC ( $p < 0.01$ ), por lo que la tasa de crecimiento disminuyó conforme los individuos fueron más grandes.

Se estimó la curva de crecimiento de *A. cozumela*<sub>p</sub> con los crecimientos de individuos cuyo intervalo de captura fuera  $> 30 < 100$  días (Cuadro 14, Figura 9). De acuerdo a los datos de reproducción, las hembras maduran a los 54 mm de LHC, a una edad de 3.6 meses y llegan a su talla máxima de 72 mm de LHC (valor de Z, Cuadro 10) a una edad de 1.46 años.

Cuadro 11. Longitud hocico-cloaca promedio y tasa de crecimiento por estación, clase de edad y sexo en *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>, en Celestún, Yucatán.

	Lluvias					Nortes-Secas				
	n	LHC $\bar{X}$	EE	TC	EE	n	LHC $\bar{X}$	EE	TC	EE
♂♂ adultos	13	78.6	2.5	0.12	0.05	-	-	-	-	-
♀♀ adultas	9	74.4	1.4	0.04	0.009	-	-	-	-	-
jóvenes	17	61.7	1.6	0.16 <sup>a</sup>	0.02	5	57.5	4.2	0.13 <sup>b</sup>	0.03

Donde n = tamaño de muestra, LHCx = longitud hocico-cloaca promedio, TC = tasa de crecimiento (mm/d) y EE = error estándar. En cada clase de edad, letras diferentes indican diferencias significativas (P < 0.05).

Cuadro 12. Longitud hocico-cloaca promedio y tasa de crecimiento por estación y clase de edad en *Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub>, en Champotón, Campeche.

	lluvias					nortes-secas				
	n	LHC $\bar{X}$	EE	TC	EE	n	LHC $\bar{X}$	EE	TC	EE
♀♀ adultas	47	62.0 <sup>A</sup>	0.53	0.118 <sup>A</sup>	0.006	4	58.2 <sup>B</sup>	1.6	0.045 <sup>B</sup>	0.02
♀♀ jóvenes	9	47.3 <sup>b</sup>	1.06	0.162 <sup>a</sup>	0.012	12	51.5 <sup>a</sup>	0.6	0.098 <sup>b</sup>	0.01

Donde n = tamaño de muestra, LHCx = longitud hocico-cloaca promedio, TC = tasa de crecimiento (mm/d) y EE = error estándar. En cada clase de edad, letras diferentes indican diferencias significativas (P < 0.05).

Cuadro 13. Longitud hocico-cloaca promedio y tasa de crecimiento por estación y clase de edad en *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>, en Isla Cozumel, Quintana Roo.

	lluvias					nortes-secas				
	n	LHC $\bar{X}$	EE	TC	EE	n	LHC $\bar{X}$	EE	TC	EE
♀♀ adultas	58	61.3	0.51	0.073 <sup>A</sup>	0.004	12	59.79	1.45	0.011 <sup>B</sup>	0.008
♀♀ jóvenes	8	49.1	1.19	0.152 <sup>a</sup>	0.006	8	48.7	0.9	0.054 <sup>b</sup>	0.006

Donde n = tamaño de muestra, LHCx = longitud hocico-cloaca promedio, TC = tasa de crecimiento (mm/d) y EE = error estándar. En cada clase de edad, letras diferentes indican diferencias significativas (P < 0.05).

Cuadro 14. Estadígrafos de regresión del crecimiento de *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán, de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo.

Especie	n	r	r <sup>2</sup>	Pendiente	Ordenada	Z	p
<i>A. angusticeps</i> <sub>g</sub>	32	-0.538	28.95	-0.0040	0.3796	94.3	= 0.0012
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	52	-0.597	54.74	-0.0044	0.3914	87.9	< 0.0001
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	43	-0.739	54.74	-0.0071	0.5111	71.9	< 0.0001

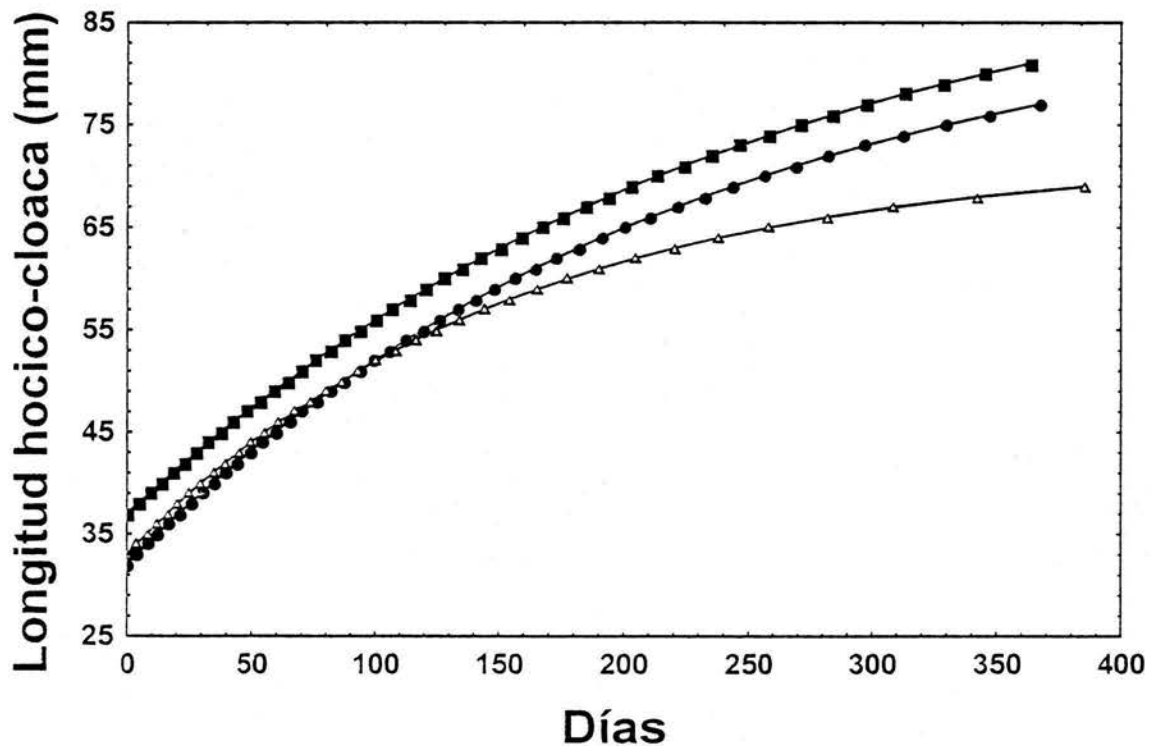
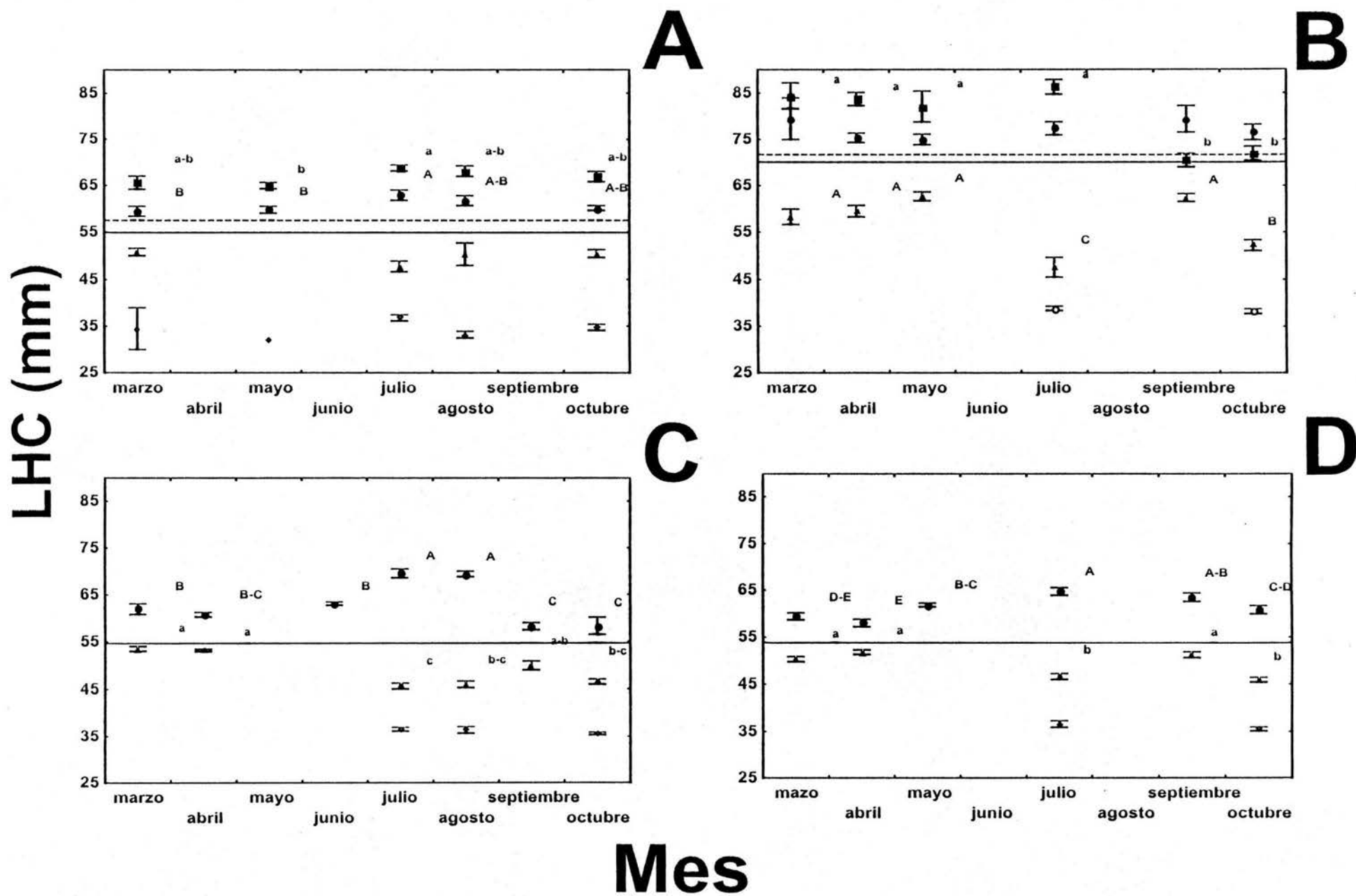


Figura 9. Curva de crecimiento de *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán (cuadros llenos), de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, Campeche (círculos llenos) y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo (triángulos vacíos).

Figura 10. Distribución de las tallas promedio ( $\pm 1$  error estándar) entre marzo y octubre de individuos de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen, *Campeche* (A), de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún, Yucatán (B), de *A. maslini*<sub>p</sub> en Champotón, *Campeche* (C) y de *A. cozumela*<sub>p</sub> en Isla Cozumel, Quintana Roo (D).

Donde machos adultos = cuadros llenos, hembras adultas = círculos llenos, jóvenes = triángulos vacíos y crías = rombos vacíos. Dentro de cada estadio letras diferentes indican diferencias significativas. La líneas punteada y continua representan la talla a LHC la madurez sexual de los machos y de las hembras, respectivamente.





*El caso de A. rodecki<sub>p</sub>*

La información generada para *A. rodecki<sub>p</sub>* resultó escasa debido a los problemas de conservación que enfrenta en la Península de Yucatán (Apéndice 1). Sin embargo, resultó muy útil para comparar con las demás especies de *Aspidoscelis* y aun más valiosa para evaluar la problemática que enfrentan sus hábitats en la región.

En Isla Mujeres se inició un estudio poblacional en marzo de 1996. Desafortunadamente, la investigación fue abandonada cerca de un año después, debido a la construcción de infraestructura de uso humano al margen del sitio de estudio. Posteriormente, en 1999 se inició una nueva investigación en Isla Contoy, sin embargo, no prosiguió debido a la baja densidad poblacional de lagartijas. Búsquedas posteriores en el continente cerca de Puerto Juárez, donde la densidad parece ser más elevada, fueron infructuosas para establecer una población que ayudara a caracterizar la demografía de esta especie.

Durante marzo y octubre de 1996 marque 53 hembras en una playa cercana al aeropuerto de Isla Mujeres, de las cuales solamente el 7.5% se recapturaron en 1997. Las tallas de estas hembras jóvenes en su primer captura en octubre fueron 42, 43, 43 y 48 mm de LHC. En mayo de 1997, estas hembras se encontraban gestantes y con tallas de 69, 62, 66 y 69 mm, respectivamente. Estos datos sugieren que (i) *Aspidoscelis rodecki<sub>p</sub>* es anual, al igual que *A. deppii<sub>g</sub>*, *A. angusticeps<sub>g</sub>*, *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>* y (ii) madura y se reproduce dentro de su primer año de vida.

*Patrones filogenéticos de características de historia de vida en el género*

*Aspidoscelis: la influencia de la partenogénesis*

La información utilizada en esta sección incluyó datos de 19 especies de *Aspidoscelis* gonocóricas ( $n = 7$ ) y partenogenéticas ( $n = 12$ ) de los diferentes grupos taxonómicos reconocidos *i. e.*, *deppii*, *tigris*, *sexlineata*, *cozumela* y *tesselata* (Cuadro 15). En su mayoría, para cada especie la información correspondió a un promedio de diferentes poblaciones.

El análisis de regresión indicó una relación lineal entre la LHC promedio de las hembras con la: LHC (a la madurez sexual y máxima), nidada (promedio y máxima), edad a la madurez sexual y sobrevivencia anual; sin embargo, el tamaño de nidada mínimo no mostró relación lineal alguna (Cuadro 16). De acuerdo a estos resultados, los valores que se ingresaron a los análisis (filogenéticos y multivariados) fueron los residuos de la LHC (a la madurez sexual y máxima), nidada (promedio y máxima), edad a la madurez sexual y sobrevivencia anual y los valores fenotípicos observados de la nidada mínima.

*Análisis filogenéticos*

Los análisis filogenéticos incluyeron únicamente especies partenogenéticas diploides y sus ancestros. Tomando en consideración los siete atributos de historia de vida (Cuadro 17), se realizaron un total de 38 comparaciones entre los valores fenotípicos observados de seis especies partenogenéticas y los valores esperados de sus ancestros. Las comparaciones estuvieron distribuidas en características de talla ( $n = 12$ ), nidada ( $n = 18$ ), edad a la madurez ( $n = 5$ ) y sobrevivencia anual ( $n = 3$ ).

Si bien, de acuerdo a la prueba de *t* no se encontraron diferencias significativas entre los valores observados y esperados en los siete atributos que se compararon (todos

los valores de P entre 0.13 y 0.87), existen ciertas tendencias de acuerdo al valor promedio de las diferencias de los valores observados y esperados.

Las especies partenogenéticas tienden a presentar en promedio una LHC a la madurez sexual más pequeña (atributo I) y alcanzar una LHC más grande que sus ancestros (atributo II), en ambos casos fue cierto en cuatro de seis comparaciones realizadas. El tamaño de nidada presentó un comportamiento peculiar. El tamaño de nidada mínimo tiende a ser igual o mayor en las especies partenogenéticas (atributo III; la probabilidad de la prueba de t fue la más baja), lo cual resultó cierto para el 83% de las comparaciones (excepto en *A. laredoensis*<sub>p</sub>). La tendencia a aumentar su tamaño mínimo de nidada, parece compensar la reducción en su tamaño promedio (atributo IV; cierto en el 83% de las comparaciones, excepto en *A. maslini*<sub>p</sub>) y máximo de nidada (atributo V; cierto en la mitad de las comparaciones, específicamente en las especies templadas). Aunque en promedio la edad a la madurez sexual es más temprana en las especies partenogenéticas (atributo VI), las comparaciones indican que sólo en dos de cinco casos esto fue cierto. Finalmente, aunque con información limitada, las especies partenogenéticas presentaron en promedio mayor sobrevivencia (atributo VII).

Un aspecto de interés que resulta conveniente resaltar son las tendencias que presentaron las especies partenogenéticas *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> respecto a sus ancestros. De las siete comparaciones realizadas resultó que ambas especies coinciden en cinco de las siete comparaciones realizadas (LHC a la madurez sexual y máxima, tamaño máximo de nidada, edad a la madurez sexual y sobrevivencia anual) y difieren en la nidada mínima y promedio (Cuadro 17). Las diferencias entre ambas taxa posiblemente tienen una base ambiental.

### *Análisis multivariados*

Dentro de los análisis multivariados se incluyó la información de 15 *Aspidoscelis* gonocóricas ( $n = 7$ ) y partenogenéticas ( $n = 8$ ). Para el análisis discriminante y el análisis de agrupamiento (clusters) únicamente se utilizaron las especies que presentaron información en torno a LHC (a la madurez sexual, promedio y máxima), tamaño de nidada (mínima, promedio y máxima) y edad a la madurez sexual; razón por la cual *A. rodeckii*<sub>p</sub> se incluyó solamente en el análisis de correspondencias y en los análisis filogenéticos. Sin embargo, para tener valores comparables entre las diferentes especies en los análisis filogenéticos y multivariados, las regresiones de los atributos I-V incluyeron la información de *A. rodeckii*<sub>p</sub>. Con excepción de *Aspidoscelis hyperythra beldingi*, las especies gonocóricas involucradas en estos análisis son ancestros de las especies partenogenéticas (Reeder *et al.*, 2002).

La T de Hotelling del análisis discriminante no mostró diferencias significativas entre las medias multivariadas de ambos modos reproductores (especies gonocóricas y partenogenéticas;  $F_{6,7} = 0.625$ ,  $P = 0.708$ ) o las medias multivariadas respecto al tipo de ambiente que ocupan las especies (tropicales vs. templadas;  $F_{6,7} = 1.64$ ,  $P = 0.265$ ). Las covarianzas en ambas comparaciones fueron homogéneas (ambas  $P > 0.05$ ). El porcentaje de error de clasificación de las especies de acuerdo al modo reproductor, con base en una validación cruzada, fue elevado (50%; Cuadro 18).

Para realizar los análisis de correspondencias, cada una de las variables se transformó en una variable categórica. De acuerdo a la prueba de  $X^2$  no existe correspondencia entre la partenogénesis (o la reproducción sexual) y los diferentes atributos de historia de vida analizados (todas las  $P > 0.05$ ).

El análisis de cluster no mostró un patrón definido de agrupación por cuanto al modo reproductor en las 14 especies de *Aspidoscelis*. Independiente del criterio de

agrupación utilizado para realizar el cluster, las especies partenogenéticas *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>* y sus especies gonocóricas relacionadas (*A. deppii<sub>g</sub>* y *A. angusticeps<sub>g</sub>*) siempre se agruparon conjuntamente. Además, algo importante de resaltar fue que de las 14 especies utilizadas para realizar el análisis, *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>* son los taxa que presentaron mayor similitud (Figura 11).

Un ANCOVA entre seis atributos (LHC a la madurez sexual y máxima; nidada, mínima, promedio y máxima y edad a la madurez sexual) y el grupo taxonómico [*deppii*, *tigris*, *sexlineata* (gonocóricas, partenogenéticas diploides y triploides), *cozumela* y *tesselata* (diploides y triploides); como covariado la LHC promedio] reveló efecto únicamente en el tamaño de nidada promedio ( $F_{4,47} = 9.308$ ,  $p < 0.0001$ ). La prueba de intervalos múltiples reveló los siguientes grupos en orden decreciente: (a) *sexlineata*, (a-b) *deppii* y *cozumela*, (b-c) *tesselata* y (c) *tigris* (Figura 12). Las especies gonocóricas y partenogenéticas (diploides y triploides) del grupo *sexlineata* no mostraron diferencias significativas ( $P > 0.05$ ). Las especies del grupo *tesselata* presentaron diferencias entre ploidias, la especie triploide *A. neotesselata<sub>p</sub>* presentó el menor tamaño de nidada ( $P < 0.05$ ), el cual fue similar al tamaño de nidada de *tigris* ( $P > 0.05$ ).

Una regresión lineal entre la sobrevivencia anual y la madurez sexual mostró una relación lineal entre ambos atributos ( $r^2 = 0.77$ ,  $F_{1,6} = 20.103$ ,  $P = 0.004$ ,  $n = 8$ ; Fig. 13). Lo anterior, implica que las especies que sobreviven menos tienden a madurar más tempranamente.

