



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

REEVALUACIÓN TAXONÓMICA DE *Anolis compressicaudus* Y
Anolis tropidonotus spilorhipis (SAURIA: POLYCHROTIDAE)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

BIÓL. ROBERTO LUNA REYES

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA

MÉXICO, D. F.

ABRIL, 2006



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.

AGRADEZCO

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca-crédito otorgada que me permitió realizar la maestría. A la Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas, en especial a los doctores Juan José Morrone Lupi y Juan Núñez Farfán. También al personal de la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Ciencias, particularmente a la Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas y al Biol. Rafael Serrano.

A los miembros de mi Comité Tutorial: Los doctores Adrián Nieto Montes de Oca, Luis Medrano González y Virginia León Règnón.

DEDICATORIA

A la memoria de mis muertos, mi padre Javier†, mis hermanos Martha† y José†, mi hija Mirna†.

A mi esposa María Silvia y a mis hijos Javier Alejandro y Roberto Iván.

A mi madre María del Refugio.

A mis hermanos Yolanda, Javier, Rosaura y María Elena.

A mis amigos.

A Don Miguel Álvarez del Toro†.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por seguir brindando educación al estudiante interesado.

A México, entendido como la entidad geográfica, su gente y su cultura.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, por su amistad, por sugerirme el tema de tesis y por la dirección brindada para el desarrollo de este trabajo.

A la Dra. Norma L. Manríquez Morán, por su amistad y toda la asesoría en el trabajo de laboratorio, sin la cual no habría sido posible terminar la parte molecular de este trabajo.

A los doctores Luis Medrano González, Virginia León Règnón, Juan José Morrone Lupi y Norma L. Manríquez Morán por todos sus comentarios y atinadas sugerencias que permitieron mejorar el presente documento. Cualquier omisión es enteramente responsabilidad mía.

Al Ing. Pablo R. Muench Navarro, actual Director General del Instituto de Historia Natural y Ecología (IHNE) por el apoyo proporcionado para cursar mis estudios de maestría. Asimismo, al Biol. Froilán Esquinca Cano. Una mención especial al Dr. Carlos Romel Beutelpacher Baits por el apoyo brindado y por alentarme a continuar con el posgrado.

Al M. en C. Eduardo Morales Pérez, Director de Investigación del IHNE, por las facilidades brindadas para terminar la maestría. A los biólogos Carlos A. Guichard Romero y Gerardo Cartas Heredia, por todo el apoyo logístico proporcionado.

Al Dr. Carl S. Lieb, por facilitarme información no publicada sobre *Anolis* que se distribuyen en el estado de Chiapas. Al M. en C. Edmundo Pérez Ramos, personal adscrito a la Colección Herpetológica del MZFC, UNAM, por facilitarme especímenes

para su revisión y la información asociada a los mismos y por permitirme revisar ejemplares, parte de sus colectas, de los taxones bajo estudio. Al M. en C. Luis Canseco Márquez por facilitarme ejemplares de sus recolectas, así como algunos tejidos y datos asociados a los mismos. A Alberto Mendoza Hernández por el apoyo, principalmente al conseguir para mi literatura necesaria. A Uri Omar García Vázquez, por la asesoría brindada para la realización del análisis de componentes principales y el uso de los programas estadísticos. A Ubaldo Guzmán Villa por los servicios de cómputo brindados.

A la M. en C. Laura Márquez, del Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de Biología, UNAM, por secuenciar con prontitud mis muestras.

Agradezco profundamente a la Ing. Patricia Abraján Hernández del Laboratorio de Ciencias básicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), por el apoyo en la toma de fotografías. Gracias a Geovani García Burgos por elaborar para mi algunos de los mapas presentados. Al Dr. Eduardo Espinosa Medinilla le agradezco la disposición para usar su equipo de cómputo y la asesoría proporcionada.

A Noé Jiménez, Gustavo Zambrano, Eduardo Chamé, Arturo Hernández, Dave Prival, Humberto Montesinos, Daniela León, Jorge Arturo Hidalgo y Guillermo Enrique Sánchez por su apoyo en campo.

Al personal de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) adscritos en Juchitán, Oaxaca, especialmente al Ing. Carlos Solano, al médico Enrique Rojas y a los señores Tirso Vante, Alejandro Andrade y José Luis Gordon por todo el apoyo proporcionado para visitar La Gloria en Santa María

Chimalapa, Oaxaca.

Por la información proporcionada, por su guía, por darme posada o por permitirme muestrear en sus respectivos ranchos y/o comunidades a su cargo, especialmente a Pedro Alegría Nucamendi (Rancho Alegre), Santiago de la Cruz Domínguez (Las Conchitas), Javier León (El Aguajito), Gregorio Méndez y Besaleel Hernández (San Fernando), Medardo López (ejido Adolfo López Mateos, San Fernando), Rosario García Osorio (Ribera San Jorge, San Fernando), Obet Miguel Solano, Ramiro Hernández y Mario Guzmán (Bienes Comunes Cuauhtémoc Guadalupe, San Miguel Chimalapa).

A Eneas Morales González†, Santiago de la Cruz Domínguez y Abelardo de la Cruz Pérez, por el apoyo proporcionado al visitar el Parque Educativo “Laguna Bélgica” y áreas aledañas. Al personal de la Reserva de la Biosfera El Ocote, particularmente al asignado al Campamento Rabasa.

A Norma Manríquez, Luis Canseco, Angélica Corona, Roxana Aguilar, Itzel Durán, Alberto Mendoza, Uri García y Manuel Feria por su agradable compañía en los momentos de alimentación y esparcimiento en la Facultad de Ciencias.

A todas aquellas personas que me apoyaron siempre y que colaboraron en distintas formas para la culminación del presente trabajo.

Finalmente, pido sinceras disculpas por todas las omisiones involuntarias.

CONTENIDO

AGRADEZCO	2
DEDICATORIA	3
AGRADECIMIENTOS	4
CONTENIDO	7
RESUMEN	10
ABSTRACT	11
INTRODUCCIÓN	12
ANTECEDENTES	12
Sistemática del género <i>Anolis</i>	12
Situación en México	17
Propiedades del DNA mitocondrial y su uso en estudios filogenéticos	21
El grupo <i>humilis</i>	23
<i>Anolis compressicaudus</i> y <i>A. tropidonotus spilorhipis</i>	25
Planteamiento del problema	26
OBJETIVO GENERAL	28
OBJETIVOS PARTICULARES	28
MÉTODOS	29
I. Trabajo de campo	29
Sitios de recolecta de los ejemplares examinados	29
II. Trabajo de laboratorio	30
Muestras de ejemplares	30
Análisis de morfología externa	34

Caracteres morfológicos examinados	34
Análisis de las secuencias de DNA mitocondrial	40
Obtención de las secuencias	40
III. Análisis de datos	42
Análisis estadísticos	42
-Caracteres morfométricos	42
-Caracteres merísticos	43
-Caracteres cualitativos	43
Análisis de las secuencias de mtDNA	43
Análisis filogenético	44
1. Análisis de máxima parsimonia	44
2. Análisis bayesianos	45
RESULTADOS	47
Análisis de morfología externa	47
Caracteres morfométricos	47
Caracteres merísticos	54
Caracteres cualitativos	68
Diferencias morfológicas entre muestras de localidades	75
Análisis de DNA mitocondrial	82
Análisis filogenético	86
Relaciones filogenéticas	86
DISCUSIÓN	96
Análisis estadístico	96

Análisis filogenético	98
CONCLUSIONES	113
LITERATURA CITADA	115
ANEXOS	125
I. Sitios de donde provienen los ejemplares examinados	125
II. Ejemplares examinados	127
III. Topologías de los tres árboles más parsimoniosos	131
IV. Protocolos para la extracción, amplificación y purificación de mtDNA	134

RESUMEN

El objetivo del presente estudio, fue hacer una reevaluación taxonómica de *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus spilorhipis*, con base en morfología externa y secuencias de DNA mitocondrial. Para ello se examinaron 29 caracteres de morfología externa (morfométricos, merísticos y cualitativos) en un total de 196 lagartijas de los taxones bajo estudio, procedentes de diferentes localidades de los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo y Veracruz, México. Además se obtuvieron las secuencias de mtDNA de 22 ejemplares del complejo *A. compressicaudus* – *A. tropidonotus* provenientes de 16 diferentes localidades, así como de tres taxones utilizados como grupos externos.

Los caracteres morfológicos fueron analizados estadísticamente y a partir de las secuencias de mtDNA se realizó un análisis filogenético. Los resultados de los análisis de varianza y de componentes principales evidencian la existencia de dos grupos. Por su parte, la topología de los árboles obtenidos del análisis filogenético confirman la existencia de dos taxones distintos, nominalmente asignados a las especies *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus*. La diferenciación entre dichos taxones está apoyada por varios caracteres morfométricos, merísticos y cualitativos. Contrariamente, los resultados obtenidos no permiten diferenciar claramente a *A. t. spilorhipis* como una subespecie de *Anolis tropidonotus*. Se sugiere, de manera provisional, sinonimizar dicho taxón hasta realizar un estudio más profundo, que incorpore un mayor número de ejemplares y localidades en toda la distribución geográfica de la especie, realizándose también un análisis filogenético que considere datos morfológicos y moleculares.