Cuadro 15. Atributos de historia de vida en especies de *Aspidoscelis* gonocóricas y partenogénicas de los diferentes grupos taxonómicos reconocidos.

grupo/ Especie	Lat. N	LHC			Nidada			Edad	Sobrevivencia		Referencias
		Madurez sexual	Promedio	Máxima	Mínima	Promedio	Máxima	Madurez sexual	Anual		
<i>A. deppii</i> <sup>FMC</sup>	10-18	57.5	62.2	73.5	<i>deppii</i>			5.3	3.7	Este estudio, 14, 45, 48 3	
<i>A. hyperythra beldingi</i> <sup>MC</sup>		53.0	59.7	70.3	1.0	2.3	3.5	10.0	...		
<i>A. tigris</i> <sup>FMC</sup>	25-42	70.2	80.6	97.7	<i>tigris</i>			22.0	48.5	10,11,15, 18, 24, 26, 27, 30, 36, 40, 45, 46,47	
<i>A. angusticeps</i> <sup>FMC</sup>	20	70.0	75.4	88.0	<i>sexlineata</i>			9.0	11.5	Este estudio, 16	
<i>A. exsanguis</i> <sup>MC</sup>	30-33	62.0	75.0	89.0	1.0	2.8	4.0	10.0	...	11, 25, 27, 36, 37	
<i>A. flagellicauda</i> <sup>MC</sup>	33	69.0	87.9	100.0	2.0	4.3	6.0	21.0	...	38	
<i>A. gularis</i> <sup>FMC</sup>	26-31	61.1	72.2	82.7	1.0	3.8	6.0	22.5	39.0	1, 22, 28, 29 36, 37	
<i>A. inornata</i> <sup>FMC</sup>	29-33	51.8	63.1	70.2	1.5	2.5	4.5	21.5	...	5, 7, 25, 26, 36, 39	
<i>A. laredoensis</i> <sup>FMC</sup>	26-28	60.0	69.4	83.2*	1.0	2.9	5.0	10.5	9.4	28, 29	
<i>A. sexlineata</i> <sup>FMC</sup>	30-41	59.7	70.9	81.9	2.0	3.1	5.0	17.3	28.5	2, 4, 6, 12, 13 17, 20, 31, 42	
<i>A. sonora</i> <sup>C</sup>	31-32	60.0	81.4	92.5	1.0	3.9	7.0	...	...	7, 34	
<i>A. uniparens</i> <sup>C</sup>	31-33	59.3	66.2	76.7	1.0	3.0	5.0	...	8.8	7, 9, 21	



Cuadro 15. Continuación.

grupo/ Especie	Lat. N	LHC			Nidada			Edad	Sobrevivencia	
		Madurez sexual	Promedio	Máxima	Mínima	Promedio	Máxima	Madurez sexual	Anual	Referencias
<i>A. cozumela</i> <sup>FMC</sup>	20	54.0	61.6	81.0	<i>cozumela</i>			6.5	4.5	Este estudio, 23
<i>A. maslini</i> <sup>FMC</sup>	18	55.0	62.4	84.0	2.0	2.4	4.0	6.0	10.9	Este estudio, 33
<i>A. rodecki</i> <sup>FC</sup>	21	61.0	65.6	73.0	2.0	2.3	3.5	...	...	Este estudio, 19
<i>A. dixonii</i> <sup>C</sup>	29	70.0	83.3	99.0	<i>tesselata</i>			...	...	49
<i>A. neomexicana</i> <sup>FMC</sup>	33	53.0	67.0	80.0	...	3.5	...	23.0	...	5, 25
<i>A. neotesselata</i> <sup>C</sup>	37-38	77.5	88.5	99.0	2.0	1.9	3.0	...	...	42
<i>A. tesselata</i> <sup>FMC</sup>	27-37	77.7	88.4	97.8	1.8	3.0	4.5	24.0	...	8, 26, 27, 32, 35, 36, 41, 42, 43, 44

En su mayoría, para cada especie la información correspondió a un promedio de diferentes poblaciones y/o subespecies. Las especies partenogenéticas aparecen en negritas. Los superíndices en cada especie indican el análisis donde se incluyó cada una (F = Análisis filogenéticos, M = Análisis multivariados y C = Análisis covariados). \* representa un valor calculado a partir de la ecuación de regresión. La LHC está en mm, la nidada está en número de huevos, la edad a la madurez sexual está en meses y la sobrevivencia anual está en porcentaje.

(1) Ballinger y Schrank, 1972. (2) Bellis, 1964. (3) Bostic, 1966. (4) Carpenter, 1960. (5) Christiansen, 1971. (6) Clark, 1976. (7) Congdon, Vitt y Hadley, 1978. (8) Cordes, 1991. (9) Cuellar, 1979. (10) Cuellar, 1993b. (11) Echternacht, 1967. (12) Etheridge, Wit, Sellers y Trauth, 1986. (13) Fitch, 1958. (14) Fitch, 1973. (15) Golberg, 1976. (16) González-Rodríguez, Manuscrito. (17) Hardy, 1962. (18) Hendricks y Dixon, 1984. (19) Hernández-Gallegos, 1998. (20) Hoddenbach, 1966. (21) Hulse, 1981. (22) Judd, 1988. (23) Manríquez-Morán, Hernández-Gallegos, Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1997. (24) McCoy y Hoddenbach, 1966. (25) Medica, 1967. (26) Milstead, 1957. (27) Parker, 1973. (28) Paulissen, 2000. (29) Paulissen, Walker y Cordes, 1992. (30) Pianka, 1970. (31) Pope, 1947. (32) Punzo, 1982. (33) Rodríguez-Romero, 1999. (34) Routman y Hulse, 1984. (35) Saxon, 1970. (36) Schall, 1978. (37) Smith, 1974. (38) Stevens, 1980. (39) Stevens, 1983. (40) Taylor *et al.*, 1992. (41) Taylor *et al.*, 1997. (42) Taylor *et al.*, 1999. (43) Taylor *et al.*, 2000. (44) Tinkle, 1959. (45) Turner, 1977. (46) Turner *et al.*, 1969. (47) Vitt y Ohmart, 1977. (48) Vitt *et al.*, 1993. (49) Walker *et al.*, 1994.



Cuadro 16. Estadígrafos de regresión de la LHC promedio y siete características de historia de vida en hembras de 15 especies de *Aspidoscelis* gonocóricas (n = 7) y partenogenéticas (n = 8).

	LHC		Nidada			Edad	Sobrevivencia
	I. Madurez sexual	II. Máxima	III. Mínima	IV. Promedio	V. Máxima	VI. Madurez sexual	VII. Anual
r <sup>2</sup>	0.8305	0.8262	0.0011	0.6562	0.6259	0.325	0.61
P	<0.00001	<0.00001	= 0.907	= 0.0002	= 0.0004	= 0.033	= 0.013
n	15	15	15	15	15	14	9

Cuadro 17. Comparaciones entre los valores observados y esperados de siete características de historia de vida en especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* y sus ancestros.

Especie	LHC								Nidada							
	I. Madurez sexual				II. Máxima				III. Mínima				IV. Promedio			
	O	E	D	T	O	E	D	T	O	E	D	T	O	E	D	T
<i>A. laredoensis</i> <sub>p</sub>	0.05	-1.18	1.23	2	1.05	-1.93	2.98	2	1.00	1.50	-0.50	1	0.17	0.59	-0.42	1
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	0.31	4.22	-3.91	1	8.46	-0.88	9.34	2	2.00	1.00	1.00	2	0.11	-0.17	0.28	2
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	-0.09	4.22	-4.31	1	6.22	-0.88	7.10	2	1.00	1.00	0.00	=	-0.38	-0.17	-0.21	1
<i>A. rodecki</i> <sub>p</sub>	3.93	4.22	-0.29	1	-5.54	-0.88	-4.66	1	2.00	1.00	1.00	2	-0.24	-0.17	-0.07	1
<i>A. tessellata</i> <sub>p</sub>	3.36	0.39	2.97	2	-2.53	1.36	-3.89	1	1.63	1.15	0.48	2	-0.09	0.07	-0.16	1
<i>A. neomexicana</i> <sub>p</sub>	-5.17	0.82	-4.36	1	0.08	-0.55	0.64	2	2.00	1.40	0.60	2	-0.64	-0.27	-0.37	1
Promedio		-1.44	1		1.92	2			0.43	2			-0.16	1		
P		0.32			0.45				0.13				0.19			

Cuadro 17. Continuación.

Especie	Nidada				Edad				Sobrevivencia			
	V. Máxima				VI. Madurez sexual				VII. Anual			
	O	E	D	T	O	E	D	T	O	E	D	T
<i>A. laredoensis</i> <sub>p</sub>	0.58	0.88	-0.30	1	-3.62	4.84	-8.46	1	-10.15	10.03	-20.18	1
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	0.22	-0.62	0.84	2	-5.08	-6.76	1.68	2	4.66	-10.93	15.58	2
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	0.30	-0.62	0.92	2	-4.23	-6.76	2.53	2	-0.23	-10.93	10.69	2
<i>A. rodecki</i> <sub>p</sub>	-0.57	-0.62	0.05	2	...	...	...	...	...	...	...	...
<i>A. tessellata</i> <sub>p</sub>	0.06	0.53	-0.47	1	1.52	5.05	-3.53	1	...	...	...	...
<i>A. neomexicana</i> <sub>p</sub>	-1.20	0.20	-1.40	1	9.90	6.55	3.35	2	...	...	...	...
Promedio			-0.06	1		-0.89	1			2.03	2	
P			0.87			0.71				0.87		

Donde O = valor observado, E = valor esperado y D = diferencia entre el valor observado y el valor esperado. En cada atributo el valor observado corresponde al valor de la especie partenogenética que se comparó con un valor esperado calculado a partir del promedio de los valores del atributo en sus especies parentales. La cuarta columna representa la tendencia (T) de la diferencia en las especies partenogenéticas respecto a sus ancestros: 1 corresponde a una LHC, nidada, edad o sobrevivencia más pequeña o más temprana y 2 corresponde a una LHC, nidada, edad o sobrevivencia más grande o más tardía. Para cada atributo aparece el valor promedio de las diferencias y el valor de probabilidad (P) de la prueba de t de dos colas que resultó de la comparación de los valores observados y esperados. Los valores de los atributos I, II, IV-VII son residuos de un modelo de regresión lineal con la LHC promedio como la variable independiente; los valores del atributo III son los valores fenotípicos observados.

Cuadro 18. Clasificación de especies de *Aspidoscelis* por modo reproductor de acuerdo al análisis discriminante.

Tipo de especie	Partenogenética	Gonocórica	Error
Partenogenética	4	3	0.428
Gonocórica	4	3	0.571
Total			0.50

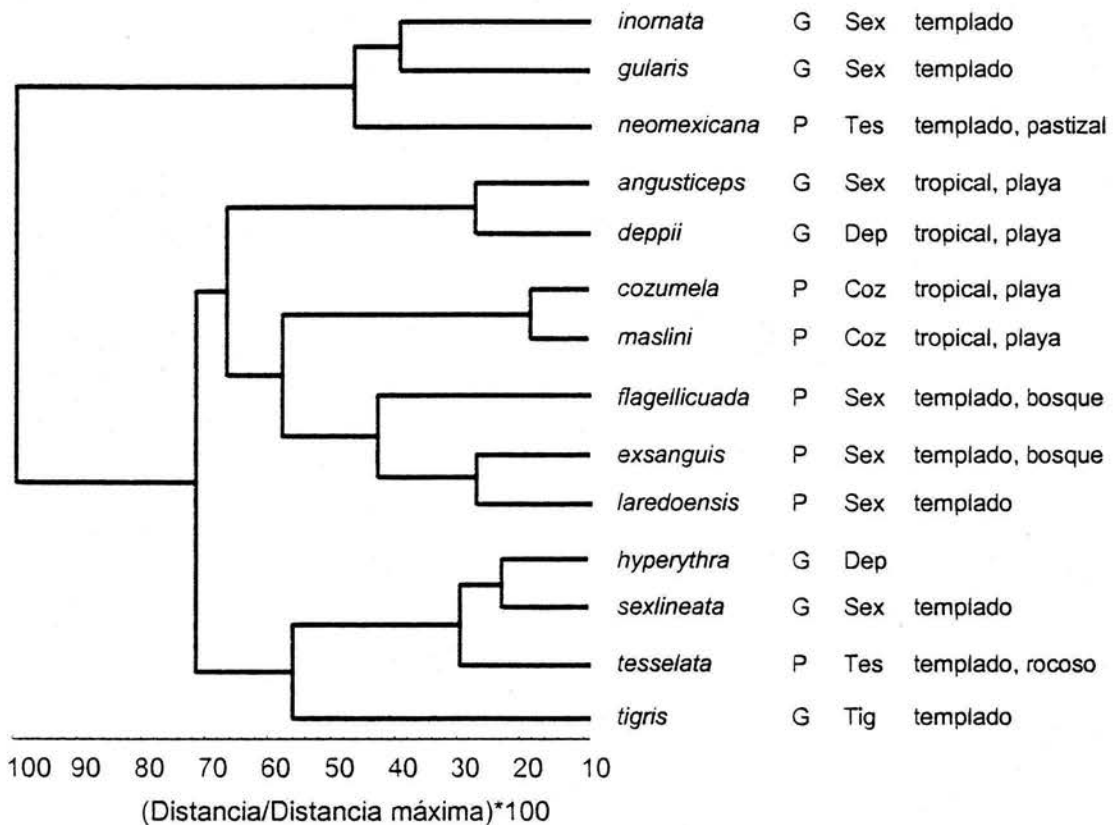


Figura 11. Cluster de especies partenogenéticas y especies ancestrales de *Aspidoscelis* (excepto *A. hyperythra*), con base en los residuos de LHC (a la madurez sexual y máxima), nidada (promedio y máxima) y edad a la madurez sexual y los valores fenotípicos observados del tamaño mínimo de nidada.

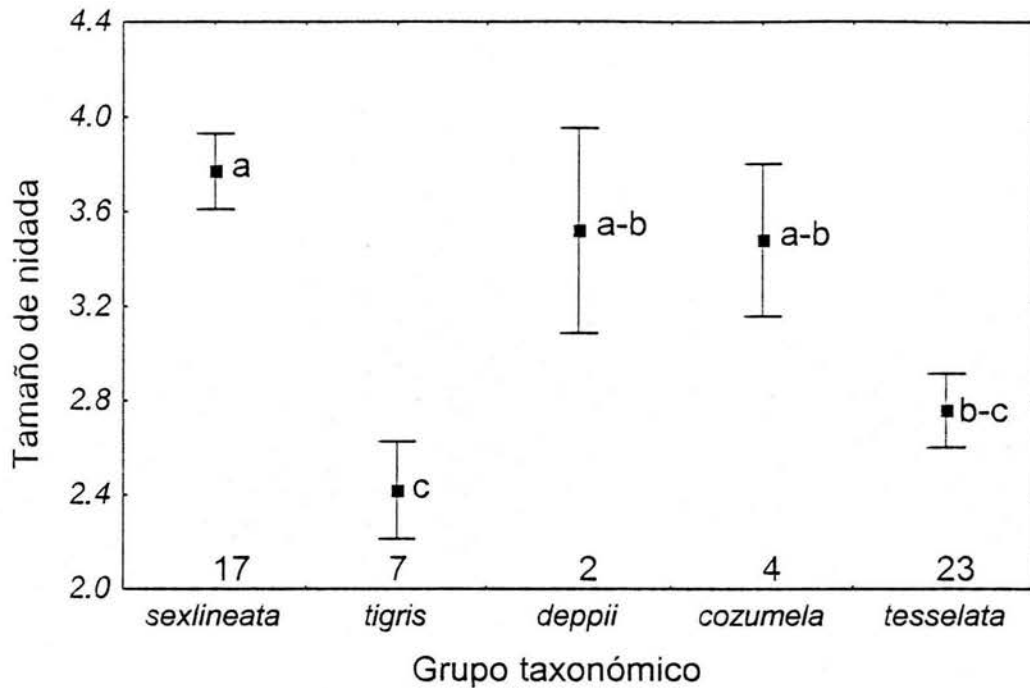


Figura 12. ANCOVA (como covariado LHC promedio de las hembras) del tamaño promedio de nidada de acuerdo al grupo taxonómico en el género *Aspidoscelis*. Arriba de cada grupo aparece el tamaño de muestra. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

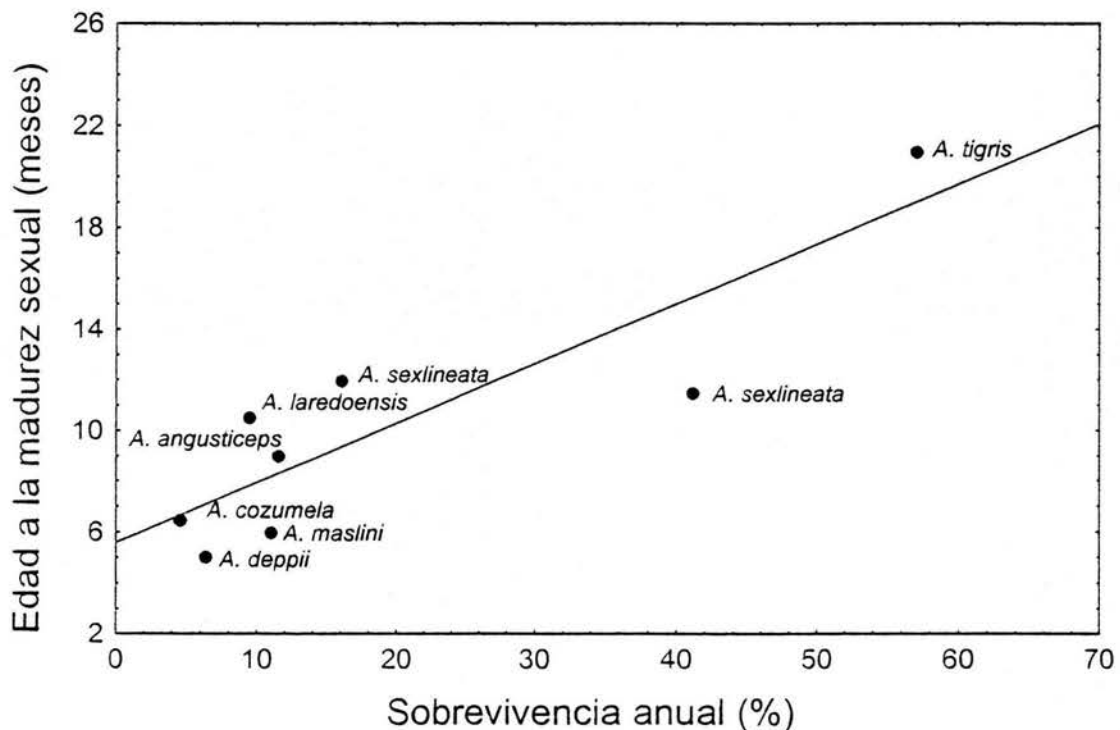


Figura 13. Regresión de la sobrevivencia anual y la madurez sexual en especies gonocóricas y partenogenéticas de *Aspidoscelis*. Ver texto para detalles estadísticos.

## DISCUSIÓN

Los datos determinan que la mayoría de los individuos de *A. maslini*<sub>p</sub>, *A. cozumela*<sub>p</sub>, *A. rodecki*<sub>p</sub>, *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub> sobreviven menos de un año en las playas de la Península de Yucatán. Contrario a las predicciones teóricas, las especies partenogenéticas presentaron una gran similitud en diferentes atributos de historia de vida. Este patrón, aunque preliminar, es consistente cuando se compararon los grupos partenogenéticos del género *Aspidoscelis* (i. e., *cozumela*, *tesselata* y *sexlineata*) y sus especies parentales.

En este capítulo se discute la importancia de que las especies de *Aspidoscelis* presenten tiempos generacionales cortos en las playas de la Península de Yucatán. Se examina cómo la estacionalidad climática que impera en la región provoca variabilidad intrapoblacional en la tasa de crecimiento y en la edad a la madurez sexual. También se tratan los posibles factores que provocan la similaridad en atributos de historia de vida entre especies partenogenéticas del género *Aspidoscelis* y sus ancestros. Finalmente, se discute la validez taxonómica de *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>.

## Demografía

### Sobrevivencia

Los estudios poblacionales realizados con el género *Aspidoscelis* han registrado variabilidad demográfica intra e interespecífica. En relación con otros géneros de lagartijas (ver revisión de Clobert *et al.*, 1998), las especies de *Aspidoscelis* presentan baja sobrevivencia anual ( $\bar{X}$  = 18.4%, Cuadro 14).

La información demográfica generada para *A. deppii*<sub>g</sub> (18° N), *A. angusticeps*<sub>g</sub> (20° N), *A. maslini*<sub>p</sub> (18° N) y *A. cozumela*<sub>p</sub> (20° N), indica que la mayor parte de los individuos vive menos de un año. Solamente el 6.3%, 11.5%, 10.9% y 4.5%, respectivamente de los individuos sobrevive un segundo año. La información poblacional para *A. rodecki*<sub>p</sub> dibuja una tendencia muy similar.

Un alto recambio poblacional se ha registrado en diferentes especies de lagartijas. Por ejemplo, en el trópico se registró 1% de sobrevivencia anual en *A. deppii*<sub>g</sub> (Turner, 1977 con datos de Fitch, 1973). Resultados similares se obtuvieron en *Ameiva quadrilineata*, *Basiliscus vittatus* (ambas en ambientes de playa, Hirth, 1963), *Cnemidophorus lemniscatus* (Magnusson, 1987) y *A. lineatissima*<sub>g</sub> (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000). En regiones templadas del norte de nuestro país también se ha registrado un alto recambio poblacional: 9.4% en *A. laredoensis*<sub>p</sub> (Paulissen, 2000), 8.8% en *A. uniparens*<sub>p</sub> (Hulse, 1981) y 16% en *A. sexlineata*<sub>g</sub> (Clark, 1976; Mushinsky, 1985). Posiblemente *A. tigris*<sub>g</sub>, *A. tessellata*<sub>p</sub> y *A. inornata*<sub>g</sub> son especies anuales (Milstead, 1957).

El acortar las generaciones parece una característica que se selecciona en las especies colonizadoras (Lewontin, 1965). Diversos estudios apoyan la idea de que especies de vida corta experimentan una mayor tasa de incremento poblacional (Kramer y Templeton, 2001; Webb *et al.*, 2002), ya que cambios del orden del 10% en el tiempo de desarrollo se traducen en un incremento del 100% en la fecundidad (Lewontin, 1965).

Reducir el tiempo generacional puede ser desventajoso en *A. laredoensis*<sub>p</sub>, ya que elimina las ventajas de la partenogénesis (Paulissen, 2000). Sin embargo, reducir el tiempo generacional puede conferir ventajas en las playas de la Península de Yucatán, al promover una recuperación poblacional más rápida después de un huracán.

La Península de Yucatán es afectada frecuentemente, de agosto a octubre, por huracanes de gran magnitud que modifican sus costas (Gómez-Ramírez, 1998) y que seguramente afectan negativamente las poblaciones de lagartijas (Hernández-Gallegos *et*

*al.*, 1998). En zonas costeras, estos fenómenos pueden abatir la densidad poblacional de lagartijas (Reagan, 1991) ó provocar extinciones locales (Spiller *et al.*, 1998). El grado de afectación poblacional se relaciona con el tipo de organismo y con sus características fenotípicas. En efecto, Spiller *et al.* (1998) encontraron que poblaciones de arañas pueden recuperarse más rápidamente, después de un huracán, que poblaciones de lagartijas debido a que las arañas presentan: (1) mayor fecundidad y (2) tiempos generacionales más cortos.

El doble potencial reproductor (*i. e.*, mayor fecundidad) que teóricamente puede incrementar más rápido el tamaño poblacional (Cole, 1984), la madurez sexual temprana y el corto tiempo generacional son características que presentan *A. maslini*<sub>p</sub>, *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub>. De éstas sólo el corto tiempo generacional y la madurez temprana se presenta en *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub>. Posiblemente las especies partenogenéticas gocen de una mejor recuperación poblacional después de un huracán por presentar las tres características.

Adicionalmente, ambos atributos pueden promover una ocupación preferencial en zonas donde la incidencia de huracanes sea más elevada. Precisamente la intensidad más elevada de huracanes se presenta en la región noreste de la Península (Konrad, 1996), región donde existen en las playas las tres especies partenogenéticas *A. maslini*<sub>p</sub>, *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub> y se encuentra ausente *A. deppii*<sub>g</sub> y prácticamente también *A. angusticeps*<sub>g</sub> (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003a; Lee, 1996). De acuerdo con White (1973) las especies partenogenéticas se distinguen de sus ancestros gonocóricos por dos características únicas: (1) capacidad superior de colonización y (2) mayor fecundidad.

Un escenario alternativo implica que la baja tasa de eclosión en las especies partenogenéticas puede promover tiempos generacionales cortos. En *Drosophila mercatorum*, el corto tiempo generacional de las razas partenogenéticas puede



compensar la elevada mortalidad de las hembras y la viabilidad reducida de los huevos en relación con las razas gonocóricas (Kramer y Templeton, 2001).

En lagartijas partenogenéticas del género *Aspidoscelis*, Maslin (1966) encontró que *A. exsanguis*<sub>p</sub>, *A. neomexicana*<sub>p</sub>, *A. tessellata*<sub>p</sub>, *A. neotessellata*<sub>p</sub> y *A. velox*<sub>p</sub> presentaron bajas tasas de eclosión que oscilaron entre el 5 y el 50%. Actualmente se desconoce la tasa de eclosión que presentan las especies del grupo *cozumela* y su importancia en moldear sus características de historia de vida. Sin embargo, estudios de laboratorio sugieren que este puede ser el caso. Múltiples camadas depositadas por hembras de las tres especies partenogenéticas de la Península de Yucatán (empleadas en experimentos de histocompatibilidad; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2003a), fueron incubadas en el laboratorio con resultados infructuosos.

La desaparición (*i. e.*, baja sobrevivencia) de los individuos dentro de las áreas de estudio posiblemente resulte de amplias áreas de actividad, que provocarían que los individuos no sean recapturados nuevamente dentro del sitio de estudio. Los resultados sugieren que este factor no influye en la sobrevivencia anual registrada, ya que las especies de *Aspidoscelis* presentan pequeñas áreas de actividad en la playas de la Península de Yucatán. Por ejemplo, el promedio para *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub>, *A. cozumela*<sub>p</sub> fue de 71.6 m<sup>2</sup> (n = 5), 32.9 m<sup>2</sup> (n = 8) y 43.3 m<sup>2</sup> (n = 20), respectivamente. Las observaciones de *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub> indican que ambas presentan pequeñas áreas de actividad. Estos resultados son concordantes con *A. deppii*<sub>g</sub> en Nicaragua (Vitt *et al.*, 1993) y Costa Rica (Fitch, 1973; Savage, 2002). Cabe señalar que se considera que áreas de actividad más amplias es la tendencia general en especies de *Aspidoscelis* (Perry y Garland, 2002).

La sobrevivencia de una especie puede ser afectada por diversos factores, entre ellos: la edad (Andrews y Nichols, 1990), el sistema de apareamiento (Schoener y Schoener, 1982), el tipo de ambiente (Turner, 1977) y la filogenia (Clobert *et al.*, 1998)



son importantes. En el género *Aspidoscelis* no existen diferencias en la sobrevivencia anual entre grupos (*deppii*, *tigris*, *sexlineata*, *tesselata* y *cozumela*), entre ambientes (tropical vs templado) ni entre modos reproductores/ploidia (gonocórica, partenogenética  $2n$  y  $3n$ ).

Dentro de los patrones de covariación de atributos de historia de vida en el gradiente "rápido-lento" (Stearns, 1983), la sobrevivencia y la edad a la madurez sexual covarían positivamente y ambos covarían negativamente con la fecundidad (Clobert *et al.*, 1998), aunque existen modificaciones fundamentales del gradiente (Bauwens y Díaz-Uriarte, 1997). Apoyando la idea del gradiente "rápido-lento", la sobrevivencia anual en *Aspidoscelis* parece influenciar la edad a la madurez sexual, *i. e.*, especies que presentan elevadas tasas de reemplazamiento poblacional tienden a madurar más tempranamente, lo cual parece común en reptiles (Turner, 1977), incluyendo lagartijas (Clobert *et al.*, 1998; Bauwens y Díaz-Uriarte, 1997). Sin embargo, aunque con escasa información disponible, poco sustento podría existir en la sobrevivencia en relación al tipo ambiente, donde podría esperarse menor sobrevivencia en los ambientes tropicales (Adolph y Porter 1993, 1996; Dunham *et al.*, 1988; Tinkle *et al.*, 1970).

#### *Crecimiento corporal, talla y edad a la madurez sexual*

La actividad reproductora de las especies estudiadas es estacional (excepto en *A. deppii*, cuya actividad puede ser continua). Inicia durante la estación seca, con pico reproductor durante la época húmeda (excepto en *A. rodeckii*), disminuye y cesa por completo al inicio de la estación de nortes. Existe marcada asincronía ovárica intrapoblacional en las diferentes especies (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003b). La fenología reproductora en *A. angusticeps*, *A. maslini* y *A. cozumela* promueve un extenso período de eclosiones (de cuatro meses o más junio/julio-octubre/noviembre). En

*A. deppii*<sub>g</sub> si bien la mayor parte de las eclosiones se presentan en el mismo período, es probable que se extiendan durante gran parte del año.

La edad a la madurez sexual es variable en el género *Aspidoscelis*, de 3-4 meses en *A. deppii*<sub>g</sub> (Fitch, 1973) a 36 meses en *A. tigris*<sub>g</sub> (Taylor *et al.*, 1992) y *A. sexlineata*<sub>g</sub> (Bellis, 1964). La Península de Yucatán, un ambiente tropical estacional, crea un escenario donde la tasa de crecimiento y la edad a la madurez sexual de los individuos de *Aspidoscelis* varía de acuerdo a su temporada de eclosión.

Prácticamente todos los individuos, independientemente de su sexo o especie, alcanzan la madurez sexual dentro de su primer año de vida (3-4 meses a 7-9 meses o más). Se reproducen en la estación reproductora posterior a su eclosión, de acuerdo a las siguientes tallas: 55 mm de LHC en las hembras de *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. maslini*<sub>p</sub>, 54-59 mm en *A. cozumela*<sub>p</sub> y 70 mm en en las hembras de *A. angusticeps*<sub>g</sub>; 58 mm en los machos de *A. deppii*<sub>g</sub> y 72 mm en los de *A. angusticeps*<sub>g</sub>.

El crecimiento corporal de los individuos es similar antes de alcanzar la madurez sexual y disminuye en los adultos a medida que son más grandes. La temporada de eclosión de los individuos promueve dos tipos de "estrategias":

- (1) Eclosión temprana (mediados de la estación de lluvias: junio-julio) y maduración temprana (3-4 meses, incluso antes), disminución o cese de actividad durante la estación de nortes y reproducción temprana (*i. e.*, al inicio de la estación reproductora), y
- (2) Eclosión tardía (finales de la estación de lluvias: posiblemente agosto-septiembre en adelante), actividad durante la estación de nortes, maduración tardía (7-9 meses, incluso más) y reproducción tardía (*i. e.*, ya iniciada la estación reproductora).

¿Qué ventajas tienen las crías en eclosionar y madurar temprana y más rápidamente si su primera reproducción, y tal vez la única, debe esperar ya que se lleva a

cabo en la misma temporada que aquéllas crías que eclosionan tardíamente? Las hembras que eclosionan tempranamente podrían dejar más nidadas (Paulissen, 2000) y/o crías de mejor calidad (Olsson y Shine, 1997).

Al inicio de la estación reproductora las hembras que eclosionaron tempranamente tienen la talla adulta, por lo que será menor la energía canalizada hacia su crecimiento y tendrán mayor tiempo y energía para la reproducción (Andrews, 1982). Algo similar sucede en especies de *Aspidoscelis* incluyendo *A. laredoensis*<sub>p</sub> (Paulissen, 2000) y *A. sexlineata*<sub>g</sub> (Hardy, 1962). Eclosionar tempranamente podría ser ventajoso en las especies gonocóricas, pero los individuos partenogenéticos ¿Podrían obtener algún provecho si sus conespecíficos son genéticamente iguales?.

Debido a que las especies son básicamente anuales, se esperaría una disminución de adultos cuando la temporada de eclosiones inicia (junio-julio), producto de la muerte de aquellos individuos que eclosionaron en esta misma temporada un año antes. Lo anterior resultó particularmente cierto en *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>, ya que su proporción de adultos disminuyó considerablemente en julio. En *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub> este comportamiento se presenta con un ligero desfase. La baja sobrevivencia que presentan las especies de *Aspidoscelis* en las costas de la Península de Yucatán, impide que sus individuos puedan sacar provecho de eclosionar tempranamente, permanecer y reproducirse durante toda la temporada reproductora.

Los individuos que eclosionan tempranamente maduran rápidamente, pero cuando alcanzan la talla reproductora la estación reproductora ha finalizado, por lo que deben esperar la siguiente temporada y prepararse para disminuir o cesar su actividad durante la época de nortes. Es evidente que son los individuos que crecen más rápido dentro de la población, producto posiblemente de condiciones ambientales más adecuadas (*i. e.*, mayor temperatura, mayor número de días soleados, mayor tiempo de actividad y/o más alimento, etc.; Adolph y Porter, 1993, 1996; Andrews, 1982). Crecer más rápidamente

puede afectar de manera negativa su sobrevivencia (Adolph y Porter, 1993; Olsson y Shine, 2002; Wagner y Andrews, 2002), por incrementar su tiempo de actividad y posibilidad de depredación (Adolph y Porter, 1993; Wagner y Andrews, 2002) ó por comprometer diversas asignaciones energéticas (Olsson y Shine, 2002).

Durante la época de nortes, la tasa de crecimiento de los jóvenes y adultos de todas las especies se reduce significativamente. Las crías que eclosionan tardíamente, enfrentan un mayor número de días nublados que representan menor cantidad de oportunidades para termorregular y por ende menor actividad. En un ambiente tropical estacional la temporada de secas (debido a su extensión) actúa como inhibidor del crecimiento corporal de lagartijas (Lemos-Espinal *et al.*, 2003), vía la reducción en la disponibilidad de artrópodos (Vogel, 1984), la cual parece ser afectada por la cantidad de precipitación (Guyer, 1988a, b).

En los sitios de estudio, la temporada de secas es muy reducida (Yáñez-Arancibia y Day, 1988). Aun cuando durante la temporada de nortes existe gran cantidad de precipitación (Gómez-Ramírez y Reséndiz-Espinosa, 2002), el alimento disminuye (Benabib, 1994). Actualmente no existen datos acerca de la disponibilidad de alimento en cada uno de los sitios de estudio. Sin embargo, debido a que las especies de *Aspidoscelis* son heliotérmicas y de amplio forrajeo (Pianka y Vitt, 2003; Vitt y Breitenbach, 1993), el crecimiento corporal de los individuos, de octubre a marzo, puede ser negativamente más afectado por los nortes que por el alimento. Lo anterior, debido a el tiempo disponible para el forrajeo (Benabib, 1994).

Las consecuencias de la asincronía ovárica en la adecuación son más significativas en ambientes templados, donde el invierno limita el tiempo disponible para la incubación y crecimiento (Olsson y Shine, 1997). En general, los individuos de las especies norteadas de *Aspidoscelis* deben enfrentar y prepararse para el período de hibernación, cuya extensión aumenta con la latitud (Etheridge y Wit, 1993) y es más

prolongado en los individuos adultos (Routman y Hulse, 1984). Estos ambientes imponen fuertes restricciones a los individuos que se reproducen tardíamente, así como a su descendencia. Por ejemplo, los individuos que se reproducen y eclosionan tardíamente, tienen menos tiempo para acumular reservas para la hibernación y deben hacerlo durante días más fríos, afectando negativamente sus reacciones de escape y crecimiento; lo mismo sucede con el ambiente térmico disponible que puede poner en riesgo las nidadas depositadas tardíamente (Hardy, 1962).

Los resultados de este estudio y otros estudios (Hernández-Gallegos, 1998; Manríquez-Morán, 1998) indican que los individuos adultos de *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán, disminuyen o cesan su actividad durante la época de nortes. La disminución de actividad de los individuos adultos parece más evidente en *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. angusticeps<sub>g</sub>* y menos marcado en *A. cozumela<sub>p</sub>* y *A. deppii<sub>g</sub>* (específicamente en *A. deppii<sub>g</sub>* la actividad y reproducción de los individuos adultos podría ser más prolongada). Este comportamiento puede estar regionalizado en la Península de Yucatán, con un período más extenso de actividad y reproducción hacia regiones más sureñas (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003b).

Algo muy similar sucede en *A. guttata* en la costa de Veracruz (18° N), en donde “los temporales” durante los meses invernales (noviembre a febrero), promueven el cese de actividad de los individuos adultos, pero no de los jóvenes (Hernández-Martínez, 1991). La información disponible indica que los individuos de *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán que eclosionan tardíamente, a diferencia de individuos de especies norteñas de *Aspidoscelis* (Hardy, 1962), están activos durante la temporada menos favorable (*i. e.*, estación de nortes) y, aunque más lentamente, tienen oportunidad de crecer.

La dinámica de actividad-inactividad y reproducción de los individuos de *Aspidoscelis* se relaciona con la estacionalidad en el número de nortes que existe en la Península de Yucatán (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003b). Los nortes generalmente

permanecen de dos a tres días (en ocasiones más) y provocan precipitaciones ligeras y descenso en la temperatura (Gómez-Ramírez y Reséndiz-Espinosa, 2002; Yáñez-Arancibia y Day, 1988), lo que disminuye las oportunidades para termorregular y realizar las diferentes actividades *i. e.*, alimentación, crecimiento, reproducción, defensa, etc. Los nortes podrían afectar más a los individuos y/o especies más grandes (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003b) y especialmente a aquéllas de amplio forrajeo, como *Aspidoscelis*, cuyo costo energético es más elevado que las especies de forrajeo pasivo (Etheridge y Wit, 1993).

*Patrones filogenéticos de características de historia de vida en el género*

*Aspidoscelis: la influencia de la partenogénesis*

El perfil genético de las formas partenogenéticas (influenciado por su modo de origen; Avise *et al.*, 1992; Dawley, 1989; Simon *et al.*, 2003) y diversos ejemplos en vertebrados (Vrijenhoek, 1998), sugieren la presencia de diferencias fenotípicas entre especies clonales y sus ancestros. Utilizando métodos filogenéticos y multivariados, los resultados indican que las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela* de la Península de Yucatán, no presentaron diferencias significativas con sus especies parentales, *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub> en la LHC (a la madurez sexual y máxima), fecundidad (tamaño mínimo de nidada, promedio y máximo), edad a la madurez sexual y sobrevivencia anual. Estos resultados son consistentes cuando se compararon los diferentes atributos fenotípicos descritos anteriormente dentro del género *Aspidoscelis*, *i. e.*, incluyendo los grupos partenogenéticos *cozumela*, *tesselata* y *sexlineata* y sus especies parentales.

Cullum (1997) utilizando métodos filogenéticos registró que, si bien existe una tendencia a un desempeño fisiológico menor en las especies partenogenéticas de



*Aspidoscelis*, no existen diferencias en el 80% de los atributos fisiológicos comparados. Aunque sin un contexto filogenético, Gaiger (1998) no encontró diferencias en atributos de historia de vida y atributos poblacionales entre especies partenogenéticas y gonocóricas de ostrácodos (Crustacea).

El origen por hibridación de las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* proporciona individualmente altos niveles de heterocigocidad (Avisé *et al.*, 1992; Dessauer y Cole, 1989), que pueden traducirse en heterosis o "vigor híbrido" y repercutir en una mayor adecuación (tasa de crecimiento, fecundidad y desempeño fisiológico, etc; Cullum, 1997). Sin embargo, diversos estudios realizados en especies partenogenéticas y sus ancestros donde se compara la conducta (Paulissen 1995; Price, 1992), reproducción (Congdon *et al.*, 1978; Schall, 1978; Vitt y Breitenbach, 1993), fisiología (Cullum, 1997) y ecología (Arakelyan y Danielyan, 2000; Paulissen, 2000; Smith, 1974), indican que no siempre es el caso.

En ocasiones, las especies partenogenéticas se parecen más fenotípicamente a uno de sus ancestros que a otro (Schall, 1978), lo que implica heredabilidad y ésta es baja en atributos de historia de vida (Stearns, 1992). Se ha sugerido que, en caso de existir, pueden haber diferencias en la edad a la madurez sexual y tasa de crecimiento (Schall, 1981). En caso de que la fisiología se encuentre afectada de manera negativa, probablemente su sobrevivencia y fecundidad también (Cullum, 1997).

Los estudios individuales con *A. exsanguis*<sub>p</sub> (Smith, 1974), *A. laredoensis*<sub>p</sub> (Paulissen, 2000), incluso los datos generados en este estudio podrían apoyar la idea que las especies partenogenéticas pueden parecerse más a uno de sus ancestros (Schall 1978, 1981). Por ejemplo, la edad a la madurez sexual en *A. deppii*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> es muy similar, la cual difiere de la edad a la madurez de *A. angusticeps*<sub>g</sub>. Sin embargo, referente a la sobrevivencia *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> son muy parecidas y *A. maslini*<sub>p</sub> es más parecida a *A. angusticeps*<sub>g</sub>.

Sólo al explorar diferentes atributos de historia de vida y mayor cantidad de especies, utilizando sus relaciones de parentesco, se pueden obtener resultados más confiables. Por lo anterior, una similitud de atributos fenotípicos entre modos reproductores y la nula superioridad fenotípica de las especies partenogénicas de *Aspidoscelis*, son tendencias generales que se pueden apoyar con estos análisis exploratorios.

Sin embargo, es necesario señalar algunas tendencias generales (ninguna de ellas estadísticamente significativa) que son controversiales en torno a la superioridad fenotípica de las especies partenogénicas (Cullum, 1997; Simon *et al.*, 2003; Vrijenhoek, 1989, 1998):

(1) Su talla a la madurez sexual tiende a ser más pequeña (en cuatro de seis comparaciones y en el promedio) y la edad a la madurez sexual tiende a ser más temprana (aunque esta tendencia fue consistente sólo en dos de cinco comparaciones). Ambas tendencias podrían apoyar la conexión entre elevados niveles de heterocigocidad y superioridad fenotípica (*i. e.*, por una tasa de crecimiento más elevada; Vrijenhoek, 1998). Sin embargo, únicamente son tendencias que pueden resultar débiles para apoyar las ideas en torno a una superioridad fenotípica de las especies partenogénicas.