El presente estudio aporta información taxonómica adicional para lograr una determinación confiable de los taxones referidos y contribuye al conocimiento de su distribución geográfica actual al incluirse otras localidades de recolecta.

ABSTRACT

The objective of the present study, was to make a taxonomic reevaluation of *Anolis compressicaudus* and *A. tropidonotus spilorhipis*, with base in external morphology and mitochondrial DNA sequences. For it 29 characters of external morphology (morphometric, meristic and qualitative) in a total of 196 lizards of taxa under study were examined, coming from different localities from the states from Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo and Veracruz, Mexico. In addition the sequences of mtDNA of 22 units of the complex *A. compressicaudus* – *A. tropidonotus* originating of 16 different localities, as well as of three were obtained taxa used like external groups.

The morphologic characters were analyzed statistically and as of the sequences of mtDNA a phylogenetic analysis was made. The results of the analyses of variance and main components demonstrate the existence of two groups. On the other hand, the topology of the obtained trees of the phylogenetic analysis confirms the existence of two taxa different, nominally assigned to *Anolis compressicaudus* and *A. tropidonotus* species. The differentiation between said taxa is supported by several morphometric, meristic and qualitative characters. Contrary, the obtained results do not allow to differentiate clearly to *A. t. spilorhipis* like a subspecies from *Anolis tropidonotus*. It is suggested, of provisional way, to sinonimizar this taxon until making a deeper study, than it also incorporates a greater number of specimen and localities in all the geographic distribution of the species, being made a phylogenetic analysis that considers morphologic and molecular data.

The present study contributes additional taxonomic information to obtain a reliable determination of taxa referred and contributes to the knowledge of its present geographic distribution when including itself other localities of collects.

INTRODUCCIÓN

Con aproximadamente 369 especies, *Anolis* constituye el género de lagartijas más diverso del mundo (Poe, 2004). Sus especies son numerosas en los trópicos y se distribuyen desde el sureste de los Estados Unidos en el norte, hasta Bolivia y Paraguay en el sur y en diversas islas del Caribe (Conant y Collins, 1991). Son lagartijas de cuerpo esbelto y con extremidades que varían en longitud dependiendo de sus hábitos; los dedos están alargados y presentan laminillas subdigitales transversalmente alargadas. Todas carecen de poros femorales. Los machos tienen abanicos gulares bien desarrollados; éstos son pequeños o rudimentarios en las hembras. La mayoría son arborícolas. Tienen una gran capacidad para cambiar de color y algunas especies pueden confundirse casi completamente con su medio (Smith y Brodie, 1982).

ANTECEDENTES

Sistemática del género *Anolis*

Con base en el análisis comparativo de caracteres osteológicos, Etheridge (1960) propuso una clasificación del género *Anolis*, dividiéndolo en dos secciones: (1) *alfa*, integrada por especies en las que la mayoría o todas las vértebras caudales carecen de procesos transversales; y (2) *beta*, en cuyas especies la mayoría o todas las vértebras caudales poseen un par de procesos transversales finos dirigidos anterolateralmente. Asimismo, con base en otros caracteres osteológicos, dividió a cada sección en series de especies: seis para la sección alfa y cinco para la sección beta. También dividió algunas de las series en grupos de especies.

Williams (1976) mantuvo la división principal del género en las secciones alfa y beta, pero subdividió a la sección alfa en dos subsecciones (*punctatus* y *carolinensis*) con base en la forma de la clavícula. Asimismo, modificó las subdivisiones de cada subsección, así como de la sección beta, en series de especies. Finalmente el género *Anolis* quedó dividido en 21 series: 14 para la sección alfa, agrupadas en las subsecciones *punctatus* (5 series) y *carolinensis* (9 series), y siete para la sección beta.

La clasificación de Etheridge (1960), modificada por Williams (1976), tuvo una aceptación muy amplia entre los herpetólogos de su época y posteriores. De hecho, la clasificación de Etheridge-Williams fue la base de la taxonomía del género durante casi tres décadas (Cannatella y de Queiroz, 1989). No obstante, desde finales de la

década de los setentas y principios de los ochentas, autores como Shochat y Dessauer (1981), Gorman *et al.* (1980) y Wyles y Gorman (1980) pusieron en duda la validez de la división del género *Anolis* en las secciones alfa y beta y la subdivisión de la primera sección en las subsecciones *punctatus* y *carolinensis*, debido a que, según datos inmunológicos y cariológicos, ninguno de los tres grupos puede considerarse como monofilético.

Con el fin de esclarecer las relaciones filogenéticas entre las series de especies del género *Anolis* propuestas por Etheridge (1960) y Williams (1976), Guyer y Savage (1986) analizaron de manera cladística tres series de datos (osteológicos, cariológicos e inmunológicos). Estos autores reconocieron cinco grupos monofiléticos principales y propusieron que cada uno de ellos se considerara como un género distinto. Los géneros propuestos fueron *Dactyloa*, *Semiurus*, *Ctenonotus*, *Anolis* y *Norops*; este último correspondería a la sección beta de la clasificación de Etheridge (1960) y Williams (1976). Las especies de la sección beta se distribuyen principalmente en México, América Central, América del Sur (Brasil, Paraguay, Bolivia, Perú, Colombia, Venezuela) y las islas de la parte oeste del Caribe (Cuba, Gran Caimán y Jamaica).

En un trabajo subsecuente, Cannatella y de Queiroz (1989) rechazaron el esquema de clasificación del género *Anolis* propuesto por Guyer y Savage (1986), argumentando, entre otras cosas, que los árboles obtenidos por dichos autores con base en análisis separados de los datos cariológicos, inmunológicos y osteológicos eran incongruentes entre sí. Cannatella y de Queiroz también enfatizaron que no existen datos que apoyen firmemente la monofilia de varios de los géneros

propuestos por Guyer y Savage, y que tampoco se justifica la división del género *Anolis* en los cinco géneros propuestos. Williams (1989) tampoco aceptó el esquema clasificatorio del género *Anolis* sugerido por Guyer y Savage (1986), criticando la manera en la cual se delimitaron los géneros mencionados y enfatizando la necesidad de contar con más datos.

En forma paralela, Savage y Guyer (1989) revisaron la clasificación y composición de especies de cada uno de los géneros propuestos por ellos mismos, enlistando a las series, subseries, grupos y especies integrantes de cada género. En realidad, excepto por algunas modificaciones pequeñas, dicha clasificación infragenérica consistió en un reacomodo de las agrupaciones previamente propuestas por autores tales como Etheridge (1960), Williams (1976) y Lieb (1981).

En un trabajo posterior, Guyer y Savage (1992) contestaron a cada una de las críticas hechas por Cannatella y de Queiroz (1989) y Williams (1989), y para respaldar su propuesta, utilizaron ahora datos osteológicos, cariológicos y electroforéticos (con algunos cambios). Sin embargo, en el árbol que obtuvieron uno de los géneros considerados, *Anolis (sensu stricto)*, no resultó monofilético y tampoco presentaron caracteres que respaldaran la monofilia de los otros géneros propuestos.

En un estudio más reciente, Jackman *et al.* (1999) intentaron esclarecer las relaciones de parentesco entre especies pertenecientes a los géneros *Chamaeleolis*, *Chamaelinorops*, *Phenacosaurus* y diferentes grupos del género *Anolis*. En dicho trabajo se utilizaron secuencias de DNA mitocondrial correspondientes a la subunidad 2 del gen de la deshidrogenasa NADH (ND2) y de genes correspondientes a 17 RNAs de transferencia, así como datos de 16 caracteres morfológicos. De los

taxones propuestos por Guyer y Savage (1986), sólo el género *Norops* resultó ser monofilético en el árbol más parsimonioso. Además, la mayor parte de los árboles más parsimoniosos mostraron que el género *Anolis* (tal como se le conoce de manera tradicional) es parafilético con respecto a los géneros *Chamaelinorops*, *Chamaeleolis* y *Phenacosaurus*. Los autores también señalaron que una fragmentación adecuada del género, que creara únicamente taxones monofiléticos, tendría que abarcar al menos 17 géneros. En consecuencia, recomendaron no dividir al género *Anolis* e incluir dentro del mismo a las especies de los tres géneros mencionados.

Nicholson (2002) evaluó la monofilia de cinco grupos de *Norops* (*Anolis* de la sección beta: las series *auratus*, *fuscoauratus*, *grahami*, *petersi* y *sagrei*) usando el gen nuclear ITS-1. Como resultado del análisis con máxima parsimonia encontró apoyo para la monofilia de la serie *grahami*, pero no para las series *auratus*, *fuscoauratus*, *petersi* y *sagrei*. De manera similar, sólo encontró apoyo para la monofilia del grupo *laeviventris*, mientras que la monofilia de los grupos *auratus*, *crassulus*, *fuscoauratus*, *humilis*, *lemurinus*, *lionotus* y *petersi* fue rechazada o resultó ambigua.