(2) Aunque la tendencia general es que las especies partenogénicas lleguen a tallas más grandes, su tamaño promedio de nidada tiende a ser menor (tendencia muy consistente en cinco de seis comparaciones y en el promedio; con el segundo valor de  $P$  más bajo 0.19), así como su tamaño máximo de nidada (tendencia consistente en tres de seis comparaciones y en el promedio). La tendencia a disminuir la fecundidad en las especies partenogénicas, se contrapone con su superioridad fenotípica. Como éste, otros estudios con organismos clonales (incluyendo plantas y animales) no han encontrado una conexión entre fecundidad y heterosis (ejemplos citados en Cullum, 1997).



(3) La tendencia a disminuir la fecundidad podría compensarse con producir en cada nidada un tamaño mínimo más elevado (tendencia muy consistente en cinco de seis comparaciones y en el promedio; con el valor de P más bajo 0.13). La reducción en la fecundidad es una característica que puede esperarse en especies que tienen un desempeño fisiológico inferior, como es el caso de algunas *Aspidoscelis* partenogenéticas (Cullum, 1997) y podría compensarse con su doble potencial reproductor (Cole, 1984).

Posiblemente un origen reciente de las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis*, sea un motivo de la escasa diferenciación en características de historia de vida respecto a sus ancestros. Schluter (2000) sugiere que las características en linajes jóvenes muy probablemente se encuentran experimentando presiones de selección muy similares a aquéllas que inicialmente favorecieron su aparición. La evidencia mitocondrial sugiere que las lagartijas partenogenéticas de los géneros *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus* (Moritz *et al.*, 1989), *Heteronotia* (Moritz, 1991), *Lacerta* (Moritz *et al.*, 1992b) y *Lepidodactylus* (Moritz *et al.*, 1993; Radtkey *et al.*, 1995), surgieron recientemente, incluso aquéllas que presentan amplia distribución geográfica y diversidad genética. Por ejemplo, con base en la evidencia biogeográfica, se ha sugerido que especies del género *Lacerta* y *Lepidodactylus* surgieron hace 4000 a 10000 años (Uzzell y Darevsky, 1975; Radtkey *et al.*, 1995). El ADN mitocondrial sugiere una edad similar para especies del género *Aspidoscelis* (Moritz *et al.*, 1989).

Una idea alterna no excluyente sugiere que un efecto histórico reflejo de permanecer exitosamente por períodos largos en hábitats abiertos, provoca amplia similitud en características morfológicas y ecológicas en *Aspidoscelis* (Colli *et al.*, 2003; Pianka y Vitt, 2003; Vitt *et al.*, 2003). De acuerdo a Schluter (2000), la diferenciación fenotípica entre poblaciones y especies puede ser causada por diferencias en los ambientes que habitan y los recursos que consumen.

Finalmente, resulta necesario apuntar que a nivel de género y considerando los diferentes grupos taxonómicos reconocidos para el género *Aspidoscelis* (Reeder *et al.*, 2002), se encontraron diferencias únicamente en el tamaño de nidada promedio. Las especies del grupo *sexlineata* (*i. e.*, el grupo más derivado; que incluyó a las especies partenogenéticas y gonocóricas que presentaron diferencias entre sí) presentaron el mayor tamaño de nidada, el grupo *tigris* presentó el menor tamaño de nidada (lo cual no coloca a *A. tigris*<sub>g</sub> como el “promedio” para *Aspidoscelis*, al menos en su tamaño de nidada promedio, como sugieren Vitt y Breitenbach, 1993). Las especies diploides del grupo *A. tessellata* provenientes de la hibridación de especies de los grupos *tigris* y *sexlineata* (Reeder *et al.*, 2002), presentaron un tamaño de nidada intermedio entre sus grupos de origen. El grupo *cozumela* no presentó diferencias significativas con sus grupos de origen, *sexlineata* y *deppii*.

*Especies partenogenéticas en la teoría y en la práctica: ¿A. maslini<sub>p</sub> y A. cozumela<sub>p</sub> tienen un papel ecológico diferente?*

En lagartijas partenogenéticas el principal vehículo evolutivo de origen y diversificación es la hibridación (Avice *et al.*, 1992; Taylor *et al.*, 2001). Sin embargo, la mutación puede también diversificar un linaje partenogenético (Abuhteba *et al.*, 2001; Simon *et al.*, 2003) al grado de promover una especie nueva (Darevsky, 1992).

Aparentemente, cambios citogenéticos y morfológicos en un individuo de *A. maslini<sub>p</sub>* promovieron el origen de *A. cozumela<sub>p</sub>* (Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Taylor y Cooley, 1995a, 1995b). Si *A. cozumela<sub>p</sub>* representa un linaje diferente de *A. maslini<sub>p</sub>* o simplemente constituye un “mutante” es controversial. La controversia taxonómica que existe en torno de ambos taxa (Fritts, 1969; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998; Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Moritz *et al.*,

1992a), parece inherente a las especies partenogenéticas (Cole, 1985; Echelle, 1990; Frost y Wright, 1988).

De las tres especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela*, *A. maslini*<sub>p</sub> presenta la mayor diversidad morfológica (Fritts, 1969; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998; Taylor y Cooley, 1995a), cariológica (Fritts, 1969; Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002) y genética (Manríquez-Morán, 2002). Dicha variabilidad ha resultado de un origen más antiguo (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003a; Manríquez-Morán, 2002), que ha promovido mayor expansión geográfica (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2003a).

Resulta importante analizar la diversidad de *A. maslini*<sub>p</sub> y contextualizar dentro de ésta a *A. cozumela*<sub>p</sub> para proponer los posibles escenarios taxonómicos. Además, la ecología de ambos es de vital importancia, ya que para el reconocimiento de especies es necesaria una divergencia ecológica (Templeton, 1989) que refleje un papel diferente dentro del ambiente.

(1) Diversidad morfológica: Existen al menos tres grupos (posiblemente cuatro) morfológicamente distinguibles de *A. maslini*<sub>p</sub> en la Península de Yucatán, que en conjunto se solapan morfológicamente con *A. cozumela*<sub>p</sub> (Taylor y Cooley, 1995a). De la comparación morfológica resulta que individuos de *A. maslini*<sub>p</sub> son clasificados como individuos de *A. cozumela*<sub>p</sub> y viceversa.

Llama la atención que un individuo de *A. maslini*<sub>p</sub> de Punta Nizuc (población presumiblemente desaparecida debido al desarrollo turístico), es morfológicamente similar a los individuos de *A. cozumela*<sub>p</sub>. La localidad de Punta Nizuc, se encuentra localizada cercanamente ( $\cong$  20 kilómetros) a la población de *A. maslini*<sub>p</sub> de Puerto Morelos, población cuyo haplotipo es el mismo que *A. cozumela*<sub>p</sub> (Manríquez-Morán, 2002).

Cabe la posibilidad de que los individuos de *A. maslini*<sub>p</sub> de Puerto Morelos y los individuos de *A. cozumela*<sub>p</sub> expresen su perfil genético y se traduzca en una morfología

similar de ambas poblaciones. Este hecho no parece improbable y repercutiría fuertemente en el tratamiento taxonómico de ambos taxa, ya que uno de los criterios para separar a *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> es precisamente su diferencia morfológica (Taylor y Cooley, 1995a).

Sin evidencia experimental alguna, es necesario suponer un escenario alterno. Este escenario debe contemplar que las diferencias morfológicas entre *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> son producto (i) de diferencias ambientales durante el desarrollo embrionario (Fox *et al.*, 1961; Lourdais *et al.*, 2004) ó (ii) reflejan una fluctuación temporal y/o espacial, como se ha visto en *Cnemidophorus* partenogenéticas (Vanzolini, 2001); ambas situaciones tendrán que tomarse en cuenta para estudios de especiación del grupo (Vanzolini, 2001).

(2) Diversidad cariológica: un trabajo pionero en el grupo *cozumela* registro dos citotipos en *A. maslini*<sub>p</sub> (Fritts, 1969). Un citotipo híbrido entre *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. deppii*<sub>g</sub> representado en una hembra de Campeche y un citotipo híbrido modificado representado en 11 hembras de diferentes localidades de la Península de Yucatán.

Manríquez-Morán *et al.* (2000) registraron únicamente el citotipo híbrido entre *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. deppii*<sub>g</sub> en 15 hembras de una localidad de Campeche y dos localidades de Quintana Roo. Recientemente Manríquez-Morán (2002) extendió el análisis cariológico y encontró únicamente el citotipo híbrido en 60 hembras de seis localidades (cuatro de Quintana Roo y dos Campeche).

En los análisis cariológicos de Manríquez-Morán *et al.* no existe evidencia alguna de la presencia del citotipo híbrido modificado registrado frecuentemente por Fritts (1969). Estos resultados sugieren (i) baja frecuencia de individuos con el citotipo híbrido modificado en las localidades muestreadas, (ii) inestabilidad cromosómica y extinción de estas hembras y/ó (iii) que las localidades muestreadas fueron diferentes.

Un hallazgo interesante del estudio de Manríquez-Morán (2002), fue la presencia de alargamientos cromosómicos en hembras de *A. maslini<sub>p</sub>* de Cayo Norte, única localidad insular representada. La evidencia disponible indica que las modificaciones cromosómicas en el cariotipo de *A. maslini<sub>p</sub>* son frecuentes. Este hecho está bien representado en *A. cozumela<sub>p</sub>*, cuyo citotipo surgió como consecuencia de tres fisiones centroméricas en una hembra de *A. maslini<sub>p</sub>* (Manríquez-Morán *et al.*, 2000). Lo anterior, apunta a que el citotipo híbrido de *A. maslini<sub>p</sub>* es muy lábil y susceptible de modificaciones cromosómicas (presentes regularmente en hábitats insulares), lo que pone en duda la fortaleza de este criterio para separar taxonómicamente a *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>*.

(3) Diversidad genética: usando enzimas de restricción Moritz *et al.* (1992) encontraron pocas diferencias genéticas entre *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>* y escasa evidencia para apoyar un origen independiente para ambas especies. Evaluando la monofilia de *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>* Hernández-Gallegos *et al.* (1998) encontraron homogeneidad genética y un origen único de la partenogénesis para tres poblaciones continentales de *A. maslini<sub>p</sub>* de la Península de Yucatán y *A. cozumela<sub>p</sub>* de Isla Cozumel. De acuerdo a dos genes mitocondriales existen cinco haplotipos que corresponden a cinco poblaciones diferentes de *A. maslini<sub>p</sub>* en la Península de Yucatán, cuya divergencia genética oscila entre 0.09-0.45% (Manríquez-Morán, 2002).

Sorprendentemente, el análisis molecular detectó mayor distancia genética entre poblaciones de *A. maslini<sub>p</sub>* ( $\bar{X}=0.25\% \pm 0.14$ , intervalo 0.09-0.45) que entre poblaciones de *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>* ( $\bar{X}=0.20\% \pm 0.17$ , intervalo 0.0–0.45); de hecho una población de *A. maslini<sub>p</sub>* (Puerto Morelos) es genéticamente indistinguible de *A. cozumela<sub>p</sub>* (*i. e.*, ambas poblaciones presentan el mismo haplotipo).

(4) Ecología: definir la ecología de *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>* puede ser de gran valor en su tratamiento taxonómico ya que, al menos para fines de conservación, es necesaria divergencia molecular y ecológica para el reconocimiento de especies (Crandall

*et al.*, 2000; Templeton 1989). A nivel genético existe escasa o nula divergencia entre las especies (Manríquez-Morán, 2002; Moritz *et al.*, 1992a).

La información reproductora y ecológica disponible sugiere que ambas taxa son muy similares en su LHC (promedio, a la madurez sexual y máximo), tamaño de nidada (mínimo, promedio y máximo), edad a la madurez sexual y sobrevivencia anual. El análisis de cluster ubica a *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> como las especies más similares entre 14 especies de *Aspidoscelis* (siete partenogenéticas y siete gonocóricas). En los análisis filogenéticos, la tendencia del cambio respecto a sus especies ancestrales indica similitud en cinco de los siete atributos analizados. Ambas especies además comparten pequeños ámbitos hogareños y horarios de actividad unimodales (Hernández-Gallegos, datos no publicados).

En conjunto, la información sugiere escasa o nula divergencia en el papel ecológico que tienen los individuos de ambas especies en las playas. Existen diferencias sutiles que probablemente reflejan alguna norma de reacción ambiental, más que una divergencia ecológica. Sin embargo, también es necesario considerar que el parecido entre ambas taxa es producto de una similitud ambiental (Leal *et al.*, 2002).

En resumen, la evidencia morfológica, cariológica, genética y ecológica disponible actualmente no garantiza el reconocimiento de dos taxa, ya que es altamente controversial. Paradójicamente, los mismos argumentos utilizados para separar ambos taxa pueden usarse para distinguir más de una especie en *A. maslini*<sub>p</sub>.

Resulta necesario reevaluar la morfología y la cariólogía como criterios taxonómicos, considerando la posibilidad de que ambos atributos sean susceptibles de influencia ambiental (*i. e.*, la variación cariológica que experimenta *A. maslini*<sub>p</sub>, incluso su variación morfológica). Una excelente herramienta para valorar la validez de la morfología, sería analizar la población de *A. maslini*<sub>p</sub> de Puerto Morelos (incluyendo poblaciones cercanas) en relación con la de *A. cozumela*<sub>p</sub>.



Reunir nueva evidencia y entender la evidencia actual desde una perspectiva ecológico-evolutiva, permitirá concebir la existencia de más de un escenario taxonómico para *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. cozumela<sub>p</sub>*, en donde se pueda admitir la posibilidad de que ambos taxa:

(1) representan parte de una variabilidad natural (la cual no garantiza el reconocimiento de dos especies) ó (2) se encuentran claramente sujetos a procesos de estructuración y/o especiación.

Para el segundo escenario obviamente es necesario concebir la existencia de más de una especie, incluso dentro de *A. maslini<sub>p</sub>*. Es necesario contemplar que algunas poblaciones de *A. maslini<sub>p</sub>* pueden ser más parecidas a *A. cozumela<sub>p</sub>*, que a otras poblaciones de *A. maslini<sub>p</sub>*. En cualquier caso, la taxonomía y distribución de las dos especies partenogenéticas no está totalmente resuelta.

## CAPÍTULO 2

Actividad reproductora estacional de las hembras del género *Aspidoscelis* (Reptilia: Teiidae), en la Península de Yucatán, México

Hernández-Gallegos, O., C. Ballesteros-Barrera, M. Villagrán-Santa Cruz, D. Alonzo-Parra y F. R. Méndez-de la Cruz. 2003. Actividad reproductora estacional de las hembras del género *Aspidoscelis* (Reptilia: Teiidae), en la Península de Yucatán, México. *Biogeographica* 79: 1-17.



## INTRODUCCIÓN

El ciclo reproductor es un componente importante de la historia de vida de las especies, su estudio en numerosas lagartijas ha revelado variabilidad intra e interespecífica (Fitch, 1970). En la mayoría de las especies se ha registrado una alternancia entre períodos de actividad e inactividad reproductora, cuya ubicación en el año, duración e intensidad son promovidos por el tipo de ambiente, variaciones en temperatura, precipitación y/o fotoperíodo (Saint-Girons, 1984). Sin embargo, estos factores no siempre ayudan a explicar la fenología reproductora de una especie (Hernández-Gallegos *et al.*, 2002b), ya que en ocasiones dicha fenología representa un “evolutionary baggage” (Censky y McCoy, 1988) o es resultado de la filogenia (Vitt y Breitenbach, 1993).

El trabajo de Vitt y Breitenbach (1993) registró que el género *Cnemidophorus* contaba con especies de actividad reproductora estacional, confinadas a ambientes templados y tropicales; y/o continua, distribuidas exclusivamente en ambientes tropicales, e hizo patente la necesidad de estudiar formas tropicales. Debido a los recientes cambios nomenclaturales, el género *Aspidoscelis* quedó integrado únicamente con especies de los grupos *deppii*, *sexlineatus* y *tigris* (Reeder *et al.*, 2002), cuya fenología reproductora difiere, particularmente en las especies tropicales, de la que se reconocía para *Cnemidophorus* (Vitt y Breitenbach, 1993).

Las especies templadas del género *Aspidoscelis* presentan una actividad reproductora durante 5 meses o menos (Vitt y Breitenbach, 1993), en las estaciones de primavera-verano. En las especies tropicales dicha actividad es más prolongada y puede durar de 6-8 meses iniciando a finales de la época seca (Ramírez-Bautista y Pardo-de la Rosa, 2002) o principios de la época húmeda (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000), con la

producción de huevos principalmente durante la época húmeda. También puede ser continua con marcada variabilidad en la intensidad de producción de huevos durante el año (Fitch, 1973).

En México existen nueve especies de lagartijas partenogenéticas (Darevsky *et al.*, 1985), tres de ellas se encuentran en la Península de Yucatán, *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>, *A. rodecki*<sub>p</sub> y *A. maslini*<sub>p</sub>, quienes se conocen colectivamente como el complejo *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>. La investigación realizada con este complejo y sus especies progenitoras ha tratado básicamente su origen y taxonomía. La evidencia actual indica que *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub> surgieron de hibridaciones independientes entre un macho de *A. deppii*<sub>g</sub> y una hembra de *A. angusticeps*<sub>g</sub> (Fritts, 1969; Moritz *et al.*, 1992a; Taylor y Cooley, 1995a, 1995b; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2003a). Por otra parte, *A. cozumela*<sub>p</sub> surgió como consecuencia de cambios citogenéticos en un individuo de *A. maslini*<sub>p</sub> (Manríquez-Morán *et al.*, 2000).

No obstante el amplio conocimiento en torno a su origen, la historia natural del grupo, particularmente en sus aspectos reproductores, era relativamente escasa o nula (Lee, 1996). Este estudio incorpora la información de *A. rodecki*<sub>p</sub> (Hernández-Gallegos, 1998) y compara la biología reproductora de *A. cozumela*<sub>p</sub> con la biología obtenida en una población cercana (Manríquez-Morán *et al.*, 1997). Los análisis reproductores con estas especies se basaron en comparaciones de primavera-verano y otoño-invierno, sin embargo, en la Península de Yucatán existen tres estaciones bien marcadas (Lee, 1996), que podrían explicar mejor la biología de las especies. En los trabajos se hace referencia a los "nortes" (vientos fríos de latitudes boreales) como factor limitante de la reproducción, aquí extendemos dicha idea y realizamos un análisis para ver la influencia de éste y otros parámetros climatológicos (*i. e.*, temperatura y precipitación) en la ubicación en el año,

duración e intensidad de la actividad reproductora de las especies de *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Localización de las áreas de estudio*

Las zonas de estudio de las especies gonocóricas (*A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub>) y de la especie partenogenética *A. maslini*<sub>p</sub> se encuentran en la costa oeste de la Península de Yucatán y las áreas de las especies partenogenéticas *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub> están en la costa este (Fig. 1; Cuadro I).

### *Hábitat y vegetación*

Los hábitats de las poblaciones bajo estudio son playas arenosas con vegetación halófila. Este tipo de vegetación está compuesta principalmente de plantas de forma de vida erecta o postrada, arbustivas (*Suriana maritima*, *Tournefortia gnaphalodes* y *Coccoloba uvifera*) y herbáceas (*Ipomoea pes-caprae* e *Ipomoea alba*), que se desarrollan bajo altos niveles de insolación, salinidad y fuertes vientos (Miranda, 1964; Téllez-Valdez *et al.*, 1989).

### *Clima*

Con base en los datos climatológicos de las zonas de estudio (Fig. 2; Cuadro I) y de acuerdo a trabajos previos (Yáñez-Arancibia y Day, 1988; Lee, 1996), pueden identificarse tres estaciones en la Península de Yucatán: secas (finales de marzo-abril), lluvias (mayo-septiembre) y nortes (octubre-principios de marzo). La extensión de cada estación varía ligeramente según el autor. Es común que de agosto a octubre, se presenten ciclones tropicales de gran magnitud que modifican los ecosistemas y el entorno costero (Gómez-Ramírez, 1998).

#### *Muestreos, captura de individuos y toma de datos*

Un total de 52 muestreos se realizaron entre marzo 1995 y julio 2002. Quince se efectuaron en las poblaciones de *A. rodecki*<sub>p</sub>, siete en *A. deppii*<sub>g</sub>, nueve en *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. maslini*<sub>p</sub> y doce en *A. cozumela*<sub>p</sub>. Los muestreos cubrieron las tres estaciones: secas, lluvias e inicio de la estación de nortes (Cuadro II).

Los individuos de las cinco especies se capturaron con una trampa de malla de alambre. Debido a la realización de un estudio demográfico, excepto en *A. rodecki*<sub>p</sub>, las lagartijas se marcaron permanentemente por ectomización de falanges (Tinkle, 1967) y fueron liberadas en el sitio de captura. En los individuos de las cinco especies se registraron los siguientes datos: fecha, longitud hocico-cloaca (LHC) al milímetro más cercano, condición reproductora y sexo (en las especies parentales).

#### *Evaluación de la actividad reproductora*

En el caso de la lagartija partenogenética *A. rodecki*<sub>p</sub>, la condición reproductora se evaluó en ejemplares que fueron sacrificados o por palpación abdominal en individuos

que se utilizaron para experimentos de histocompatibilidad (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003a). Las hembras que fueron sacrificadas se clasificaron en cuatro estadios reproductores: previtelogénesis, vitelogénesis (con folículos vitelogénicos), gestación (con huevos oviductales) y oviposición reciente (oviductos hipertrofiados y/o cuerpos lúteos presentes). La condición reproductora de las especies partenogenéticas, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>, y de las especies gonocóricas, *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub>, se evaluó por palpación abdominal. Se identificaron los mismos cuatro estadios: previtelogénesis, vitelogénesis o gestación (con folículos vitelogénicos grandes o huevos oviductales que se detectaron en el abdomen) y oviposición reciente (sin folículos vitelogénicos o huevos y con pliegues en la piel de la región lateral). Las hembras se caracterizaron como adultas cuando presentaron folículos vitelogénicos ó huevos en oviducto.

#### *Análisis de datos*

La reproducción en cada especie se describe y analiza de acuerdo a las tres estaciones mencionadas con anterioridad. En cada estación se contó el número de hembras reproductoras (vitelogénicas y/o gestantes) y se compararon las diferentes estaciones con una prueba de  $X^2$ . Además, se efectuó un análisis de correlación entre factores climatológicos (temperatura, precipitación y nortes) y el porcentaje de hembras reproductoras por muestreo. En el caso de los nortes, la correlación en *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. maslini*<sub>p</sub> se realizó con los datos de Isla del Carmen (Yáñez-Arancibia y Day, 1988). En ausencia de datos para las demás especies la correlación de los nortes se realizó con los datos del Golfo de México (Gómez-Ramírez y Reséndiz-Espinosa, 2002). La talla reproductora media de las hembras adultas de *A. cozumela*<sub>p</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub>, *A. deppii*<sub>g</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub>, proviene de la primer captura, por lo cual la talla de aquéllas hembras que

fueron recapturadas no se considera en este análisis. La talla de las cinco especies se comparó utilizando un análisis de varianza y cuando se encontraron diferencias se aplicó una prueba de intervalos múltiples. Los análisis se realizaron en el paquete estadístico SAS (SAS Institute, Inc., versión 6.12, 1997) y se usó un nivel de significancia de 0.05, a menos que se indique lo contrario.

## RESULTADOS

El análisis de varianza indicó diferencias significativas entre las tallas de las hembras adultas ( $P < 0.0001$ ). Por cuanto a talla existen cuatro grupos, con el siguiente orden decreciente: *A. angusticeps*<sub>g</sub> (grupo a, la especie más grande), *A. rodecki*<sub>p</sub> (b), *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> (c) y *A. deppii*<sub>g</sub> (d), quién es similar a *A. cozumela*<sub>p</sub>. Los datos mostraron una actividad reproductora estacional (con posible excepción de *A. deppii*<sub>g</sub>), con asincronía gonadal entre hembras.

### *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>

La hembra más pequeña con cicatriz umbilical tenía 27 mm de LHC. La hembra más pequeña con folículos vitelogénicos o huevos oviductales presentó una talla de 53 mm, la cual parece ser precoz ya que generalmente la madurez sexual se presenta a los 55 mm. La LHC promedio de las hembras adultas fue de 60.6 mm ( $\pm 0.5$ ; intervalo 55-75;  $n = 66$ ).

De acuerdo a la prueba de  $X^2$  el número de hembras reproductoras difirió significativamente entre estaciones ( $P_s < 0.05$ ; Fig. 3). El mayor número de hembras reproductoras se encontró durante la época húmeda (73.5%) y seca (41.2%) y disminuyó

drásticamente hacia la época de nortes (marzo-abril 37.5%, n = 16; mayo 50%, n = 12; julio 76%, n = 13; agosto 100%, n = 9; octubre 7.1%, n = 28).

El porcentaje de hembras vitelogénicas y/o gestantes por muestreo estuvo correlacionado de manera positiva con la temperatura ( $r = 0.77$ ,  $P = 0.04$ ,  $n = 7$ ) y de forma negativa con el número de nortes ( $r = -0.76$ ,  $P = 0.04$ ,  $n = 7$ ). La precipitación no estuvo correlacionada con el porcentaje de hembras reproductoras ( $r = 0.36$ ,  $P = 0.42$ ,  $n = 7$ ).

#### *Aspidoscelis angusticeps*<sub>g</sub>

La talla de las crías al eclosionar fue de 33 mm. La hembra reproductora más pequeña tenía una LHC de 70 mm, el promedio de longitud de las hembras adultas fue de 75.4 mm ( $\pm 0.7$ ; intervalo 70-88;  $n = 35$ ).

El mayor número de hembras reproductoras se encontró durante secas (17.2%) y lluvias (27.7%) (Fig. 3), aumentó conforme avanzó el año y disminuyó hacia el final de la época de lluvias (marzo 0%,  $n = 2$ ; abril 38.6%,  $n = 17$ ; mayo 80%,  $n = 10$ ; julio-agosto 48.4%,  $n = 14$ ; septiembre y octubre 0%,  $n = 9$ ). En abril se registró una hembra con pliegues en la piel de la región lateral, evidencia de oviposición reciente. De acuerdo al análisis de  $X^2$  no existió diferencia significativa en el número de hembras reproductoras entre estaciones ( $P_s > 0.05$ ), aunque la ausencia de diferencia entre secas-lluvias y nortes pudo estar en relación al bajo número de hembras capturadas durante la época de nortes.

El porcentaje de hembras reproductoras estuvo correlacionado positivamente con la temperatura ( $r = 0.78$ ,  $P = 0.01$ ,  $n = 9$ ), aunque no con la precipitación ( $r = 0.16$ ,  $P = 0.67$ ,  $n = 9$ ) ni con el número de nortes ( $r = -0.54$ ,  $P = 0.14$ ,  $n = 9$ ).



*Aspidoscelis maslini*<sub>p</sub>

Las hembras más pequeñas con cicatriz umbilical presentaron 31 mm de LHC. La hembra vitelagénica o gestante más pequeña tenía una LHC de 55 mm. La LHC promedio de las hembras adultas fue de 62.4 mm ( $\pm 0.4$  intervalo 55-84; n = 149).

Hembras vitelagénicas y/o gestantes se registraron de marzo a agosto, incrementando significativamente hacia la época de lluvias (marzo 19.2%, n = 26; abril 43%, n = 69; junio 58.2%, n = 67; julio 27.8%, n = 18; agosto 46.7%, n = 30; octubre 0%, n = 23). El mayor número de hembras reproductoras se presentó en la época de lluvias (50.4%), seguida de la época de secas (36.4%), su número difirió significativamente entre ambas estaciones (Fig. 3), aunque de forma sutil ( $P = 0.04$ ). Entre secas-lluvias y nortes las diferencias fueron marcadas ( $P_s < 0.0001$ ). Nuestros datos indican que existió variación interanual, cuando comparamos meses de la misma estación de diferentes años. Julio 2000 presentó menor número de hembras reproductoras y abril 2001 mayor número (ver porcentaje promedio mensual). Cuando estos muestreos no se consideraron en la comparación general, la diferencia entre secas-lluvias y lluvias-nortes fue marcada ( $P_s < 0.0001$ ), mientras que entre secas-nortes fue menor ( $P < 0.05$ ).

El porcentaje de hembras reproductoras por muestreo estuvo correlacionado positivamente con la temperatura ( $r = 0.68$ ,  $P = 0.04$ , n = 9) y negativamente con el número de nortes ( $r = -0.72$ ,  $P = 0.03$ , n = 9). La correlación con la precipitación fue no significativa ( $r = 0.09$ ,  $P = 0.82$ , n = 9).

*Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub>



Las hembras más pequeñas con cicatriz umbilical presentaron 32 mm de LHC. Existió variación interanual en la talla a la madurez sexual, la cual osciló entre 54 y 59 mm. La talla promedio de los individuos adultos fue de 61.6 mm ( $\pm 0.5$ ; intervalo 54-81; n = 93).

El análisis de  $\chi^2$  reveló diferencias significativas en el número de hembras reproductoras entre la época húmeda y secas-nortes ( $P_s < 0.05$ ), pero no entre secas y nortes ( $P = 0.11$ ; Fig. 3). El número de hembras reproductoras se incrementó significativamente a medida que la estación de lluvias avanzó y disminuyó a inicios de la época de nortes (marzo 0%, n = 22; abril 18.2%, n = 22; mayo 27.3%, n = 47; julio 40.1%, n = 40; septiembre y octubre 0%, n = 47).

El incremento de hembras vitelogénicas y gestantes estuvo correlacionado de forma positiva con la temperatura ( $r = 0.73$ ,  $P = 0.01$ , n = 11) y de manera negativa con los nortes ( $r = -0.79$ ,  $P = 0.003$ , n = 11). La correlación con la precipitación fue no significativa ( $r = 0.27$ ,  $P = 0.42$ , n = 11).

#### *Aspidoscelis rodeckii*

La hembra más pequeña con folículos vitelogénicos o huevos oviductales midió 59 mm de LHC en Puerto Juárez (media  $63.8 \pm 0.4$ ; intervalo 59-70; n = 51) y 63 mm en Isla Contoy (media  $67.3 \pm 0.6$ ; intervalo 63-76; n = 30). Las hembras en el continente son significativamente más pequeñas ( $P < 0.0001$ ). La talla promedio de la especie fue  $65.1 \pm 0.4$  mm.

No existieron diferencias significativas en el número de hembras reproductoras cuando comparamos diferentes estaciones en la misma población o la misma estación de

diferentes poblaciones ( $P_s > 0.05$ ; Fig. 3). Considerando ambas poblaciones, el porcentaje promedio mensual de hembras reproductoras fue (tamaño de muestra en paréntesis): marzo 33% (3), abril 70% (10), mayo 26.5% (34), junio 76.7% (30), julio 62.5% (8), septiembre 36.4% (11). No existió evidencia de actividad reproductora durante marzo en la población de Puerto Juárez.

Utilizando el porcentaje de hembras reproductoras por muestreo de Puerto Juárez, se encontró una correlación positiva con la temperatura ( $r = 0.82$ ,  $P = 0.01$ ,  $n = 8$ ) y una correlación negativa con los nortes ( $r = -0.79$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 8$ ). La correlación con la precipitación fue no significativa ( $r = 0.5$ ,  $P = 0.2$ ,  $n = 8$ ).

## DISCUSIÓN

### *Actividad reproductora*

La actividad reproductora de las hembras en especies de *Aspidoscelis* (gonocóricas o partenogenéticas) de zonas templadas, es invariablemente estacional y restringida a un período relativamente corto durante la primavera y el verano. La duración del período reproductor puede ser de 5 meses o menos, como en *A. sonorae*<sub>g</sub> (35° N; Routman y Hulse, 1984), *A. hyperythra*<sub>g</sub> (32° N; Bostic, 1966) y *A. sexlineata*<sub>g</sub> (30° N; Clark, 1976). El período de actividad reproductora se va extendiendo hacia regiones tropicales. En *A. lineatissima*<sub>g</sub> (19° N; Ramírez-Bautista *et al.*, 2000) y *A. communis*<sub>g</sub> (19° N; Ramírez-Bautista y Pardo-de la Rosa, 2002) la actividad reproductora, si bien es estacional, es extendida (6-8 meses) con la producción de huevos principalmente durante la época húmeda. En *A. deppii*<sub>g</sub> la actividad reproductora puede ser relativamente continua con diferencias marcadas en la producción de huevos durante el año (10° N; Fitch, 1973). En

contraste en otras especies de teidos (*sensu* Reeder *et al.*, 2002), como *Cnemidophorus murinus* (12° N), la actividad reproductora de las hembras es continua sin evidencia de cambios en la intensidad reproductora (Dearing y Schall, 1994).

Con posible excepción de *A. deppii*<sub>g</sub>, las hembras partenogenéticas del complejo *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. angusticeps*<sub>g</sub> presentan una actividad reproductora estacional semejante en extensión a especies de latitudes similares como *A. lineatissima* y *A. communis* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000; Ramírez-Bautista y Pardo-de la Rosa, 2002). Hembras vitelogénicas y/o gestantes fueron registradas de marzo-abril a octubre en *A. deppii*<sub>g</sub> (18° N); de abril a agosto en *A. angusticeps*<sub>g</sub> (20° N); de marzo a agosto en *A. maslini*<sub>p</sub> (18° N); de abril a julio en *A. cozumela*<sub>p</sub> (20° N), aunque 2 hembras en marzo y 11 en septiembre mostraron pliegues en la piel de la región lateral (evidencia de oviposición reciente) y de marzo-abril a septiembre en *A. rodecki*<sub>p</sub> (21° N). La actividad reproductora se inició durante la época seca, la mayor proporción de hembras reproductoras se encontró durante la época de lluvias (excepto en *A. rodecki*<sub>p</sub>). Las hembras vitelogénicas y/o gestantes disminuyeron significativamente hacia inicio de la época de nortes (octubre). En *A. angusticeps*<sub>g</sub> el tamaño de muestra durante octubre parece afectar las diferencias entre estaciones. En *A. rodecki*<sub>p</sub> no hay datos disponibles para el inicio de la estación de nortes (octubre).

Nuestros muestreos estuvieron ubicados de marzo a octubre, por lo que desconocemos lo que sucede con la actividad reproductora de noviembre a febrero, sin embargo la evidencia previa indica que individuos adultos de *A. cozumela*<sub>p</sub> no están activos durante esta temporada (Manríquez-Morán *et al.*, 1997), lo cual podría ser extensivo para las poblaciones de *Aspidoscelis* norteñas de la Península de Yucatán. Los datos de *A. deppii*<sub>g</sub> hacen patente la necesidad de valorar su actividad reproductora de noviembre a febrero, ya que fue en la única especie que durante octubre (inicio de la

época de nortes) se registraron, aunque en baja proporción, hembras vitelogénicas. La actividad reproductora de las hembras de *A. deppii*<sub>g</sub> en Isla del Carmen podría ser similar a la de una población estudiada previamente (Playas del Coco; Fitch, 1973), en donde si bien las hembras producen huevos durante todo el año, su intensidad se incrementa de manera significativa durante la época de lluvias (mayo-septiembre) y hay baja producción de noviembre a marzo. Posiblemente las poblaciones de *A. maslini*<sub>p</sub> más sureñas que Champotón (18° 39' N) presenten un patrón similar al de *A. deppii*<sub>g</sub>, ya que Lee (1996) encontró una hembra gestante en octubre en Campeche. Otra posibilidad es que la reproducción en *A. maslini*<sub>p</sub> se extienda hasta octubre en algunos años, lo cual parece poco probable ya que durante tres años no registramos evidencia de actividad reproductora durante esta época.

La variabilidad reproductora (reproducción durante la estación seca, reproducción durante la estación húmeda y reproducción continua) registrada en cinco especies de serpientes (Censky y McCoy, 1988), contrasta con la relativa uniformidad obtenida para las especies de *Aspidoscelis* del complejo *cozumela*<sub>p</sub> y sus especies parentales. Lo anterior, sugiere que el modo de forrajeo y principalmente los requerimientos térmicos elevados (Vitt y Breitenbach, 1993), pueden imponer restricciones fuertes para la reproducción en especies de teidos.

#### *Influencia de los factores ambientales en la actividad reproductora*

En zonas templadas la temporada reproductora, en integrantes de la familia Teiidae, presumiblemente está acoplada a fluctuaciones térmicas de primavera-verano y otoño-invierno. Los adultos a menudo cesan su actividad y entran en un período de hibernación a finales de agosto, mientras que los jóvenes permanecen activos por más tiempo

(Routman y Hulse, 1984). En el trópico, la actividad estacional parece ser un patrón general, sin embargo, algunas especies pueden mantener una reproducción continua, aparentemente debido a la poca variación en temperatura (Vitt, 1983; Dearing y Schall, 1994). Aunque factores como la precipitación (Colli, 1991), fotoperíodo (Rodríguez-Ramírez y Lewis, 1991), filogenia, tiempo disponible para el forrajeo y/o de condiciones favorables para la oviposición (Vitt y Breitenbach, 1993), influyen en los ciclos reproductores. Sin embargo, algunas especies pueden no mostrar una correlación entre el ciclo reproductor y los factores ambientales (Simmons, 1975). Lo anterior indica que varios factores afectan la actividad reproductora en el trópico, por lo que su conocimiento ayudará a entender los ciclos reproductores en este ambiente.

Como en otras especies tropicales de teidos (Censky, 1995), aparentemente la temperatura (a pesar de su baja variación) influye de manera positiva en el número de hembras vitelogénicas y/o gestantes de las especies partenogenéticas y gonocóricas de *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán.

A excepción de *A. angusticeps*, los nortes parecen influir de manera negativa en el número de hembras vitelogénicas y/o gestantes en las especies partenogenéticas y en *A. deppii*. ¿De qué manera actúan los nortes en la actividad reproductora de las hembras?. Los nortes son vientos que tienen su origen en el hemisferio boreal y se desplazan desde latitudes altas hacia el sur y cada año, durante otoño e invierno (principalmente) y primavera, afectan el litoral oriental de México. En general, cuando los nortes ingresan al Golfo de México, se desplazan desde el litoral de Tamaulipas, avanzan hacia Veracruz, incursionan sobre la sonda de Campeche y atraviesan buena parte de la Península de Yucatán hasta salir al Mar Caribe. Estos fenómenos permanecen de dos a tres días (en ocasiones más), provocan precipitaciones ligeras y descenso en la temperatura y tienen influencia en los ecosistemas marinos y terrestres (Gómez-Ramírez y Reséndiz-Espinosa,

2002). De acuerdo a uno de nosotros (OH-G), los nortes pueden provocar, durante noviembre y diciembre, precipitaciones fuertes, que llegan a presentarse incluso en enero (Yáñez-Arancibia y Day, 1988).

En la región de las Antillas menores los nortes no se presentan (Gómez-Ramírez, comentario personal). Sin embargo, aparentemente el descenso en la temperatura y la existencia de pocos días con sol parecen promover la hibernación en individuos adultos en dos poblaciones insulares de *Amevia plei* (18° N; Censky, 1995), debido a su tamaño y necesidades térmicas elevadas (típico de la familia Teiidae). La hibernación de los adultos parece restringir su temporada reproductora.

En la Península de Yucatán los nortes son un fenómeno común y pueden promover la hibernación de hembras adultas, pero no de las jóvenes en pleno crecimiento. Es bien conocido que los individuos más grandes se calientan más lentamente que los más pequeños (Censky, 1995), por lo que las oportunidades para alcanzar las temperaturas preferenciales en individuos adultos de *Aspidoscelis*, son escasas durante la temporada de nortes en la Península de Yucatán. Lo anterior se debe a las bajas temperaturas y precipitaciones, que se prolongan gran parte del día y promueven que existan menos días con sol (hay cerca de 6 nortes al mes que representa de 12 a 18 días nublados). En contraste, las oportunidades para termorregular y forrajear son más altas durante la época de lluvias, ya que hay temperaturas más elevadas, se presenta menos de un norte por mes y la precipitaciones, aunque abundantes, son por la noche o en cortos períodos del día. Dicha dinámica climatológica en la Península de Yucatán puede restringir más la extensión de la actividad reproductora en las especies de *Aspidoscelis* de mayor talla (*A. angusticeps*<sub>g</sub>, la especie más grande, presenta 5 meses de actividad reproductora en comparación con 7-8 meses o más en *A. deppii*<sub>g</sub>, la especie más pequeña). *Sceloporus cozumelae* (46 mm de LHC) una especie sintópica de *A. angusticeps*<sub>g</sub> en Celestún,



aparentemente presenta un período de reproducción más largo (Hernández-Gallegos, datos no publicados). Aunque la situación geográfica de las poblaciones de *Aspidoscelis* en la Península de Yucatán puede influir en la extensión de la actividad reproductora. Cabe resaltar una diferencia entre la hipótesis de Censky (1995) y la nuestra. Aparentemente las cinco especies de *Aspidoscelis* estudiadas en la playa presentan una sobrevivencia anual menor al 12 %. Las crías nacen principalmente entre junio-julio a octubre, por lo cual la mayoría de las hembras mueren durante su primer estación reproductora. Lo anterior implica que un número elevado de hembras no hiberna sino muere y posiblemente la mayor parte que hiberna son individuos que recién han alcanzado la madurez sexual (Hernández-Gallegos, datos no publicados). Por otro lado, los nortes no se presentan en la costa sur occidental de México, por lo que aparentemente las especies tropicales de *Aspidoscelis* estudiadas en esa zona (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000; Ramírez-Bautista y Pardo-de la Rosa, 2002), están activas y reproductoras en meses (octubre-enero), cuando en la Península de Yucatán ya no lo están.