Finalmente, Poe (2004) realizó un análisis filogenético de las lagartijas del género *Anolis* usando nuevos datos morfológicos en combinación con otros referidos previamente en la literatura. Poe utilizó 91 caracteres de osteología y anatomía externa para analizar 174 especies de *Anolis* y siete grupos externos. El análisis combinado de estos y otros tipos de caracteres (cromosomas, secuencias de DNA, aloenzimas e inmunología), mostró que únicamente las series de las Antillas (*sagrei* y *grahami*) de la sección beta son monofiléticas, ya que dentro del clado continental,

existen pocos grupos bien apoyados y muy pocos de ellos corresponden a los grupos informales reconocidos anteriormente. Con respecto a los grupos de especies, sólo los grupos *crassulus*, *gadovii*, *nebulosus* e *intermedius* parecen ser monofiléticos.

Existen razones (como la distribución geográfica y la presencia de procesos transversales dirigidos anterolateralmente en las vértebras caudales de sus especies) para aceptar la hipótesis de monofilia del género *Norops* (Nieto-Montes de Oca, 1994), y de hecho varios autores han adoptado este nombre para la sección beta del género *Anolis sensu lato* (ejemplo, Campbell *et al.*, 1989 y Smith y Smith, 1993).

Por otra parte, contrariamente a lo esperado, se han incrementado las dudas sobre la monofilia y las relaciones filogenéticas de los grupos de especies al interior de la sección *beta*. Por ello, en este trabajo se sigue considerando al género *Anolis* de manera tradicional, ya que como señala Nieto-Montes de Oca (1994), el reconocimiento de *Norops* llevaría a la creación de un taxón parafilético formado por las restantes especies del género *Anolis*. Además, en ausencia de una propuesta firme y adecuada respecto a cómo dividir al género *Anolis sensu lato*, y en particular cómo ubicar a las especies que habitan en el continente, resultaría prematuro aceptar a alguno o algunos de los grupos monofiléticos que incluye este taxón como géneros válidos, al no haberse comprobado de manera firme la monofilia de la mayoría de las series o grupos de especies.

Situación en México

Debido a que la gran mayoría de las especies nativas de México forman parte de la sección beta del género *Anolis*, es importante conocer las relaciones filogenéticas al

interior de dicha sección.

Smith y Taylor (1950) publicaron un volumen sobre los reptiles de México en el que proporcionaron información sobre las especies y subespecies mexicanas de *Anolis*, incluyendo aspectos tales como sus sinonimias, localidades tipo y distribuciones geográficas, así como una clave para la determinación taxonómica de las especies.

En las décadas de los sesentas y setentas, Henry S. Fitch visitó diferentes localidades de la República Mexicana y recolectó una cantidad considerable de material herpetológico, incluyendo ejemplares del género *Anolis*. A pesar de que este autor se enfocó principalmente a la realización de estudios de tipo ecológico, como señala Lieb (1981), es posible que se haya visto obligado a describir varias especies de *Anolis* (Fitch, 1978), con el fin de precisar la identidad taxonómica de las especies que le interesaban.

Utilizando técnicas fenéticas y cladísticas Lieb (1981) analizó la sistemática de dos grupos de especies de *Anolis* endémicos de México, *gadovii* y *nebulosus*, con base en datos bioquímicos y morfológicos. En dicho trabajo presentó una clasificación detallada de las especies mexicanas de *Anolis*, proporcionando información sobre la distribución geográfica e identidad taxonómica de las especies incluidas. También resaltó la necesidad de trabajar más la taxonomía de este grupo en México. A pesar de ello, no se realizaron estudios taxonómicos sobre el grupo durante casi una década y media.

En su “Sinopsis de la Herpetofauna de México”, Smith y Smith (1993) listaron gran parte de las publicaciones que tratan o hacen referencia a anfibios y reptiles

mexicanos (incluyendo a los *Anolis*). En dicho trabajo, los autores reconocieron 67 especies mexicanas de *Anolis*, proporcionando una lista actualizada de las mismas, e incluyendo sinonimias. Es de notar que Smith y Smith aceptaron el nombre de *Norops* para las especies incluidas en la sección beta, como lo propusieron Guyer y Savage (1986, 1992).

Por su parte Flores-Villela (1993), en su obra titulada “Herpetofauna Mexicana” registró 48 especies mexicanas de *Anolis*. Sin embargo, no incluyó a varias especies previamente registradas, presumiblemente debido a la incertidumbre existente en torno a su validez. La discrepancia entre los números de especies reconocidos en ese trabajo y en el de Smith y Smith (19 especies) refleja la confusión existente en torno a la identidad taxonómica de muchas poblaciones de lagartijas pertenecientes a este género.

Nieto-Montes de Oca (1994), realizó una revisión taxonómica del grupo *schiedii*, el de mayor diversidad y más problemático de los grupos mexicanos de *Anolis*. Entre otras cosas, proporcionó una descripción taxonómica detallada de cada una de las especies que integran este grupo y volvió a poner énfasis en el poco conocimiento taxonómico que se tiene de las lagartijas del género.

Lieb (2001) resumió la composición taxonómica, caracteres morfológicos diagnósticos y distribución geográfica de quince grupos de especies del género *Anolis* registrados en México y propuso un nuevo agrupamiento para los grupos *fuscoauratus* y *nebulosus* basado en las afinidades de los grupos de especies. Nuevamente enfatizó que las relaciones de *Anolis barkeri* y *A. capito* permanecen oscuras, así como las relaciones entre los grupos de especies propuestos. El autor

proveyó una clave para la identificación de los grupos de especies y mapas que resumen la información sobre la distribución regional de las especies en México y en el norte de Centroamérica.

Recientemente, se han realizado estudios de reevaluación taxonómica de algunos taxones. Al respecto, Feria-Ortíz (2001) llevó a cabo una revisión taxonómica del grupo de especies *subocularis*, con base en caracteres morfológicos. Este autor consideró que dicho grupo está integrado por dos especies, *A. boulengerianus* y *A. subocularis*, pero recomendó el estudio de caracteres moleculares (así como la inclusión de otras muestras de lagartijas) para establecer más firmemente la composición específica del grupo *subocularis*.

Sarmiento-Palmeros (2004) realizó una revisión taxonómica de las poblaciones de *Anolis* del grupo *nebuloides* de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca empleando caracteres morfológicos externos. Como parte de sus resultados, aportó información sobre la variación individual y geográfica de *A. nebuloides*. Además, consideró que los caracteres de ejemplares de Atlixnac, Guerrero, coinciden con las descripciones de *A. nebulosus*, mientras que los de las localidades de Chilpancingo y Tlachachistlahuaca, Guerrero, indican la validez de *A. megapholidotus*. Asimismo, mencionó que los criterios para la diferenciación de *A. simmonsii* no parecen suficientes para considerar su validez.

Hasta la fecha, excepto por la obra de Lieb (1981), todo el trabajo taxonómico realizado con lagartijas mexicanas de género *Anolis* se ha basado en el análisis de caracteres morfológicos, y ha tenido el fin de esclarecer la identidad taxonómica de ejemplares o muestras de ejemplares particulares (descripción de especies recién

descubiertas, esclarecimiento de sinonimias, ampliación del área de distribución, etc.). No obstante, a pesar del esfuerzo realizado en esta dirección, aún persisten muchos problemas en este nivel y en consecuencia se está lejos de conocer con certeza la composición de especies de *Anolis* presentes en México.

La insuficiencia de conocimiento taxonómico en este grupo de lagartijas se debe en parte a la gran diversidad de especies de este género en México. Otros factores que han obstaculizado el estudio taxonómico de las especies del género *Anolis*, y en general de todas las lagartijas son la poca accesibilidad del material tipo que se encuentra alojado en colecciones extranjeras (en particular el material que se encuentra en colecciones europeas), la escasa información sobre la morfología externa (por ejemplo, muchas especies se han descrito con base en unos cuantos ejemplares, lo que limita el conocimiento de la variación existente en los caracteres considerados), el conocimiento incompleto sobre la distribución geográfica de los taxones y la falta de aplicación de criterios objetivos para la delimitación de las especies (Zaldívar-Riverón, 2000).

Propiedades del DNA mitocondrial y su uso en estudios filogenéticos.

La sistemática filogenética tiene como objetivo central descubrir los patrones producto de la historia evolutiva y de ancestría común entre las especies. Por tanto, permite generar la información básica para descubrir y reconstruir patrones biológicos y generar mejores hipótesis para explicar los procesos que producen dichos patrones (Eldredge y Cracraft, 1980 y Renner y Ricklefs, 1994 citados por Sosa y Ogata, 1998). A partir del surgimiento de diferentes métodos bioquímicos los

estudios taxonómicos se han beneficiado significativamente. Al respecto, el empleo de la técnica de secuenciación de ácidos nucleicos como herramienta en sistemática se ha incrementado considerablemente en años recientes de forma más marcada que otros tipos de técnicas moleculares (Hillis y Moritz, 1996).

El uso de secuencias de mtDNA ha adquirido un gran interés para los sistematas y genetistas de poblaciones al poseer importantes propiedades para este tipo de estudios (Wilson *et al.*, 1985 citado por Nieto y Llorente, 1994): 1) el DNA mitocondrial representa la unidad mejor conocida del DNA eucarionte porque es más fácil de purificar que cualquier otro segmento específico del DNA nuclear; 2) es más fácil de caracterizar porque es pequeño y carece de muchos de los rasgos complejos del DNA nuclear; 3) está distribuido universalmente en el reino animal y es notablemente uniforme en contenido genético; 4) los tipos de cambio evolutivo que sufre el mtDNA son relativamente simples, son principalmente sustituciones de bases y adiciones mutacionales de longitud que se acumulan predominantemente en las pequeñas regiones no codificadoras; 5) tiene una tasa de cambio mucho más rápida que el DNA nuclear; 6) hasta donde se sabe, el mtDNA se hereda sólo maternalmente y todos los organismos son haploides con respecto al número de tipos de mtDNA transmitidos a la siguiente generación; y 7) de acuerdo con lo que se conoce, la recombinación no ocurre en el mtDNA (excepto quizá en el asa de desplazamiento). Esta propiedad, aunada a la anterior, sugiere que el mtDNA puede ser una herramienta genealógica muy poderosa.

Nieto y Llorente (1994) mencionan que las comparaciones de secuencias de mtDNA pueden considerarse como una fuente válida de datos filogenéticos.

Asimismo, la secuenciación de mtDNA provee de un mayor número de caracteres informativos en un tiempo relativamente corto y puede dar como resultado una filogenia con mayor resolución (Hillis y Moritz, 1996).

Wiens y Penkrot (2002) sugieren que los datos de mtDNA representan una herramienta muy poderosa en la delimitación de especies o poblaciones estrechamente relacionadas, especialmente en grupos que son difíciles de resolver con los marcadores de origen nuclear o con datos morfológicos. El problema práctico que significa establecer límites interespecíficos es de primera importancia en muchas áreas de la biología evolutiva. Asimismo la descripción reciente de nuevos métodos para delimitar especies sugiere un renovado interés por este tópico (Marshall y Sites, 2003).

El grupo *humilis*

Este grupo está compuesto por seis especies (*Anolis compressicaudus* Smith y Kerster, 1955; *A. tropidonotus* Peters, 1863; *A. uniformis* Cope, 1885; *A. humilis*, Peters, 1863; *A. nothopholis* Boulenger, 1896 y *A. wampuensis* McCranie y Kohler, 2001). Los taxones que se distribuyen en México son *A. compressicaudus*, *A. tropidonotus* y *A. uniformis*. Los otros miembros del grupo son *A. humilis* de tierras bajas de Centroamérica, *A. notopholis* del noroeste de Colombia y *A. wampuensis* del este de Honduras.

Los “anoles” de este grupo son pequeños o de tamaño mediano; las características sobresalientes que los distinguen de otros grupos son: la presencia de una profunda foseta axilar, hileras de escamas dorsales que están abruptamente

agrandadas y fuertemente unicarinadas, y escamas dorsales de la cabeza fuertemente quilladas, a tal grado que sus contornos son difíciles de distinguir (excepto en *A. notopholis*, donde las quillas de las escamas de la cabeza están reducidas). En especies cuyo cariotipo es conocido, los cromosomas sexuales heteromórficos están aparentemente ausentes (cuatro de cinco taxones; Gorman, 1973; Lieb, 1981). En México, las especies del grupo *humilis* se distribuyen en los bosques lluviosos y de tierras bajas de la vertiente del Atlántico desde Veracruz hasta Chiapas y en partes de la Península de Yucatán. A excepción de *A. compressicaudus*, las demás especies mexicanas presentan una distribución relativamente amplia (fig. 1).

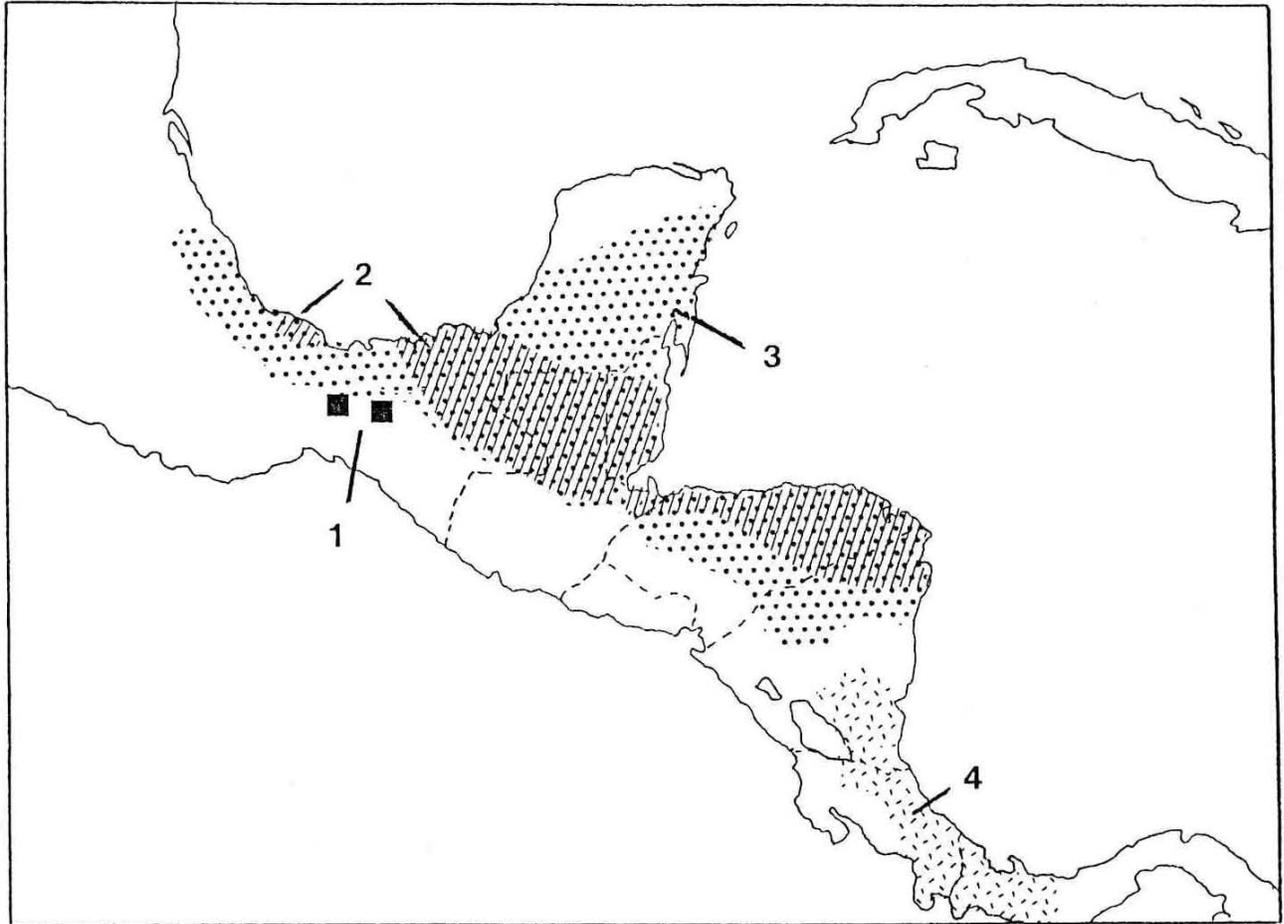


Figura 1. Distribución geográfica de *Anolis* del grupo *humilis* (Lieb, 2001 y datos no publicados del mismo autor). 1 = *Anolis compressicaudus*; 2 = *A. uniformis*; 3 = *A. tropidonotus*; y 4 = *A. humilis*. No se muestra la distribución de *A. notopholis* y *A. wampuensis*.

Anolis compressicaudus y *A. tropidonotus spilorhipis*

Anolis compressicaudus es una especie endémica de México. Se conoce de los estados

de Oaxaca y Chiapas. Sin aportar datos precisos de localidades, Casas-Andreu *et al.* (1996, 2004) mencionan que en el estado de Oaxaca, *A. compressicaudus* se distribuye desde los 100 hasta los 1000 m en las provincias fisiográfico-florísticas Planicie Costera del Golfo, Istmo de Tehuantepec y Sierra Atravesada. En Chiapas se ha registrado principalmente en la actual Reserva de la Biosfera Selva del Ocote y área de influencia (Álvarez del Toro, 1982; Johnson, 1989). En el Ocote se ha registrado a una altitud de 600 msnm. El holotipo en el que Smith y Kerster (1955) basaron la descripción de *A. compressicaudus* corresponde a una localidad cercana a La Gloria, Oaxaca, mientras que los paratipos son de El Ocote, 35 km al noroeste de Ocozocoautla, Chiapas.

Anolis tropidonotus es una especie de tierras bajas; se distribuye en la vertiente del Atlántico en México, Belice, Guatemala, Honduras y Nicaragua (Stuart, 1955; Villa *et al.*, 1988). En México, se distribuye en los estados de Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo (Álvarez del Toro, 1982; Casas-Andreu *et al.*, 1996; Smith y Taylor, 1966).

Morfológicamente, *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus* son muy parecidas por poseer escamas sobre la cabeza agrandadas y fuertemente quilladas que no difieren grandemente en tamaño; escamas dorsales y ventrales grandes y fuertemente quilladas; escamas dorsales claramente diferenciadas de las laterales y más grandes que las ventrales; y una profunda foseta axilar. Por ello, es difícil su determinación taxonómica.

Planteamiento del problema.