Los análisis de correlación indican que la precipitación no influye en la proporción de hembras vitelogénicas y/o gestantes. Es un hecho que existe humedad durante la mayor parte del año (condiciones favorables para la oviposición, Vitt y Breitenbach, 1993), sin embargo, durante la temporada de nortes dicha humedad es acompañada con disminución en temperatura y pocos días soleados, los cuales parecen limitar la actividad de las hembras adultas. La influencia que tienen los eventuales ciclones tropicales (= huracanes, que aumentan en frecuencia de agosto a octubre) en la fenología reproductora de las hembras está poco estudiada, a pesar de que remueven grandes cantidades de arena de las playas y su vegetación en la Península de Yucatán (Gómez-Ramírez, 1998; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998). Cabe la posibilidad de que los huracanes hayan jugado

un papel importante en moldear la disminución de la intensidad reproductora, ya que aquéllos individuos capaces de responder a la dinámica de fluctuaciones azarosas en la disponibilidad de un ambiente físico, minimizarán la pérdida de energía en la búsqueda de alimento para el mantenimiento, reproducción, etc.

#### *Talla a la madurez sexual*

La talla promedio a la madurez sexual fue de 55-59 mm en las hembras de *A. deppii*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub>, de 59-63 mm en *A. rodecki*<sub>p</sub> y de 70 mm en *A. angusticeps*<sub>g</sub>. Debido a su baja sobrevivencia anual de las especies (Hernández-Gallegos, datos no publicados), el número de hembras adultas durante la estación reproductora estará en función principalmente del tiempo requerido para alcanzar la madurez sexual. El mayor porcentaje de hembras reproductoras durante la estación de secas en *A. deppii*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub> con relación a *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> sugiere que: 1. Existe una mayor tasa promedio de crecimiento en las primeras tres especies y/o 2. Las hembras gestantes de *A. angusticeps*<sub>g</sub> y *A. cozumela*<sub>p</sub> son más precavidas durante esta época e ingresan a sus madrigueras poco después de alimentarse y ahí encuentran un ambiente termal diverso (Schall, 1976) y adecuado. Nuestra experiencia indica que ambas explicaciones podrían ser adecuadas para *A. angusticeps*<sub>g</sub> y sólo la primera es adecuada para *A. cozumela*<sub>p</sub>. La diferencia interpoblacional en la talla de *A. rodecki*<sub>p</sub>, aunque ligera, puede promover la producción de más huevos (Hernández-Gallegos, 1998) o más camadas (Censky, 1995).



*Palpación abdominal para evaluar la condición reproductora*

La palpación abdominal, como método para evaluar la condición reproductora de una hembra, ha sido un método confiable para distinguir las etapas básicas del ciclo ovárico en estudios demográficos, conductuales y reproductores de lagartijas (partenogénicas y gonocóricas) (Hardy, 1962; Fitch, 1973; Crews y Moore, 1993; Cuellar, 1993; Paulissen, 2000; Olsson *et al.*, 2002). Nuestra valoración de la condición reproductora de las hembras en el campo a través de la palpación abdominal es confiable debido a: 1. Se registró la condición reproductora (por palpación) de hembras colectadas para experimentos de histocompatibilidad (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998; Hernández-Gallegos *et al.*, 2003a), la cual fue 100% confirmada por la depositación de huevos después de considerarlas gestantes (el número de días era mayor cuando se registraban como vitelogénicas). 2. La mejor evidencia resulta si comparamos nuestros resultados de *A. cozumela*, (incluyendo la talla a la madurez y el período reproductor), con los resultados obtenidos por disección en ejemplares de la misma especie (Manríquez-Morán *et al.*, 1997). La talla a la madurez sexual por palpación oscila entre 54 y 59 mm dependiendo el año, la talla obtenida por disección es de 54 mm. Registramos hembras vitelogénicas y/o gestantes de abril a julio (durante marzo y septiembre registramos hembras con evidencia de oviposición reciente), Manríquez-Morán *et al.* (1997) las registran de marzo a julio. En ambos estudios no existen datos para agosto. Por lo anterior, la palpación abdominal como método para evaluar la condición reproductora de una hembra se puede usar con relativa confianza cuando se ha capturado un considerable número de ejemplares. Sin embargo, no puede ser extensivo a todas las especies, ya que la forma del cuerpo puede influir en la valoración de la condición

reproductora. En el caso de *Aspidoscelis* su forma corporal elongada permite una valoración confiable.

### *Análisis y representación de información*

Varios problemas metodológicos se han encontrado en la caracterización de la actividad reproductora de una especie (Hernández-Gallegos *et al.*, 2002b), entre ellos el análisis y representación de la información es importante. Una peculiaridad que puede provocar desviación de la información es la asincronía ovárica, la cual es un fenómeno común en lagartijas. Dicha asincronía provoca que dentro de un mismo muestreo existan hembras previtelogénicas, vitelogénicas y/o gestantes (Rodríguez-Ramírez y Lewis, 1991; Censky, 1995; Ramírez-Bautista *et al.*, 2000; Ramírez-Bautista y Pardo-de la Rosa, 2002). Las gónadas de estas hembras no poseen tamaño y peso similar, lo cual se traduce en grandes desviaciones cuando se representa gráficamente los valores ováricos promedio (*i. e.*, peso, volumen, diámetro) (p. ej. Etheridge *et al.*, 1986). En dichas representaciones los valores dependen en gran medida de la proporción de hembras recolectadas en cada una de las fases reproductoras. Aún cuando se apliquen análisis de residuos, éstos no eliminan la asincronía ovárica (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000; Ramírez-Bautista y Pardo-de la Rosa, 2002), sino solamente el efecto del tamaño del ejemplar. Por lo anterior, para los análisis gonadales se recomienda no usar valores de peso, tamaño o de residuos, cuando las hembras presenten asincronía ovárica. Gráficos de porcentajes de hembras por estadio reproductor (Hernández-Gallegos, 1998), porcentaje de hembras reproductoras (Rodríguez-Ramírez y Lewis, 1991), valores individuales del tamaño o peso gonadal (Censky, 1995) y diagramas (Bostic, 1966), son más recomendables para representar la información de la fenología reproductora en especies asincrónicas. Los

análisis e interpretación adecuadas ayudarán a entender mejor la reproducción de una especie y serán trascendentales, ya que ofrecerán confiabilidad y podrían eliminar la repetición de un estudio.

*Reçu en mars 2003*

*Accepté en mars 2003*

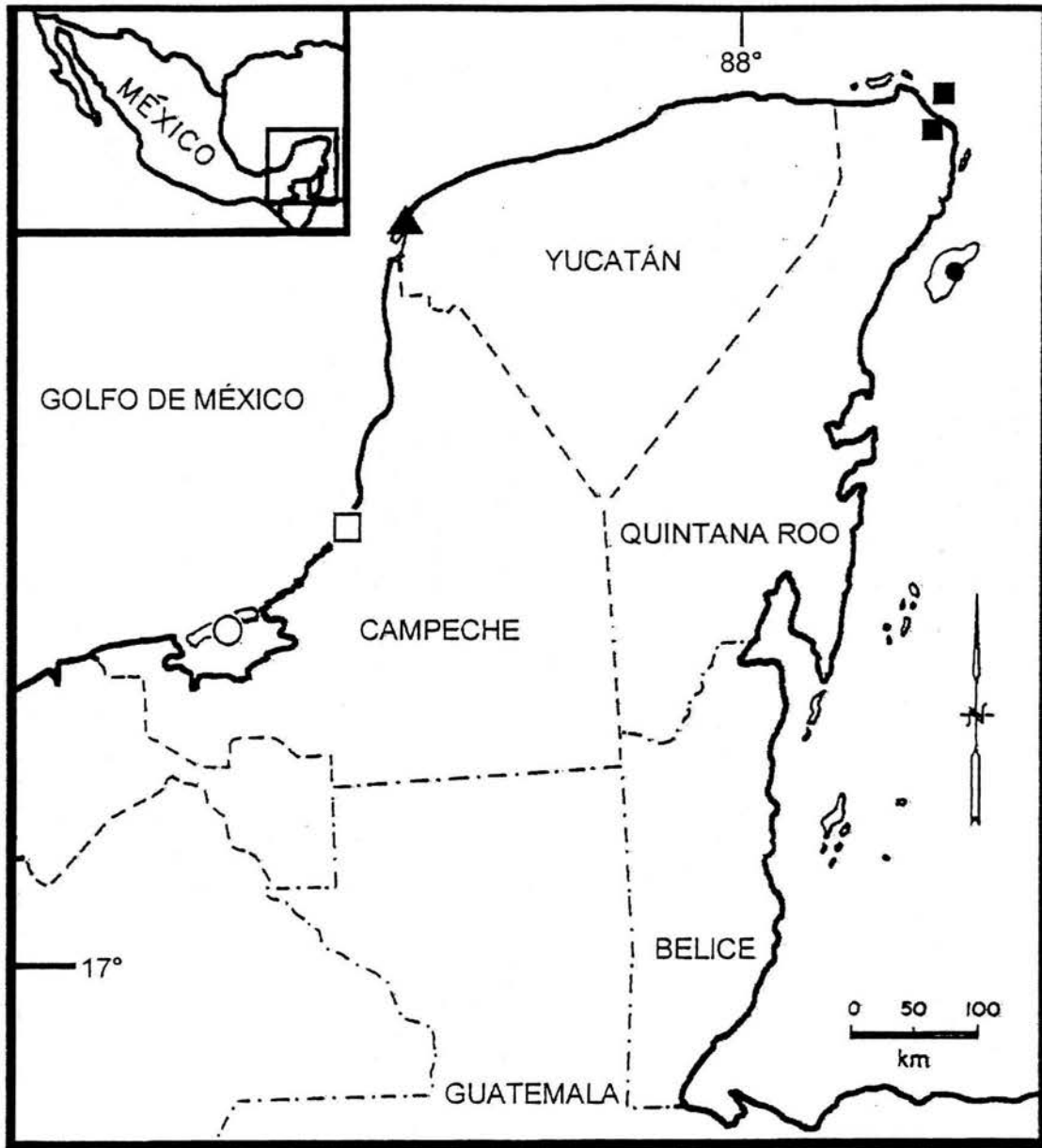


Fig. 1. Mapa de la Península de Yucatán mostrando las localidades de estudio de *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub> (Isla del Carmen, círculo vacío), *A. angusticeps*<sub>g</sub> (Celestún, triángulo lleno), *A. maslini*<sub>p</sub> (Champotón, cuadro vacío), *A. cozumela*<sub>p</sub> (Isla Cozumel, círculo lleno) y *A. rodecki*<sub>p</sub> (Puerto Juárez e Isla Contoy, cuadros llenos).

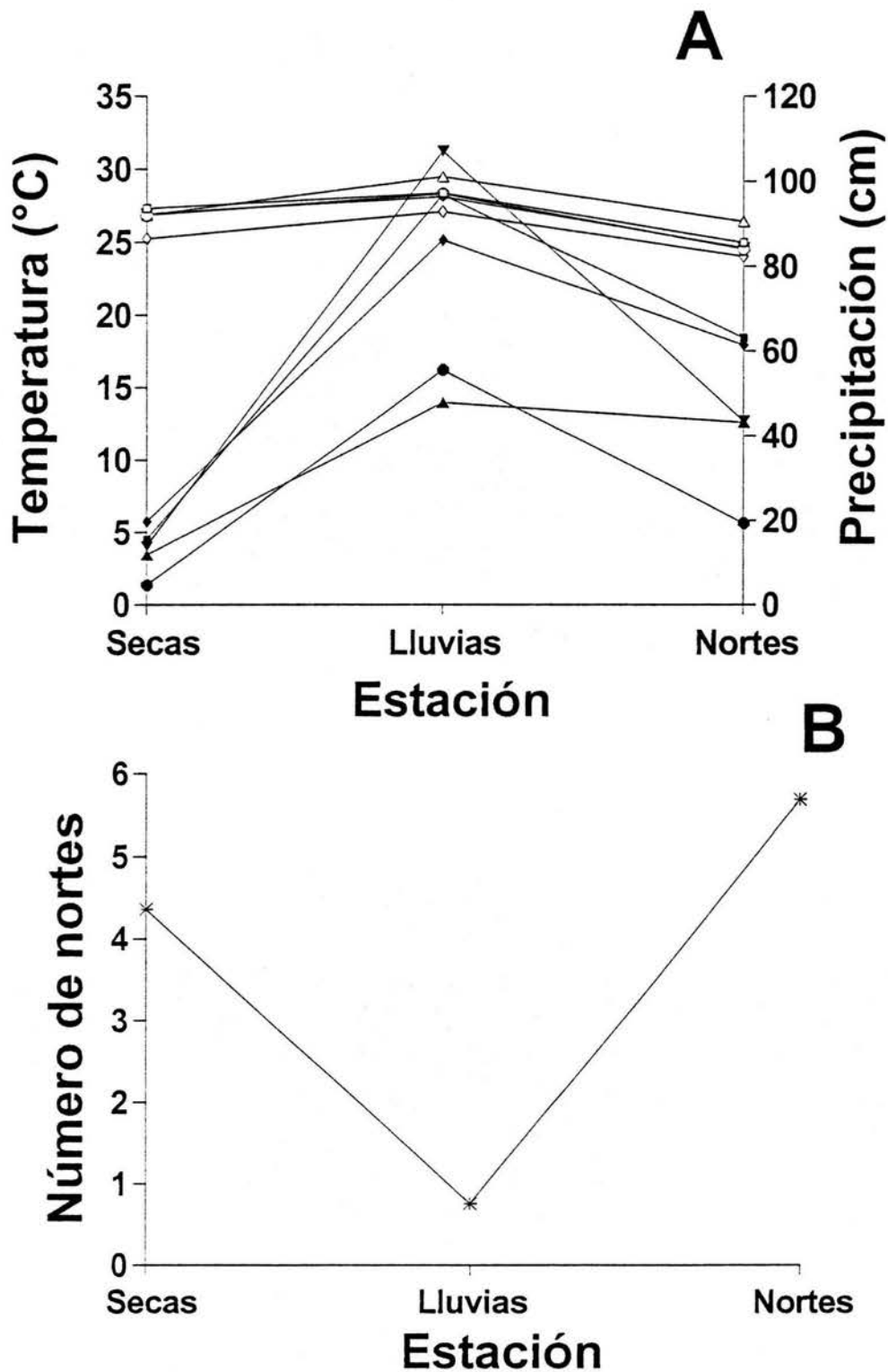


Fig. 2A. Temperatura promedio (símbolos vacíos) y precipitación total (símbolos llenos) de Isla del Carmen (cuadro), Celestún (círculo), Champotón (triángulo invertido), Isla Cozumel (rombo), Puerto Juárez e Isla Contoy (triángulo) (Fuente ver Cuadro I). 2B. Número promedio de nortes en Isla del Carmen y Golfo de México (Fuente ver texto).

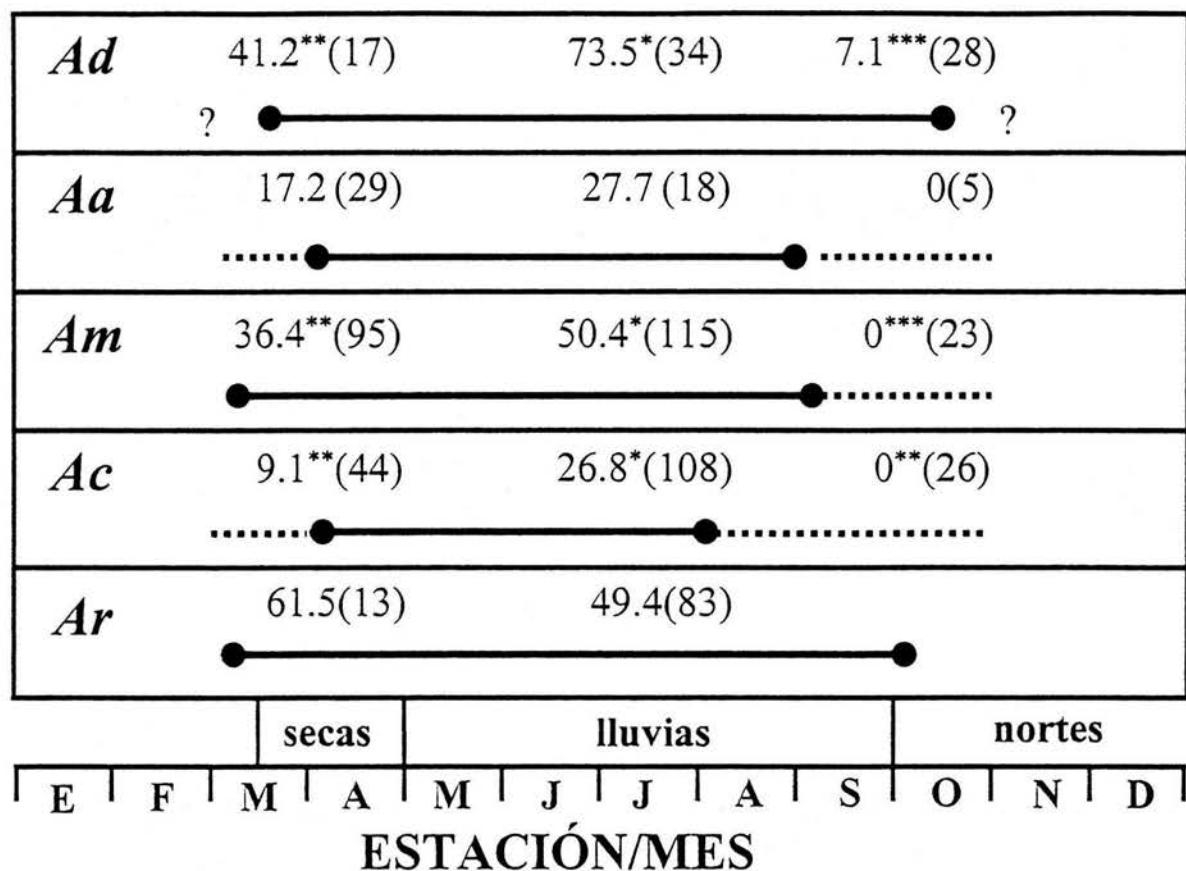


Fig. 3. Porcentaje de hembras vitelogénicas y/o gestantes (reproductoras), de acuerdo a la estación, en las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela*<sub>p</sub> y sus especies parentales. Aparecen las iniciales de cada especie iniciando con *A. deppii*<sub>g</sub> (*Ad*). La línea continua indica la presencia de hembras reproductoras y es señalado con línea punteada los muestreos sin hembras reproductoras. En cada especie, distinto número de asteriscos indica diferencias significativas de acuerdo al análisis de  $X^2$ ,  $P < 0.05$ . Entre paréntesis se indica el tamaño de muestra.

Cuadro I. Ubicación y datos climatológicos de las localidades de estudio de cinco especies del género *Aspidoscelis* de la Península de Yucatán, México.

Especie	Localidad	Estado	Coordenadas	T (°C) Intervalo	pp (cm) Intervalo
<i>A. deppii</i> <sub>g</sub>	Isla del Carmen	Campeche	18° 39' N 91° 50' W	26.7 ± 0.5 24 - 28.7	168.1 38.2 - 296.3
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	Champotón	"	18° 58' N 91° 11' W	26.4 ± 0.6 23.3 - 28.7	156.1 18.5 - 313.9
<i>A. angusticeps</i> <sub>g</sub>	Celestún	Yucatán	20° 51' N 90° 24' W	26.5 ± 0.6 23.4 - 28.7	76.7 7.6 - 156.8
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	Isla Cozumel	Quintana Roo	20° 24' 33" N 86° 51' 31" W	25.5 ± 0.5 22.9 - 27.2	157.8 48.9 - 251.5
<i>A. rodecki</i> <sub>p</sub>	Puerto Juárez	"	21° 10' 24" N 86° 48' 36" W	27.8 ± 0.5 24.9 - 30.1	96.8 19.1 - 143.4
"	Isla Contoy	"	21° 30' N 86° 48' W	"	"

Donde T = temperatura promedio mensual ( $\pm 1$  error estándar) y pp = precipitación total. El intervalo corresponde al valor mínimo y máximo mensual registrado. Los valores de Isla de Carmen (29 y 32 años), Champotón (7 años, estación Sabancuy), Isla Cozumel (28 y 29 años) y Puerto Juárez-Isla Contoy (5 años, estación Isla Mujeres) se obtuvieron de García (1981). Los datos de Celestún corresponden a 48 años (<http://www.inegi.gob.mx>).

Cuadro II. Muestréos realizados, de acuerdo a la estación, en *Aspidoscelis deppii*<sub>g</sub>, *A. angusticeps*<sub>g</sub>, *A. maslini*<sub>p</sub>, *A. cozumela*<sub>p</sub> y *A. rodecki*<sub>p</sub>.