Desde que *Anolis compressicaudus* fue descrita como especie por Smith y Kerster en

1955, su diferenciación respecto de *A. tropidonotus* ha resultado problemática. El nombre científico de este taxón hace referencia a una de sus características diagnósticas, la posesión de una cola fuertemente comprimida lateralmente. Al respecto, Smith y Kerster mencionan que esta condición se presenta sobre todo en los machos, ya que en las hembras la compresión es ligeramente menor. Sin embargo, la cola también es comprimida lateralmente en *A. tropidonotus* y la diferencia entre estos taxones en dicho carácter no es evidente, si es que existe. Asimismo, la consistencia de otros caracteres diagnósticos de *A. compressicaudus* no ha sido comprobada, por ejemplo, la presencia de escamas dorsales en aproximadamente diez hileras longitudinales y aproximadamente dos veces más grandes que las ventrales.

Por su parte la subespecie *A. tropidonotus spilorhipis* fue descrita por Álvarez del Toro y Smith (1956) con base en un macho adulto (holotipo) de la localidad "Cerro Ombligo", municipio de San Fernando, Chiapas y de varios paratipos del Arroyo Mono Blanco, aproximadamente a 32 km al norte de Tapanatepec, Oaxaca. Dichos autores mencionaron que este taxón tiene una distribución limitada a la vertiente del Atlántico, ocurriendo en elevaciones considerables: 1280 m en Cerro Ombligo y elevaciones similares en el Arroyo Mono Blanco. Las dos poblaciones de *A. t. spilorhipis* parecen diferir de *A. t. tropidonotus* principalmente en color y marcas del abanico y en el gran tamaño de las escamas sobre el hocico y el dorso. Dichos autores mencionan que *A. t. spilorhipis* tiene pocas escamas entre las cantales (5-8 en 8 ejemplos; conteo mínimo promedio = 6.6; 88 % con 7 o menos); abanico gular con una o dos manchas negras fuertemente definidas hacia el margen

anterior y escamas dorsales agrandadas aunque sólo ligeramente más grandes que las ventrales. Por su parte *A. t. tropidonotus* tiene un mayor número de escamas entre las cantales (7-10 en 56 ejemplos; conteo mínimo promedio = 8.4; 5.4 % con 7 o menos); abanico gular con una línea oscura curva, difusa, cerca del margen del abanico o ninguna marca en absoluto y escamas dorsales ligeramente más pequeñas que las ventrales.

Considerando la escasez de evidencia morfológica para la diferenciación entre *A. tropidonotus* y *A. compressicaudus* y la ausencia de barreras geográficas entre sus respectivas distribuciones, es posible que estos taxones sean en realidad coespecíficos. Por otra parte, la aparente distintividad morfológica de las poblaciones de *A. tropidonotus spilorhipis*, su distribución a una mayor altitud, así como su aislamiento geográfico de *A. t. tropidonotus*, sugieren que este taxón podría reconocerse como una especie distinta, más que una subespecie.

OBJETIVO GENERAL

- Reevaluar el estado taxonómico de la especie nominal *Anolis compressicaudus* y de la subespecie *A. tropidonotus spilorhipis*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Examinar la variación de dos conjuntos de datos: Morfología externa y secuencias de mtDNA, para definir la situación taxonómica de los taxones bajo estudio.
- En caso de que dichos taxones sean válidos, aportar información diagnóstica y sobre su distribución geográfica.

MÉTODOS

I. Trabajo de campo

Sitios de recolecta de los ejemplares examinados

Una parte de los ejemplares examinados es producto de las recolectas realizadas en el presente estudio; la otra se obtuvo de los acervos de los siguientes museos: Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera"(MZFC) de la Facultad de Ciencias, UNAM; Colección Herpetológica (IHNHERP) del Instituto de Historia Natural y Ecología; Museo de Zoología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (MZ ICACH); y University of Illinois Museum of Natural History (UIMNH). Los ejemplares recolectados provienen de varias localidades de los estados de Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Campeche y Quintana Roo (anexo 1).

Con la finalidad de contar con mayor información para el análisis comparativo, se puso mayor énfasis en el muestreo de las localidades tipo y áreas aledañas de *A. compressicaudus* y *A. tropidonotus spilorhipis*, respectivamente. Inicialmente se recolectó una muestra pequeña (aproximadamente cinco ejemplares, por localidad visitada). Posteriormente se realizó una revisión de tipo preliminar para detectar alguna variación en los caracteres morfológicos de los ejemplares obtenidos en diferentes localidades. Cuando se presentó tal variación, se consideró la recolecta de 10 a 20 ejemplares, incluyendo organismos machos y hembras. Cabe mencionar que a pesar del esfuerzo de muestreo realizado, en algunas localidades el número de ejemplares recolectados fue bajo.

Las técnicas utilizadas para la captura, el sacrificio, preservación y etiquetado de los organismos fueron las recomendadas por Casas-Andreu *et al.* (1991), Pisani y

Villa (1974) y Simmons (2002). Los ejemplares recolectados como resultado del presente estudio se encuentran en proceso de incorporación en los acervos de las Colecciones Herpetológicas del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” (MZFC) de la Facultad de Ciencias, UNAM y del Instituto de Historia Natural y Ecología de Chiapas (IHNHERP).

II. Trabajo de laboratorio

Muestras de ejemplares

Los ejemplares disponibles se integraron en muestras, constituidas por ejemplares de la misma localidad o de localidades muy cercanas (de la misma región fisiográfica y de hábitat similar) y homogéneos en morfología. Se formaron 12 muestras: Una en Campeche (dos localidades), seis en Chiapas (27 localidades), tres en Oaxaca (siete localidades), una en Quintana Roo (dos localidades) y una en Veracruz (cuatro localidades). Cabe mencionar que el número de ejemplares existentes por muestra no es homogéneo, ya que existen muestras con pocos ejemplares examinados (cuadro 1 y fig. 2).

Cuadro 1. Relación de muestras de ejemplares y localidades.

No. Muestra	Localidades
Campeche (una muestra, dos localidades).	
1 (CAM1)	<ul style="list-style-type: none"> - Ejido Narciso Mendoza, Calakmul. - Zona Arqueológica de Calakmul, Calakmul.
Chiapas (seis muestras, 27 localidades).	
1 (CM1)	<ul style="list-style-type: none"> - El Ocote, 4 km SW en línea recta de unión Río La Venta-Presa Malpaso, Ocozocoautla. - Selvas de El Ocote, 35 km al NW de Ocozocoautla, Ocozocoautla. - 25 km NO Ocozocoautla, Rancho Santa Martha, Ocozocoautla.
2 (CM2)	<ul style="list-style-type: none"> - Parque Educativo Laguna Bélgica, 17 km N Ocozocoautla, Ocozocoautla. - Km 21 Carretera Ocozocoautla Apic-Pac (vía autopista), Ocozocoautla. - 23 km carretera Ocozocoautla-Apic Pac, Ocozocoautla. - 26 km N Ocozocoautla, Ocozocoautla. - Rancho El Aguajito, 10 km NW de Ocuilapa, Ocozocoautla. - Km 43 carretera Ocozocoautla-Malpaso, Ocozocoautla. - Malpaso, Arroyo Cacahuano, Ocozocoautla.
3 (CM3)	<ul style="list-style-type: none"> - Rancho Las Conchitas, 15 km N y 4.5 W de Ocozocoautla, Ocozocoautla. - Cerro La Campana, 2 km S del poblado del ejido Ribera Candelaria, San Fernando. - El Pozo, 12 km NW de Berriozábal, Berriozábal.
4 (CM4)	<ul style="list-style-type: none"> - Paraje Tacñe, Copainalá. - 1.7 km N del poblado del ejido Ribera San Jorge, San Fernando. - 1 km N del poblado del ejido Cuauhtémoc, San Fernando. - Arroyo Simbac, 8 km N de Villa Allende (=San Fernando). - Villa Allende (=San Fernando) some 18 km N of Tuxtla Gutierrez, San

	<p>Fernando.</p> <ul style="list-style-type: none"> - Cañada Tzintzum, 4 km N y 2.5 W de San Fernando, San Fernando. - Cerro Ombligo, 4.5 SW de San Fernando, San Fernando. - Rancho “El Alteño”, San Fernando. - Rancho Tzanet, 1 km E de Benito Juárez, San Fernando. - Rancho “La Merced”, San Fernando. - Tierra Colorada, Tuxtla Gutiérrez.
5 (CM5)	<ul style="list-style-type: none"> - Rancho El Canelar, 16 km al SE de Ocozocoautla, Ocozocoautla. - Rancho Alegre, km 87 carretera Tuxtla Gutiérrez-Villaflores, Villaflores.
6 (CM6)	<ul style="list-style-type: none"> - Lagunas de Montebello, Independencia.
Oaxaca (tres muestras, siete localidades).	
1 (OM1)	<ul style="list-style-type: none"> - Chalchijapa, Región de los Chimalapas, Santa María Chimalapa. - San Isidro La Gringa, Región de los Chimalapas, Santa María Chimalapa. - La Gloria, 12 km NE de Cuauhtémoc Guadalupe, Santa María Chimalapa.
2 (OM2)	<ul style="list-style-type: none"> - Km 51 carretera Tuxtepec-Oaxaca, Valle Nacional. - Río San Juan, 1 km W de Valle Nacional.
3 (OM3)	<ul style="list-style-type: none"> - Al O del Cerro Baúl, 8.8 km S Rodolfo Figueroa. - Arroyo Mono Blanco, Juchitán.
Quintana Roo (una muestra, dos localidades).	
1 (QM1)	<ul style="list-style-type: none"> - A 9 km al W de la R. de Bacalar. - Chancá Veracruz, Felipe Carrillo Puerto.
Veracruz (una muestra, 4 localidades).	
1 (VM1)	<ul style="list-style-type: none"> - Cuautlapan, Cuautlapan. - Zona de Barrientos, Cerro Chicahuaxtla, Cuautlapan. - Xico, Xico. - Barranca Metlac, bajo el puente, Fortín.

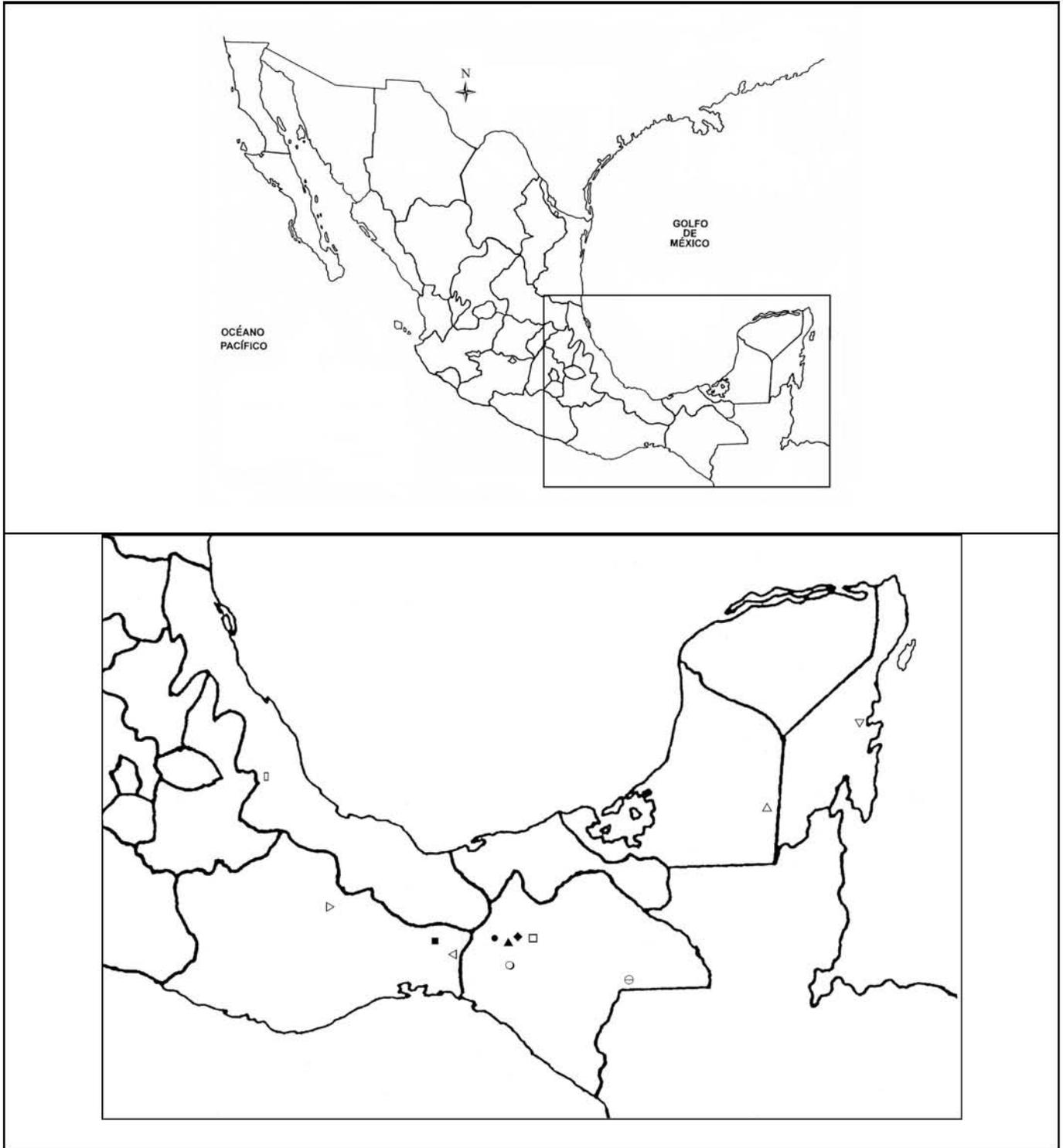


Figura 2. Muestras de localidades consideradas en el presente estudio. Campeche: CAM1 (Δ); Chiapas: CM1 (\bullet), CM2 (\blacktriangle), CM3 (\blacklozenge), CM4 (\square), CM5 (\circ), CM6 (\ominus); Oaxaca: OM1 (\blacksquare), OM2 (\triangleright), OM3 (\triangleleft); Quintana Roo: QM1 (∇) y Veracruz: VM1 (\circ).

Análisis de morfología externa

Se revisó un total de 196 ejemplares del complejo *Anolis compressicaudus* - *A. tropidonotus*; 97 producto de las recolectas realizadas como parte del presente estudio y 99 provenientes de los acervos de las colecciones antes mencionadas.

Inicialmente se hizo una revisión de 40 caracteres, pero sólo 29 mostraron variación potencialmente útil y fueron los que se utilizaron en los análisis subsecuentes. Once caracteres son de tipo morfométrico, 13 merísticos y cinco cualitativos.

Caracteres morfológicos examinados

Morfométricos (11 caracteres; fig. 3):

- 1 Longitud hocico-cloaca (LHC). Medida de la punta del hocico al margen distal de la cloaca.
- 2 Longitud de la tibia (LTI).
- 3 Longitud axila-ingle (LA-I).
- 4 Longitud de la cabeza (LCA). Medida de la punta del hocico al margen posterior de la abertura auditiva.
- 5 Ancho máximo de la cabeza (ACA). Medida al nivel del margen posterior de la abertura timpánica, donde se aprecia la máxima anchura de la cabeza.
- 6 Altura de la abertura auditiva (ALOI).
- 7 Ancho de la abertura auditiva (ANOI).
- 8 Longitud de la escama interparietal (LIP).
- 9 Ancho de la escama interparietal (AIP).

10 Altura de la cola (ALC). Medida a una longitud de la cabeza a partir de la cloaca.

11 Ancho de la cola (ANC). Medida a una longitud de la cabeza a partir de la cloaca.

Merísticos (13 caracteres; figs. 4 y 5):

1 Número de hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales (HSSO).

2 Número de escamas que separan los semicírculos supraorbitales de la interparietal (E-SSO).

3 Número de hileras de loreales (HLOR). Contadas al nivel de la segunda escama cantal.

4 Número de escamas cantales (CAN).

5 Número de escamas entre las cantales (E-CAN). Contadas al nivel de la segunda cantal.

6 Número de escamas supralabiales (SLAB). Contadas de la rostral hasta el nivel de la mitad del ojo.

7 Número de escamas infralabiales (ILAB). Contadas de la rostral hasta el nivel de la mitad del ojo.

8 Número de escamas en contacto posterior con la mentonal (E-M). Incluye la primera infralabial.

9 Número de escamas dorsales (DOR). Contadas a lo largo de la línea media dorsal del cuerpo (parte central), abarcando una cabeza de longitud.

10 Número de hileras longitudinales de escamas dorsales agrandadas (HLDOR). Contadas en la parte media del dorso.

- 11 Número de escamas ventrales (VEN). Contadas a lo largo de la línea media ventral del cuerpo (parte central), abarcando una cabeza de longitud.
- 12 Número de laminillas ventrales ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior, contadas desde la unión del dedo con la palma (LED).
- 13 Número de laminillas ventrales no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (LDD). Contadas desde la última laminilla ventral ensanchada hasta la escama anterior a la que forma la base de la uña.

Cualitativos (5 caracteres):

- 1 Profundidad de la concavidad frontal (CONFRO).
- 2 Forma de la abertura auditiva (FAOI). Muy ovalada (>2.3), ovalada (1.8-2.2); semiovalada (1.3-1.7) y redonda (0.8-1.2).
- 3 Patrón de coloración del abanico gular (COLABA).
- 4 Color de la mancha en el abanico gular (MANABA).
- 5 Grado de imbricación de las escamas ventrales (IVEN).

Se examinó el grado de compresión de la cola de los ejemplares de las diferentes muestras, expresado como el valor que resulta de dividir la altura de la cola (en mm) sobre el ancho de la misma. También se examinó la morfología de los hemipenes para detectar variación entre ejemplares de diferentes muestras.

Como información complementaria, para cada ejemplar se registró el sexo, número de ejemplar, fecha y hora de recolecta, localidad (con coordenadas exactas), hábitat (tipo de vegetación), microhábitat, hábitos y altitud sobre el nivel del mar.