Año Sp./Estación	1995			1996			1997			
	s	ll	n	s	ll	n	s	ll	n	
<i>A. rodecki</i> <sub>p</sub> (PJ)	Mar	Jun, Jul, Sept	---	Mar, Abr	Jun	---	---	May	---	
" (IC)	Mar, Abr	Sept	---	Mar, Abr	Jun	---	---	May	---	
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	---	---	---	---	---	Oct	---	May	---	
Año Sp./Estación	1999			2000			2001			2002
	s	ll	n	s	ll	n	s	ll	n	ll
<i>A. deppii</i> <sub>g</sub>	---	Ago	Oct	Mar-Abr	Jul-Ago	Oct	---	May	Oct	---
<i>A. angusticeps</i> <sub>g</sub>	Abr	May, Jul-Ago	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	Sept	---	---
<i>A. maslini</i> <sub>p</sub>	Abr	Jun, Ago	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	---	Sept-Oct	---
<i>A. cozumela</i> <sub>p</sub>	Mar	May, Jul	Oct	Mar	Jul	Oct	Abr	Sept	---	Jul

Donde Sp. = especie, s = secas, ll = lluvias y n = nortes. PJ = Puerto Juárez e IC = Isla Contoy.



LITERATURA CITADA

- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. Histoincompatibility between clonal complexes A and B of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis*: evidence of separate hybrid origins. *Copeia* 2001: 262-266.
- Adams, M., R. Foster, M. N. Hutchinson, R. G. Hutchinson y S. C. Donnellan. 2003. The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis. *Evolution* 57: 2619-2627
- Adolph, S. C. y W. P. Porter. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist* 142: 273-295.
- Adolph, S. C. y W. P. Porter. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. Páginas 273-320. *In: Biology of the Reptilia*. Vol. 13 (Ecophysiology). C. Gans y H. F. Pough (eds). Academic Press, New York.
- Andrews, R. M. y J. D. Nichols. 1990. Temporal and spatial variation in survival rates of the tropical lizard *Anolis limifrons*. *Oikos* 57: 215-221.
- Arakelyan, M. S. y F. D. Danielyan. 2000. Growth and age in some parthenogenetic and bisexual species of rock lizards (*Lacerta*) from Armenia. *Zoologicheskii Zhurnal* 79: 585-590.
- Avise J. C., J. M., Quattro y R. C. Vrijenhoek. 1992. Molecular clones within organismal clones: mitochondrial DNA phylogenies and the evolutionary histories of unisexual vertebrates. Páginas 225-246. *In: Evolutionary Biology* 26. M. K. Hecht, B. Wallace y R. J. Macintyre (eds). New York: Plenum Press.
- Ballinger, R. E. y G. D. Schrank, 1972. Reproductive potential of female whiptail lizards, *Cnemidophorus gularis gularis*. *Herpetologica* 28: 217-222.
- Bauwens, D. y R. Díaz-Uriarte. 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *The American Naturalist* 149: 91-111.
- Begon, M. 1979. Investigating animal abundance: capture-recapture for biologists. Edward Arnold, London. 97 p.
- Bell, G. 1982. The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality. University California Press, Berkeley, California.
- Bellis, E. D. 1964. A summer six-lined racerunner (*Cnemidophorus sexlineatus*) population in South Carolina. *Herpetologica* 20: 9-16.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8: 160-180.
- Beukeboom, L. W. y R. C. Vrijenhoek. 1998. Evolutionary genetics and ecology of sper-dependent parthenogenesis. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 755-782.
- Bezy, R. L. y J. W. Sites, Jr. 1987. A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae. *Herpetologica* 43: 280-292.
- Bostic, D. L. 1966. A preliminary report of reproduction in the teiid lizard, *Cnemidophorus hyperythrus beldingi*. *Herpetologica* 22: 81-90.
- Burt, C. E. 1931. A study of the teiid lizards of the genus *Cnemidophorus* with special reference to their phylogenetic relationships. *U. S. Natl. Mus. Bull.*, 154: 1-286.
- Butlin R. K., I. Schön y H. I. Griffiths. 1998. Introduction to reproductive modes. Páginas 1-24. *In: Sex and parthenogenesis: evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods*. K. Martens (ed.). Leiden, Backhuys, Netherlands.
- Calderon, R. J. R. Cedeño-Vázquez y C. Pozo. 2003. New distributional records for amphibians and reptiles from Campeche, México. *Herpetological Review* 34: 269-272.



- Carpenter, C. C. 1960. Reproduction in Oklahoma *Sceloporus* and *Cnemidophorus*. *Herpetologica* 16: 175-182.
- Case, T. J. 1990. Patterns of coexistence in sexual and asexual species of *Cnemidophorus* lizards. *Oecologia* 83: 220-227.
- Case, T. J. y M. L. Taper. 1986. On coexistence in sexual and asexual species of *Cnemidophorus* lizards. *Oecologia* 83: 220-227.
- Censky, E. J. 1995. Reproduction in two Lesser Antillean populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *Journal of Herpetology* 29: 553-560.
- Censky, E. J. y C. J. McCoy. 1988. Female reproductive cycles in five species of snakes (Reptilia: Colubridae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 20: 326-333.
- Christiansen, J. L. 1971. Reproduction of *Cnemidophorus inornatus* and *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria, Teiidae) in northern New Mexico. *American Museum Novitates* 2442: 1-48.
- Cheverud, J. M., M. M. Dow y W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39: 1335-1351.
- Chiszar, D., T. Gingery, B. Gingery y H. M. Smith. 1999. Natural History. *Phymaturus patagonicus*. *Herpetological Review* 30: 98.
- Clark, D. R. 1976. Ecological observations on a Texas population of six-lined racerunners, *Cnemidophorus sexlineatus* (Reptilia, Lacertilia, Teiidae). *Journal of Herpetology* 10: 133-138.
- Clobert, J., T. Garland Jr. y R. Barbault. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 329-364.
- Cole, C. J. 1975. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. Páginas 340-355. *In: Intersexuality in the animal kingdom*. R. Reinboth (ed.). Springer-Verlag, New York.
- Cole, C. J. 1984. Unisexual lizards. *Scientific American* 250: 94-100.
- Cole, C. J. 1985. Taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin. *Systematic Zoology* 34: 359-363.
- Colli, G. R. 1991. Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria: Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Copeia* 1991: 1002-1012.
- Colli, G. R. y D. S. Zamboni. 1999. The ecology of the worm-lizard *Amphisbaena alba* in the Cerrado of central Brazil. *Copeia* 1999: 733-742.
- Colli G. R., J. P. Caldwell, G. C. Costa, A. M. Gainsbury, A. A. Garda, D. O. Mesquita, C. M. M. R. Filho, A. H. B. Soares, V. N. Silva, P. H. Valdujo, G. H. C. Vieira, L. J. Vitt, F. P. Werneck, H. C. Wiederhecker y M. G. Zatz. 2003. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in Central Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 14: 1-14.
- Congdon, J. D., L. J. Vitt y N. F. Hadley. 1978. Parental investment: comparative reproductive energetics in bisexual and unisexual lizards, genus *Cnemidophorus*. *The American Naturalist* 112: 509-521.
- Congdon, J. D., L. J. Vitt y N. F. Hadley. 1981. Reply to Schall. *The American Naturalist* 117: 217-222.
- Cordes, J. E. 1991. Biology of two sympatric clonal complexes of parthenogenetic whiptail lizards (TES-G(2N) y TES-H(2N)) in the *Cnemidophorus tessellatus* complex and identification of hybrid TES-G(2N) X *Cnemidophorus gularis septemvittatus* in the Chinati Mountains in Trans-Pecos Texas (Pecos). Tesis Doctoral, University of Arkansas, 123 p.
- Crandall, K. A., O. R. P. Bininda-Emonds, G. M. Mace y R. K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 290-295.

- Crews, D. y M. C. Moore. 1993. Psychobiology of reproduction of unisexual whiptail lizards. Páginas 257-282. *In: Biology of the whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Cuellar, O. 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetics factors. *The American Naturalist* 108: 625-648.
- Cuellar, O. 1977. Animal parthenogenesis: a new evolutionary-ecological model is needed. *Science* 197: 837-843.
- Cuellar, O. 1979. On the ecology of coexistence in parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Cnemidophorus*. *American Zoologist* 19: 773-786.
- Cuellar, O. 1987. The evolution of parthenogenesis: a historical perspective. Páginas 43-104. *In: Meiosis*. P. B. Moens (ed.). Academic Press, New York.
- Cuellar, O. 1993a. On competition and natural history of coexisting parthenogenetic and bisexual whiptail lizards. Páginas 345-370. *In: Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Cuellar, O. 1993b. Lizard population ecology: a long term community study. *Bull. Ecol.* 24: 109-149.
- Cuellar, O. 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica* 70: 1-13.
- Cuellar, O., A. Reuter-Cortez y F. R. Méndez-de la Cruz. 1995. Spontaneous triploidy in vertebrates, and the origin of parthenogenesis in lizards. *Evolución Biológica* 8 y 9: 275-282.
- Cullum, A. J. 1997. Comparisons of physiological performance in sexual and asexual whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*): implications for the role of heterozygosity. *The American Naturalist* 150: 24-47.
- Cullum, A. J. 2000. Phenotypic variability of physiological traits in populations of sexual and asexual whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). *Evolutionary Ecology Research* 2: 841-855.
- Darevsky, I. S. 1958. Natural parthenogenesis in certain subspecies of rock lizard (*Lacerta saxicola* Eversmann). *Dokl. Akad. Nauk SSSR Biol. Sci.* 122: 730-732.
- Darevsky, I. S. 1992. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. Páginas 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 the Study of Amphibians and Reptiles, Contribution on Herpetology, Oxford, Ohio.
- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzell. 1985. Parthenogenesis in reptiles. Páginas 411-526. *In: Biology of the Reptilia*. Vol. 15B. C. Gans y F. Billet (eds.). Wiley, New York.
- Dawley, R. M. 1989. An introduction to unisexual vertebrates. Páginas 1-18. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York.
- Dearing, M. D. y J. J. Schall. 1994. Atypical reproduction and sexual dimorphism of the tropical Bonaire Island whiptail lizard, *Cnemidophorus murinus*. *Copeia* 1994: 760-766.
- Dessauer, H. C. y C. J. Cole. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. Páginas 49-71. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York.
- Dowling, T. E. y C. L. Secor. 1997. The role of hybridization in the evolutionary diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 593-619.
- Dubach, J., A. Sajewicz y R. Pawley. 1997. Parthenogenesis in the arafuran file snake (*Acrochordus arafurae*). *Herpetological Natural History* 5: 11-18.

- Dunham, A. E., D. B. Miles y D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. Páginas 441-522. *In: Biology of the Reptilia*. Vol. 16. C. Gans y R. B. Huey (eds.). Wiley, New York.
- Echelle, A. E. 1990. In defense of the phylogenetic species concept and the ontological status of hybridogenetic taxa. *Herpetologica* 46: 109-113.
- Echternacht, A. C. 1967. Ecological relationships of two species of the lizard genus *Cnemidophorus* in the Santa Rita Mountains of Arizona. *American Midland Naturalist* 78: 448-459.
- Escobar-Nava, A. 1986. Geografía general del estado de Quintana Roo. Estado de Quintana Roo. México. 139 pp.
- Etheridge, K. y L. C. Wit. 1993. Factors affecting activity in *Cnemidophorus*. Páginas 151-162. *In: Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Etheridge, K., L. C. Wit, J. C. Sellers y S. E. Trauth, 1986. Seasonal changes in reproductive condition and energy stores in *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology* 20: 554-559.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1-15.
- Fitch, H. S. 1958. Natural history of the six-lined racerunner (*Cnemidophorus sexlineatus*). University of Kansas Publications, Museum of Natural History 11: 11-62.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. University of Kansas Museum Natural History Miscellaneous Publications 52: 1-247.
- Fitch, H. S. 1973. A field study of Costa Rican lizards. *The University of Kansas Science Bulletin*. 50: 39-126.
- Fitch, H. S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. Occasional Papers of the Museum of Natural History. The University of Lawrence, Kansas 96: 1-53.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. Carnegie Museum of Natural History 17.
- Fox, W., C. Gordon y M. H. Fox. 1961. Morphological effects of low temperatures during embryonic development of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Zoologica* 46: 57-71.
- Fritts, T. H. 1969. The systematics 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: 200-209.
- Gaiger, W. 1998. Population dynamics, life histories and reproductive modes. Páginas 215-259. *In: Sex and parthenogenesis: evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods*. K. Martens (ed.). Leiden, Backhuys, Netherlands.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México. 252 pp.
- Garland, T., Jr. 1994. Phylogenetic analyses of lizard endurance capacity in relation to body size and body temperature. Páginas 237-259 *In: Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds). Princeton University Press, New Jersey.
- Gómez-Ramírez, M. 1998. Ciclones tropicales que entraron a la Península de Yucatán de 1970 a 1995. *Revista Geográfica* 124: 153-171.
- Gómez-Ramírez, M. y I. N. Reséndiz-Espinosa. 2002. Seguimiento de nortes en el litoral del Golfo de México en la temporada 1999-2000. *Revista Geográfica* 131: 5-19.
- Golberg, S. R. 1976. Reproduction in a mountain population of the coastal whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris multiscutatus*. *Copeia* 1976: 260-266.



- González-Rodríguez, J. Atresia y reclutamiento folicular en especies con diferentes modos reproductores. Manuscrito.
- Groot T. V. M., E. Bruins y J. A. J. Breeuwer. 2003. Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity* 90: 130-135.
- Guyer, C. 1988a. Food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis*: demographic effects. *Ecology* 69: 350-361.
- Guyer, C. 1988b. Food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis*: effects on individuals. *Ecology* 69: 362-369.
- Hanley, K. A., D. T. Bolger y T. J. Case. 1994. Comparative ecology of sexual and asexual gecko species (*Lepidodactylus*) in French Polynesia. *Evolutionary Ecology* 8: 438-454.
- Hardy, D. F. 1962. Ecology and behavior of the six-lined racerunner, *Cnemidophorus sexlineatus*. *The University of Kansas Science Bulletin* 43: 3-73.
- Hendricks, F. S. y J. R. Dixon. 1984. Population structure of *Cnemidophorus tigris* (Reptilia: Teiidae) east of the continental divide. *The Southwestern Naturalist* 29: 137-140.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México, 75p.
- Hernández-Gallegos, O., N. Manríquez-Morán, F. R. Méndez, M. Villagrán y O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatán Peninsula of Mexico. *Biogeographica* 74: 117-124.
- Hernández-Gallegos, O. y F. R. Méndez-de la Cruz 2000. *Cnemidophorus rodecki*: a seriously threatened species at the Yucatán Peninsula. 80<sup>th</sup> Annual Meeting American Society of Ichthyologists and Herpetologists. La Paz, B. C. S., México.
- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez-de la Cruz y C. Ballesteros-Barrera. 2002a. Ecología poblacional de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* en Isla Cozumel. The South Western Association of Naturalists 49<sup>th</sup> Annual Meeting. Cuernavaca, Morelos, México.
- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y R.M. Andrews. 2002b. Continuous spermatogenesis in the lizard, *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: Phrynosomatidae), from high elevation habitat of Central Mexico. *Herpetologica* 58: 415-421.
- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez, M. Villagrán-Santa Cruz y O. Cuellar. 2003a. Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from the Yucatán Peninsula. *Journal of Herpetology* 37: 527-532.
- Hernández-Gallegos, O., C. Ballesteros-Barrera, M. Villagrán-Santa Cruz, D. Alonzo-Parra y F. R. Méndez-de la Cruz. 2003b. Actividad reproductora estacional de las hembras del género *Aspidoscelis* (Reptilia: Teiidae), en la Península de Yucatán, México. *Biogeographica* 79(1): 1-17.
- Hernández-Martínez, C. 1991. Determinación del ciclo reproductivo de la lagartija ovípara *Cnemidophorus guttatus* en la parte sureste de Alvarado, Ver. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 68p.
- Hirth, H. F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecological Monographs* 33: 83-112.
- Hoddenbach, G. A. 1966. Reproduction in western Texas *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria: Teiidae). *Copeia* 1966: 110-113.
- Hulse, A. C. 1981. Ecology and reproduction of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* (Teiidae). *Annals of Carnegie Museum* 50: 353-369.

- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225-247.
- Konrad, H. W. 1996. Caribbean tropical storms. *RCM* 1: 98-130.
- Kramer, M. G. y A. R. Templeton. 2001. Life-history changes that accompany the transition from sexual to parthenogenetic reproduction in *Drosophila mercatorum*. *Evolution* 55: 748-761.
- Leal, M., A. K. Knox y J. B. Losos. 2002. Lack of convergence in aquatic *Anolis* lizards. *Evolution* 56: 785-791
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Cornell University Press, Ithaca.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger. 2003. Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica* 35: 240-249.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. Páginas 77-91. *In*: The genetics of colonizing species. H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.). Academic Press.
- Lourdais, O., R. Shine, X. Bonnet, M. Guillon y G. Naulleau. 2004. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* 104: 551-560.
- 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 Sciences* 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.
- Lynch M., R. Bürger, D. Butcher y W. Gabriel. 1993. The mutational meltdown in asexual populations. *Journal of Heredity* 84: 339-344.
- Magnusson, W. E. 1987. Reproductive cycles of teiid lizards in Amazonian Savanna. *Journal of Herpetology* 21: 307-316.
- Manríquez-Morán, N. L. 1998. Origen, histocompatibilidad y ciclo reproductor de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 94 p.
- Manríquez-Morán, N. L. 2002. Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, 108 p.
- Manríquez-Morán, N.L., O. Hernández-Gallegos, M. Villagrán-Santa Cruz y F. R. Méndez-de la Cruz. 1997. Reproductive biology of the parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus cozumela*. 77th Annual Meeting ASIH, HL, SSAR, AFS-ELHS, AES y GIS. Seattle, Washington.
- 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.
- Mark-Welch D. B. y M. Meselson 2001. Rates of nucleotide substitution in sexual and anciently asexual rotifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 6720-6724.
- Maslin, T. P. 1966. The sex of hatchlings of five apparently unisexual species of whiptail lizards (*Cnemidophorus*: Teiidae). *American Midland Naturalist* 76: 369-378.
- 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.
- McCoy, C. J. y G. A. Hoddenbach. 1966. Geographic variation ovarian cycles and clutch size in *Cnemidophorus tigris* (Teiidae). *Science*: 1671-1672.

- Medica, P. A. 1967. Food habits, habitat preference, reproduction and diurnal activity in four sympatric species of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in south-central New Mexico. *Bulletin Southern California Academy of Sciences* 66: 251-276.
- Miles, D. B. y A. E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *The American Naturalist* 139: 848-869.
- Milstead, W. W. 1957. Observations on the natural history of four species of whiptail lizard, *Cnemidophorus* (Sauria, Teiidae), in Trans-Pecos Texas. *The Southwestern Naturalist* 2: 105-121.
- Miranda, F. 1959. La vegetación de la Península Yucateca. Páginas 215-271. *In: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento parte II, estudios particulares, tomo II.* IMERNAR (ed.). México.
- Miranda, F. 1964. Vegetación de la península yucateca: rasgos fisiográficos, la vegetación. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- Mitton, J. B. 1994. Molecular approaches to population biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 45-69.
- Moritz, C. 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei*: evidence for recent and localized origins of widespread clones. *Genetics* 129: 211-219.
- Moritz, C., W. M. Brown, L. D. Densmore, J. W. Wright, D. Vyas, S. Donnellan, M. Adams y P. Baverstock. 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). Páginas 87-112. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates.* R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York.
- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992a. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of the parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetologica* 48: 417-424.
- Moritz, C., T. Uzzell, S. Spolsky, H. Hotz, I. Darevsky, L. Kupriyanova y F. Danielyan. 1992b. The material [maternal] ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae). *Genetica* 87: 53-62.
- Moritz, C., J. W. Wright y W. M. Brown. 1992c. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: phylogenetic constraints on hybrid origins. *Evolution* 46: 184-192.
- Moritz, C., T. J. Case, D. T. Bolger y S. Donnellan. 1993. Genetic diversity and the history of Pacific island house geckos (*Hemidactylus* and *Lepidodactylus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 48: 113-133.
- Muller, H. J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutational Research* 1: 2-9.
- Murphy, R. W., J. Fu, R. D. MacCulloch, I. S. Darevsky y L. A. Kupriyanova. 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 527-549.
- Mushinsky, H. R. 1985. Fire and the Florida sandhill herpetofaunal community: with special attention to responses of *Cnemidophorus sexlineatus*. *Herpetologica* 41: 333-342.
- Neaves, W. B. 1971. Tetraploidy in a hybrid lizard of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae). *Breviora* 381: 1-25.
- Oliveira, M. D. y G. R. Colli. 2003. The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* 37: 498-509.
- Olsson, M. y R. Shine. 1997. The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 369-381.
- Olsson, M. y R. Shine. 2002. Growth to death in lizards. *Evolution* 56: 1867-1870.