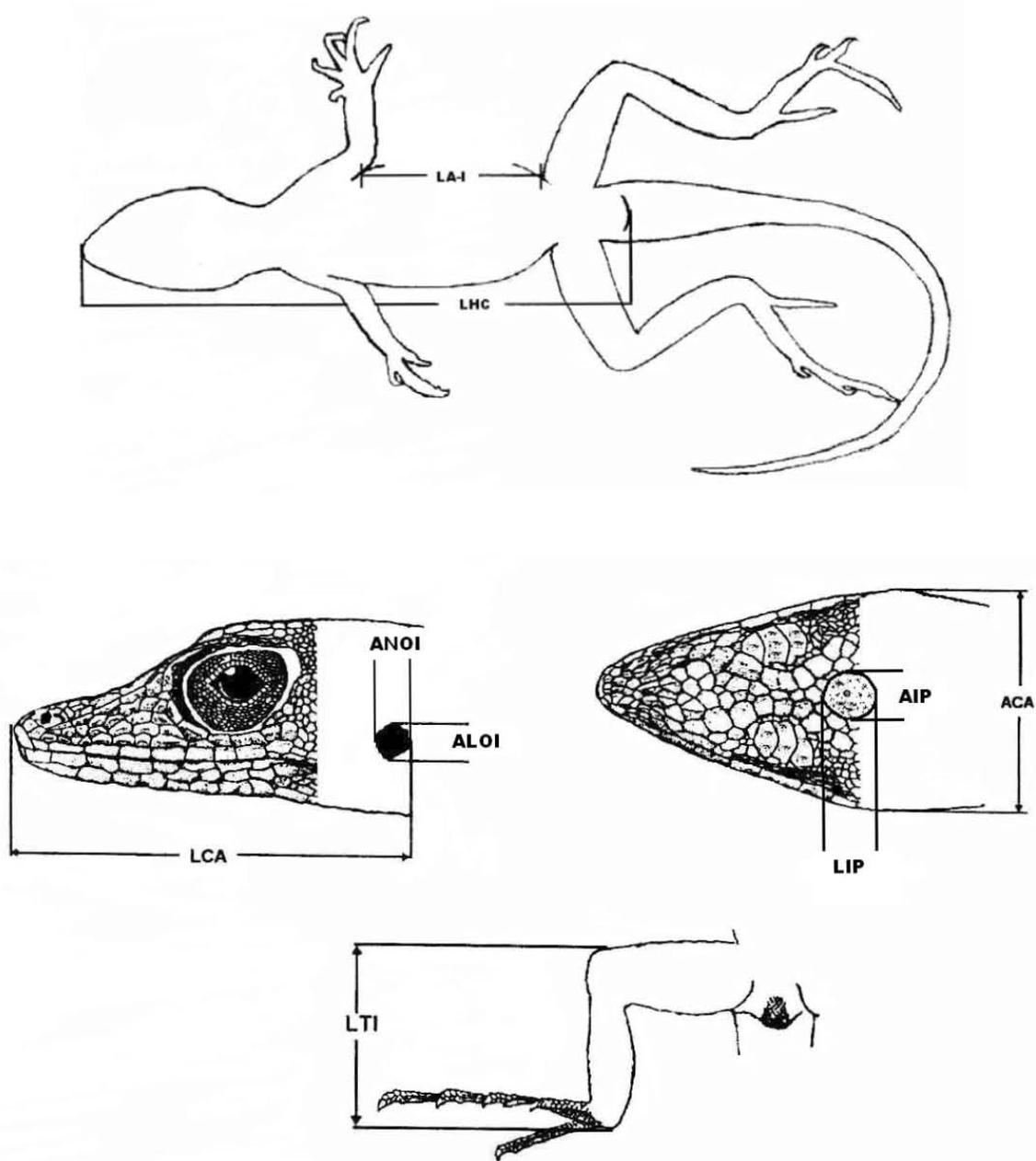


Figura 3. Algunos caracteres morfométricos examinados. LHC = Longitud hocico-cloaca; LTI = Longitud de la tibia; LA-I = Longitud axila-ingle; LCA = Longitud de la cabeza; ACA = Ancho máximo de la cabeza; ALOI = Altura de la abertura auditiva; ANOI = Ancho de la abertura auditiva; LIP = Longitud de la escama interparietal; AIP = Ancho de la escama interparietal. Modificado de Feria-Ortíz (2001) y Sarmiento-Palmeros (2004).

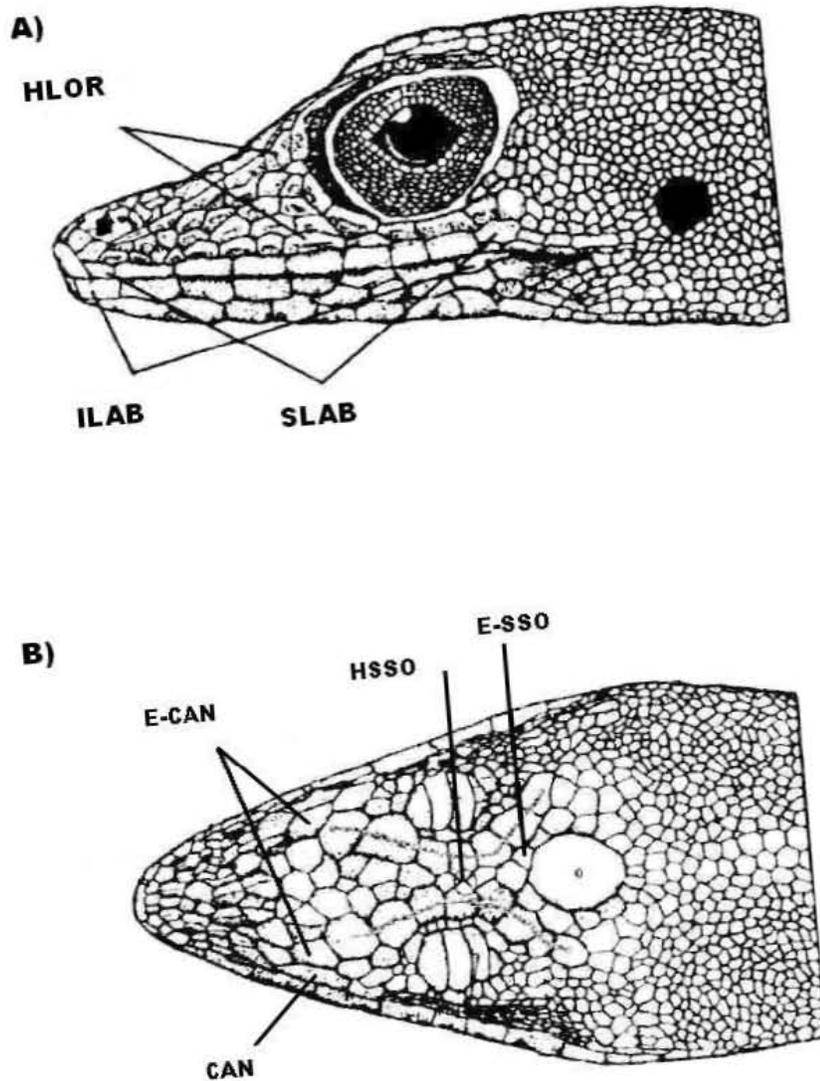


Figura 4. Algunos caracteres merísticos examinados. A. HLOR = Número de hileras de loreales; SLAB = Número de escamas supralabiales; ILAB = Número de escamas infralabiales. B. HSSO = Número de hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales; E-SSO = Número de escamas que separan los semicírculos supraorbitales de la interparietal; CAN = Número de escamas en la hilera cantal; E-CAN = Número de escamas entre las cantales. Modificado de Feria-Ortíz (2001).

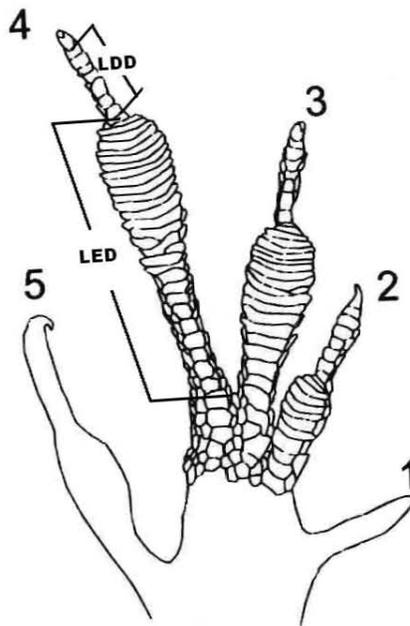
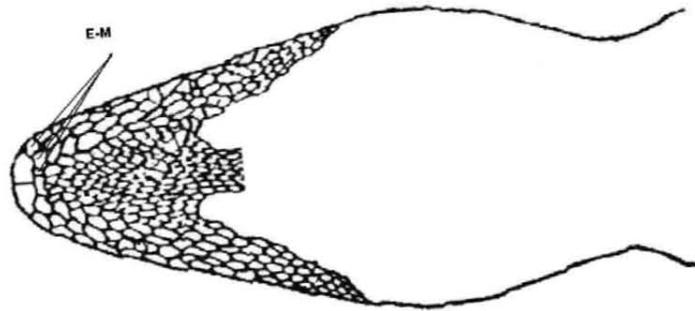


Figura 5. Algunos caracteres merísticos examinados (continuación). E-M = Número de escamas en contacto con la mentonal; LED = Número de laminillas ventrales ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior; LDD = Número de laminillas ventrales distales no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior. Modificado de Feria-Ortíz (2001) y Köhler (2001).