- Olsson, M., R. Shine, E. Wapstra, B. Ujvari y T. Madsen. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56: 1538-1542.
- Parker, E. D. Jr. y M. Niklasson. 2000. Genetic structure and evolution in parthenogenetic animals. Páginas 456-474. *In: Evolutionary genetics: from molecules to morphology*. R. S. Singh y C. B. Krimbas (eds). Cambridge University Press.
- Parker, W. S. 1973. Notes on reproduction of some lizards from Arizona, New Mexico, Texas, and Utah. *Herpetologica* 29: 258-264.
- Paulissen, M. A. 1995. Comparative escape behavior of parthenogenetic and gonochoristic *Cnemidophorus* in southern Texas. *Copeia* 1995: 223-226.
- Paulissen, M. A. 2000. Life history and drought tolerance of the parthenogenetic whiptail lizard *Cnemidophorus laredoensis* (Teiidae). *Herpetological Natural History* 7: 41-57.
- Paulissen, M. A., J. M. Walker y J. E. Cordes. 1992. Can parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis* (Teiidae) coexist with its bisexual congeners?. *Journal of Herpetology* 26: 153-158.
- Peccinini, D. 1971. Chromosome variation in population of *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazon Valley (Sauria: Teiidae). *Ciencia e Cultura* 23: 133-136.
- Perry, G. y T. Garland, Jr. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology* 83: 1870-1885.
- Pianka, E. R. 1970. Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51: 703-720.
- Pianka, E. R. 2001. The role of phylogenetics in evolutionary ecology. Páginas 1-20. *In: P. Lymberakis, E. Valakos, P. Pafilis y M. Mylonas (eds.)*. *Herpetologia Candiana*. Natural History Museum of Crete, Societas Europaea Herpetologica, Irakleio Crete.
- Pianka, E. R. y Vitt, L. J. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley, California.
- Pope, C. H. 1947. *Amphibians and reptiles of the Chicago Area*. Chicago Natural History Museum Press.
- Price, A. H. 1992. Comparative behavior in lizards of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with comments on the evolution of parthenogenesis in reptiles. *Copeia* 1992: 323-331.
- Price, A. H., J. L. LaPointe y J. W. Atmar. 1993. The ecology and evolutionary implications of competition and parthenogenesis in *Cnemidophorus*. Páginas 371-410. *In: Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Punzo, F. 1982. Clutch and egg size in several species of lizards from the desert southwest. *Journal of Herpetology* 16: 414-417.
- Radtkey, R. R., S. C. Donellan, R. N. Fisher, C. Moritz, K. A. Hanley y T. J. Case. 1995. When species collide: the origin and spread of an asexual species gecko. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 259:145-152.
- Ramírez-Bautista, A., C. Balderas-Valdivia y L. J. Vitt, 2000. Reproductive ecology of whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 2000: 712-722.
- Ramírez-Bautista, A. y D. Pardo-de la Rosa, 2002. Reproductive cycle and characteristics of the widely-foraging lizard, *Cnemidophorus communis*, from Jalisco, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 47: 205-214.
- Reagan, D. P. 1991. The response of *Anolis* lizards to hurricane-induced habitat changes in a Puerto Rican rain forest. *Biotropica* 23: 468-474.
- 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.
- Reist, J. D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1429-1439.
- Reist, J. D. 1986. An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size variation. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1363-1368.
- Rodríguez-Ramírez, J. y A. R. Lewis. 1991. Reproduction in the Puerto Rican teiids *Ameiva exsul* and *A. wetmorei*. *Herpetologica* 47: 395-403.
- Rodríguez-Romero, F. de J. 1999. Estudio comparativo de algunos aspectos de la inversión parental en lacertillos de ambientes tropical y templado. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. 91 p.
- Routman, E. J. y Hulse, A. C. 1984. Ecology and reproduction of a parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus sonora*. *Journal of Herpetology* 18: 381-386.
- Saint-Girons, H. 1984. Les cycles sexuels des lézards mâles et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteurs des femelles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris* 6: 221-243.
- Sánchez-Herrera, O. 1980. Diagnósis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 155 p.
- SAS Institute, Inc., 1997. SAS/STAT User's Guide. Statistical Analysis Systems Institute, Inc., Cary, North Carolina, U. S. A.
- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. The University of Chicago Press.
- Saxon, J. G. 1970. The biology of the lizard, *Cnemidophorus tessellatus*, and effects of pesticides upon population in the Presidio Basin, Texas. Tesis Doctoral, Texas A y M University. 90 p.
- Schall, J. J. 1976. Comparative ecology of sympatric parthenogenetic and bisexual *Cnemidophorus*. Tesis Doctoral. University of Texas, Austin.
- Schall, J. J. 1978. Reproductive strategies in sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus*): two parthenogenetic and three bisexual species. *Copeia* 1978: 108-116.
- Schall, J. J. 1981. Parthenogenetic lizards: r-selected reproductive characteristics? *The American Naturalist* 117: 212-216.
- Schön I., R. K. Butlin, H. I. Griffiths y K. Martens 1998. Slow molecular evolution in an ancient asexual ostracod. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265: 235-242.
- Schoener, T. W. y A. Schoener. 1982. The ecological correlates of survival in some Bahamian *Anolis* lizards. *Oikos* 39: 1-16.
- Schuett, G. W., P. J. Fernandez, W. F. Gergits, N. J. Casna, D. Chiszar, H. M. Smith, J. B. Mitton, S. P. Mackessy, R. A. Odum y M. J. Demlong. 1997. Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes. *Herpetological Natural History* 5: 1-10.
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptative radiation. Oxford University Press, 208 p.
- Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52: 249-259.
- Simon, J. C., F. Delmotte, C. Rispe y T. Crease. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 151-163.
- Simmons, J. E. 1975. The female reproductive cycle of the teiid lizard *Ameiva ameiva petersii* Cope. *Herpetologica* 31: 279-282.
- Smith, D. D. 1974. Population structure, growth, and reproduction of two species of *Cnemidophorus*: one unisexual and one bisexual. *Herpetological Review* 5: 77-78.



- Spiller, D. A., J. B. Losos y T. W. Schoener. 1998. Impact of a catastrophic hurricane on island populations. *Science* 281: 695-697.
- Stearns, S. C. 1983. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in mammals. *Oikos* 41: 173-187.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York. 249 p.
- Stevens, T. P. 1980. Notes on thermoregulation and reproduction in *Cnemidophorus flagellicaudus*. *Journal of Herpetology* 14: 418-420.
- Stevens, T. P. 1983. Reproduction in an upper elevation population of *Cnemidophorus inornatus* (Reptilia, Teiidae). *The Southwestern Naturalist* 28: 9-20.
- Taylor, H. L., C. R. Cooley, R. A. Aguilar y C. J. Obana. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *Cnemidophorus t. septentrionalis*. *Journal of Herpetology* 26: 443-447.
- 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 Yucatán Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* and *C. deppii*. *Journal of Herpetology* 29: 583-592.
- Taylor, H. L., J. M. Walker y J. E. Cordes. 1997. Reproductive characteristics and body size in the parthenogenetic teiid lizard *Cnemidophorus tessellatus*: comparison of sympatric color pattern classes C and E in De Baca County, New Mexico. *Copeia* 1997: 863-868.
- Taylor, H. L., J. M. Walker y J. E. Cordes. 1999. Possible phylogenetic constraint on clutch size in the parthenogenetic teiid lizard *Cnemidophorus neotesselatus*. *Journal of Herpetology* 33: 319-323.
- Taylor, H. L., J. M. Walker y J. E. Cordes. 2000. Ecological patterns of body-size and clutch-size in the parthenogenetic teiid lizard *Cnemidophorus tessellatus*. *Herpetologica* 56: 45-54.
- Taylor, H. L., C. J. Cole, L. M. Hardy, H. C. Dessauer, C. R. Townsend, J. M. Walker y J. E. Cordes. 2001. Natural hybridization between the teiid lizards *Cnemidophorus tessellatus* (parthenogenetic) and *C. tigris marmoratus* (bisexual): assessment of evolutionary alternatives. *American Museum Novitates* 3345: 1-64.
- Téllez-Valdez, O., E. F. Cabrera-Cano, E. Linares-Mazari y R. Bye. 1989. Las plantas de Cozumel. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 p.
- Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. Páginas 3-27. *In: Speciation and its consequences*. D. Otte y J. A. Endler (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Tinkle, D. W. 1959. Observations on the lizards *Cnemidophorus tigris*, *Cnemidophorus tessellatus* and *Crotaphytus wislizeni*. *The Southwestern Naturalist* 4: 195-200.
- Tinkle, D. W. 1967. The life and demography of the side blotched lizard *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 132: 1-182.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Tomlinson, J. T. 1968. Improper use of the word bisexual. *Systematic Biology* 212.
- Turner, F. B. 1977. The dynamics of populations of squamates, crocodylians and rhynchocephalians. Páginas 157-264. *In: Biology of the Reptilia*. Vol. 7. C. Gans y D. W. Tinkle (eds.). Academic Press.
- Turner, F. B., P. A. Medica, J. R. Lannom y G. A. Hoddenbach. 1969. A demographic analysis of fenced populations of the whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris*, in southern Nevada. *The Southwestern Naturalist* 14: 189-202.

- Uzzell, T. y I. S. Darevsky. 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of *Lacerta saxicola* complex (Sauria, Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia* 1975: 204-222.
- Vanzolini, P. E. 2001. Temporal fluctuations in scale and body proportions of Amazonian riparian lizards (*Cnemidophorus*, Sauria, Teiidae). *Amazoniana* 16: 539-563.
- Vitt, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard, *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983: 359-366.
- Vitt, L. J. y R. D. Ohmart. 1977. Ecology and reproduction of lower Colorado River lizards. II. *Cnemidophorus tigris* (Teiidae), with comparisons. *Herpetologica* 33: 223-234.
- Vitt L. J. y G. L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). Páginas 211-244. *In: Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Vitt, L. J., P. A., Zani, J. P. Caldwell y R. D. Durtsche. 1993. Ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus deppii* on a tropical beach. *Canadian Journal of Zoology* 71: 2391-2400.
- Vitt, L. J., P. A. Zani, J. P. Caldwell, M. C. Araújo y W. E. Magnusson. 1997. Ecology of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in the Amazon region of Brazil. *Copeia* 1997: 745-757.
- Vitt, L. J., E. R. Pianka, W. E. Cooper, Jr. y K. Schwenk. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist* 162: 44-60.
- Vogel, P. 1984. Seasonal hatchling recruitment and juvenile growth of the lizard *Anolis lineatopus*. *Copeia* 1984: 747-757.
- Von Bertalanffy, L. 1951. Metabolic types and growth types. *The American Naturalist* 85: 111-117.
- Vrijenhoek, R. C. 1989. Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates. Páginas 24-31. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York.
- Vrijenhoek, R. C. 1998. Animal clones and diversity: are natural clones generalists or specialists? *Bioscience* 48: 617-628.
- Vrijenhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. A list of the known unisexual vertebrates. Páginas 19-23. *In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York.
- Walker, J. M., R. M. Abuhteba y J. E. Cordes. 1991. Morphological and experimental verification of hybridization between all-female *Cnemidophorus laredoensis* B and gonochoristic *Cnemidophorus gularis*. *Herpetologica* 47: 152-164.
- Walker, J. M., J. E. Cordes, C. C. Cohn, H. L. Taylor, R. J. Kilambi y R. L. Meyer. 1994. Life history characteristics of three morphotypes in the parthenogenetic *Cnemidophorus dixonii* (Sauria: Teiidae) in Texas and New México. *The Texas Journal Science* 46: 27-33.
- Walker, J. M., 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 of a new triploid species. *Herpetologica* 53: 233-259.
- Wagner, D. A. y R. M. Andrews. 2002. Laboratory and field experiments identify sources of variation in phenotypes and survival of hatchlings lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 105-124.

- Webb, J. K., B. W. Brook y R. Shine. 2002. What makes a species vulnerable to extinction? comparative life-history traits of two sympatric snakes. *Ecological Research* 17: 59-67.
- Wirtz, P. 1999. Mother species - father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal Behaviour* 58: 1-12.
- White, M. J. D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press, New York. 961 p.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). Páginas 27-82. *In: Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Wright, J. W. y C. H. Lowe. 1968. Weeds, polyploids, parthenogenesis and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus*. *Copeia* 1968: 128-138.
- Yáñez-Arancibia, A. y J.W. Day, Jr., 1988. Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-stuarine system in the southern Gulf of Mexico. Páginas 1-40. *In: Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: la región de la Laguna de Términos*. A. Yáñez-Arancibia y J. W. Day, Jr. (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Organización de los Estados Americanos, México.

## APÉNDICE 1

### *El caso de Aspidoscelis rodecki<sub>p</sub>: una propuesta para su conservación*

En nuestro país pocas son las lagartijas partenogenéticas que existen y es menor el número de grupos de investigación que las estudian. De las especies partenogenéticas existentes quizás las menos estudiadas son las de la Península de Yucatán. De acuerdo con registros previos, la lagartija partenogenética *A. rodecki<sub>p</sub>* era relativamente abundante hace cuatro décadas en Puerto Juárez e Isla Mujeres y poco común en Isla Contoy, incluso podía colectarse en los alrededores de Cancún en los años setentas (McCoy y Maslin, 1962). Desafortunadamente en la actualidad esta especie presenta graves problemas de conservación que hacen patente la necesidad de procurar una estrategia para su conservación. Quedan por responder varias interrogantes en esta especie, entre ellas aspectos de su origen y distribución (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2003a), estrategias reproductoras en hábitats insulares y continentales (Hernández-Gallegos, 1998), atributos demográficos y de historia de vida, entre otros. El entendimiento de estos tópicos ayudarán a comprender el significado ecológico y adaptativo de la partenogénesis en las playas (Hernández-Gallegos *et al.*, 2002a).

### *Status de conservación de Aspidoscelis rodecki<sub>p</sub> dentro del PROY-NOM-059- ECOL-2000*

*Aspidoscelis rodecki<sub>p</sub>* es una especie endémica de México. Actualmente está considerada como una especie sujeta a protección especial dentro del Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000, sin embargo debe considerarse como una

especie en peligro de extinción ya que (i) es endémica y presenta una distribución muy restringida en el noreste de Quintana Roo, (ii) elevada dependencia a los hábitats costeros y (iii) el creciente y desmedido desarrollo urbano en la zona de incidencia de la especie, provoca la destrucción definitiva de su hábitat. El desarrollo urbano ha provocado la extirpación local de algunas poblaciones y la disminución drástica de otras. De continuar operando el crecimiento urbano, dos de las tres poblaciones donde se encuentra actualmente están en riesgo inminente de desaparecer a corto plazo. Es necesaria y urgente una regulación estricta de las playas en la Península de Yucatán, que si bien promueva su aprovechamiento también procure la conservación de la flora y fauna nativas.

*Propuesta de conservación para Aspidoscelis rodecki<sub>p</sub>*

La situación actual de las poblaciones de *A. rodecki<sub>p</sub>* es alarmante y su *status* reúne los requisitos para que esta lagartija se considere como una especie en peligro de extinción (Hernández-Gallegos y Méndez-de la Cruz, 2000). Una especie en peligro de extinción es aquella cuya área de distribución o tamaño de sus poblaciones han disminuido drásticamente poniendo en peligro su viabilidad biológica. Las especies partenogenéticas, incluyendo *A. rodecki<sub>p</sub>*, son una excepción dentro de esta categoría de riesgo, ya que su modo de reproducción clonal (Hernández-Gallegos *et al.*, 2003a) excluye la posibilidad de que su viabilidad biológica se vea afectada por la disminución de sus poblaciones. Es por esto que las especies partenogenéticas deben mencionarse como una excepción cuando se define la categoría de riesgo "En peligro de extinción", o cuando se menciona que la disminución del tamaño poblacional pone en riesgo la viabilidad biológica de una especie, dentro del PROY-NOM-059-ECOL-2000. El *status*



crítico de conservación que actualmente presentan las poblaciones *A. rodecki<sub>p</sub>*, no mejoraría directamente con su cambio de categoría de riesgo dentro del Proyecto de Norma Oficial Mexicana. El *status* de sus poblaciones mejoraría si se toman medidas inmediatas de conservación que tengan como objetivo primordial proteger a *A. rodecki<sub>p</sub>* y su hábitat. Dichas medidas deben promover un aprovechamiento razonable de su hábitat sin eliminar innecesaria y definitivamente el componente vegetal de su ambiente. La combinación de desarrollo urbano y conservación de hábitats costeros ha probado ser una práctica exitosa en algunas zonas de la Península de Yucatán.

(i) *Aspidoscelis rodecki<sub>p</sub>*, presenta una distribución relicta en el noreste de Quintana Roo (Fritts, 1969; Lee, 1996; McCoy y Maslin, 1962). Lee (1996) sugiere que la distribución actual de la herpetofauna en la Península de Yucatán, es resultado de una alteración por parte de la Cultura Maya. Aparentemente, hábitats abiertos se usaron para la agricultura causando fragmentación y reducción de éstos. Esta idea aparentemente explica la distribución de *A. maslini<sub>p</sub>* y *A. rodecki<sub>p</sub>* y sus especies parentales en la Península de Yucatán (Taylor y Cooley, 1995), sin embargo, no hay evidencia para inferir la forma y la magnitud del cambio en la distribución de estas especies. Algo bien documentado es la reciente disminución o desaparición local de poblaciones (incluyendo la población tipo) en Isla Mujeres (Hernández-Gallegos y Méndez-de la Cruz, 2000), las cuales eran abundantes hace cuatro décadas (McCoy y Maslin, 1962). Otra población posiblemente extinta es la de Punta Nizuc.

(ii) *Aspidocelis rodecki<sub>p</sub>*, al igual que las otras especies partenogenéticas del complejo *cozumela<sub>p</sub>* de la Península de Yucatán, habita preferentemente playas arenosas y rocosas (Hernández-Gallegos, 1998; Lee, 1996; McCoy y Maslin, 1962). La elevada dependencia de las playas por parte de *A. rodecki<sub>p</sub>*, hacen de esta lagartija una especie severamente amenazada y prioritaria para su conservación, debido principalmente al uso y la transformación que tienen su hábitats en la restringida región donde ocurre.

(iii) Su relativa alta prolificidad intrínseca conferida por la partenogénesis (Cole, 1984), parece insuficiente ante la eliminación definitiva del componente vegetal de su ambiente. Precisamente la destrucción y eliminación de la vegetación nativa de las playas, constituyen el principal factor de riesgo real para *A. rodecki<sub>p</sub>* y otras especies costeras, debido al constante y desmedido desarrollo urbano (creación de zonas turísticas y habitacionales). Esta práctica ha promovido en relativamente corto tiempo (20-30 años), la disminución poblacional en algunos sitios y la extinción local en otros. El principal riesgo potencial para *A. rodecki<sub>p</sub>* es que el desarrollo urbano se mantenga al mismo ritmo de crecimiento actual. Por lo anterior, es urgente una regulación estricta de las costas que promueva su aprovechamiento, sin eliminar innecesaria y permanente el componente vegetal (vital para las especies que ahí habitan). Aunque escasos, emporios turísticos en el noreste de Yucatán han combinado el desarrollo turístico y la conservación de hábitats costeros idóneos, para la permanencia de las poblaciones (Hernández-Gallegos, datos no publicados).

En los años setentas *A. rodecki<sub>p</sub>* fue colectada en Punta Nizuc (al sur de Cancún), sin embargo, exploraciones recientes han sido infructuosas y sugieren que esta población probablemente se encuentre extirpada en esta zona (Hernández-Gallegos, 1998) y que lo mismo sucedió con la población tipo (Hernández-Gallegos y Méndez-de la Cruz, 2000). Ambas extirpaciones son producto del crecimiento de la frontera urbana.

Actualmente dos de las tres localidades donde se distribuye *A. rodecki<sub>p</sub>*, Puerto Juárez e Isla Mujeres, representan zonas cuya degradación de sus hábitats costeros parece inminente a corto plazo, debido también al crecimiento urbano desmedido. En ambas zonas la destrucción del hábitat ha provocado la reducción poblacional o la reducción en su área de distribución en el mejor de los casos, en el peor de ellos se ha provocado la extirpación local de algunas poblaciones (por ejemplo: la población tipo en Isla Mujeres).



En Puerto Juárez la vegetación está altamente perturbada, nunca ha sido eliminada y probablemente representa una de las localidades más adecuadas para la colecta de individuos (Hernández-Gallegos, 1998; Lee, 1996). En este contexto, en Isla Contoy se encuentra la única población de *A. rodecki<sub>p</sub>* con mayor probabilidad de persistir a largo plazo, siempre y cuando las lagartijas, particularmente *A. rodecki<sub>p</sub>* y su hábitat, se incluyan primariamente dentro de los esquemas de conservación.

El *status* de conservación actual de *A. rodecki<sub>p</sub>*, no debe ser excusa para impedir la investigación científica a través de la recolecta de individuos, ya que proteger no significa dejar de recolectar. Experiencia personal con *A. rodecki<sub>p</sub>* y con al menos 10 especies de lagartijas de diferentes familias y hábitats, permite proponer que la recolecta de ejemplares con fines científicos debe ser permitida, en vista de que dicha práctica no provoca consecuencias poblacionales irreparables (*i. e.* extirpaciones locales), como sucede cuando se destruyen los hábitats. La investigación científica que se realice a través de recolectas aportará información actualizada y será de gran relevancia para tomar criterios de conservación. Incluso perturbaciones naturales de gran magnitud como son los huracanes y su efecto en las zonas costeras (Escobar-Nava, 1986; Gómez-Ramírez, 1998), parecen no extinguir localmente las poblaciones (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998, 2002b).