Análisis de las secuencias de DNA mitocondrial

Obtención de las secuencias

Los ejemplares recolectados fueron disecados para obtener muestras de tejido de hígado y/o músculo esquelético considerando dos ejemplares por localidad, cuando fue posible. Los tejidos extraídos se conservaron en alcohol etílico absoluto o nitrógeno líquido hasta su transferencia al ultracongelador de la colección de tejidos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC). La mayoría de las muestras son producto de las recolectas realizadas en el presente estudio; las demás provienen del acervo del MZFC.

Los pasos para la obtención de las secuencias de DNA mitocondrial fueron los siguientes:

I. Selección del marcador genético: Los datos moleculares se obtuvieron a partir de las secuencias del gen mitocondrial que codifica la subunidad 1 de la NADH deshidrogenasa (ND1) y el RNA de transferencia (tRNA) de metionina que han resultado ser altamente variables e informativos en estudios filogenéticos a nivel de especies y entre taxones estrechamente relacionados en varias familias de lagartijas, incluyendo Anguidae (Macey *et al.*, 1999), Teiidae (Reeder *et al.*, 2002) y Scincidae (Reeder, 2003).

II. Extracción del DNA: La extracción del DNA genómico se realizó por medio de la técnica estándar de fenol-cloroformo (Hillis *et al.*, 1996) y del protocolo propuesto por Fetzner (1999), que han generado resultados satisfactorios en diversas pruebas

realizadas previamente (los protocolos empleados se detallan en el anexo IV).

III. Amplificación del DNA: Para amplificar los fragmentos del mtDNA a secuenciar, se utilizó el método de la reacción en cadena de la DNA-polimerasa (*Polymerase Chain Reaction* o PCR) descrito por Palumbi (1996) y Avise (2004); y los oligonucleótidos (*primers*) L3428 publicado por Macey *et al.* (1999) y Jackman *et al.* (1999), y el H4419d diseñado en el laboratorio del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. Con el fin de visualizar los productos de la PCR, se preparó un gel de agarosa al 1% y se corrió una electroforesis.

IV. Purificación del DNA: La purificación de los productos de la PCR se llevó a cabo con el protocolo que utiliza Polietilen Glicol (PEG), de acuerdo a Reeder *et al.* (2002). Ver anexo IV.

V. Reacción de secuenciación: Los fragmentos de DNA purificados se utilizaron para realizar las reacciones de secuenciación. El DNA obtenido fue nuevamente purificado, empleando la técnica de Sephadex que utiliza columnas Centrisep (Princeton Separations). Ver anexo IV.

VI. Secuenciación: Una vez purificados, los productos de la reacción de secuenciación fueron secuenciados en un secuenciador automático ABIPrism 310 (Perkin Elmer).

III. Análisis de datos

Análisis estadísticos

Para valorar su variación geográfica, los caracteres morfológicos se analizaron utilizando las pruebas estadísticas (análisis de componentes principales, y análisis de varianza), con los programas Statistica para Windows, versión 6.0 (Statsoft, Inc., 1997) y Statgraphics Plus para Windows, Versión 4.1 (Statistical Graphics Corp., 1999).

-Caracteres morfométricos

Los caracteres morfométricos obtenidos de 188 ejemplares fueron evaluados con un análisis de componentes principales, con el objetivo de: 1) generar nuevas variables que puedan expresar la información contenida en el conjunto original de datos, 2) reducir la dimensionalidad del problema que se está estudiando y 3) eliminar, cuando sea posible, algunas de las variables originales si ellas aportan poca información (Pla, 1986). Antes de realizar el análisis, los datos fueron estandarizados siguiendo las recomendaciones de Eliosa-León (2002) y García-Vázquez (2004), utilizando para ello la siguiente fórmula: $y' = (y - \text{media}) / \text{desviación estándar}$. La estandarización es necesaria debido a la existencia de caracteres con distintos órdenes de magnitud; por ejemplo, altura y ancho de la abertura del oído o longitud y ancho de la escama interparietal vs longitud de la tibia (Pla, 1986).

-Caracteres merísticos

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre las muestras en estos caracteres, se realizó un análisis de varianza (ANOVA). Cabe mencionar que se excluyó del análisis a la muestra CM6, ya que está representada por un solo ejemplar. También se realizó la prueba de intervalos múltiples para determinar entre que pares de muestras las medias son significativamente diferentes e identificar grupos respecto a sus medias. Para apoyar el análisis, se realizaron gráficas de caja por ser medios muy informativos para la presentación visual de este tipo de datos (Ashcroft y Pereira, 2003).

-Caracteres cualitativos

Para cada uno de los cinco caracteres de tipo cualitativo se analizó la frecuencia con la que cada estado de carácter se presentó en las diferentes muestras.

Análisis de las secuencias de mtDNA

Se analizó un fragmento de DNA mitocondrial que codifica parte del gen ND1 y el tRNA de metionina. Este fragmento tuvo una longitud de 947 bases. Las secuencias obtenidas fueron editadas y ensambladas usando el conjunto de programas denominado Staden Package (Staden, 1996; Bonfield *et al.*, 1999-2000), y se alinearon usando el programa Clustal X versión 1.81 (Thompson y Gibson, 2000), con los parámetros estándares de alineamiento para pares de secuencias y para alineamiento múltiple. Posteriormente, el alineamiento se editó utilizando el programa MacClade (Maddison y Maddison, 2000).

Análisis filogenético

En el análisis filogenético se utilizaron como grupos externos a los taxones siguientes: *Anolis sericeus* (grupo *sericeus*), *A. gadovi* (grupo *gadovi*) y *A. nebulosus* (grupo *nebulosus*), todos representantes de la serie *auratus*. Se utilizó el método de la comparación de grupos externos, debido a que es el de uso más general para polarizar hipótesis de transformación de caracteres (Farris, 1982; Kluge, 1984, 1985; Brooks y Wiley, 1985). Las secuencias de mtDNA se analizaron usando dos diferentes métodos: 1) Análisis de máxima parsimonia y 2) Análisis bayesianos.

1. Análisis de máxima parsimonia

Estos análisis se corrieron en el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), versión 4.0b10 (Swofford, 2001). Las posiciones nucleotídicas fueron tratadas como caracteres no ordenados y con el mismo peso. Por el número de individuos o secuencias incluidas, los análisis de máxima parsimonia se realizaron mediante búsquedas heurísticas con la modalidad de adición de taxones al azar, con 1000 réplicas y la opción de intercambio de ramas o “*branch swapping*” *TBR (tree bisection and reconnection)*. Los huecos (*gaps*) en los alineamientos se trataron como datos faltantes. Se realizó un análisis de *bootstrap* no paramétrico (100 pseudoréplicas consistentes en una búsqueda heurística con adición de taxones al azar y 100 réplicas cada una, lo que representa un total de 10,000 búsquedas) para evaluar el grado de apoyo de cada clado individual, y se consideraron como fuertemente apoyados los clados con valores de *bootstrap* iguales o mayores al 70% (Hillis y Bull, 1993).

2. Análisis Bayesianos

Los análisis Bayesianos se consideran como una poderosa herramienta para la delimitación de especies y ofrece ventajas con respecto a otros métodos (Hall, 2004): Utiliza modelos de evolución de secuencias nucleotídicas para inferir relaciones filogenéticas, provee una forma objetiva de estimar los pesos que se asignan a los caracteres (Felsenstein, 1981) e incorpora aspectos importantes de la evolución molecular (tales como la variación en las tasas entre sitios y las frecuencias desiguales de las bases), que son difíciles de implementar en análisis de parsimonia. Se ha demostrado también que los análisis basados en modelos de evolución de secuencias estiman la filogenia eficiente y consistentemente bajo una variedad de condiciones simuladas y que son robustos a perturbaciones de los modelos y de sus parámetros (Yang, 1996). Asimismo, los métodos Bayesianos se han aplicado para inferir filogenias en varios casos (Felsenstein, 2004). Para determinar el modelo o modelos de evolución de secuencias que mejor se ajustaron a los datos, se utilizó el programa Modeltest v. 3.06 (Posada y Crandall, 1998). Los análisis se realizaron con el programa MrBayes v. 3.0 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Se realizó un análisis combinando los modelos de evolución que mejor se ajustaron a cada subconjunto de datos, como regiones codificadoras de proteínas *versus* regiones codificadoras de RNAs de transferencia. Cada análisis se corrió por un total de 1×10^6 generaciones. Una vez eliminados los árboles iniciales (los encontrados antes de que el logaritmo de la verosimilitud de los árboles alcance un óptimo y se estabilicen), los árboles restantes se usaron para generar árboles de consenso de mayoría. En este consenso, el porcentaje de topologías que recobran un clado particular representan la

probabilidad posterior de ese clado; es decir, la verdadera probabilidad de ese clado bajo el modelo de evolución asumido (Rannala y Yang, 1996). En consecuencia, se consideraron como significativamente apoyados los clados con probabilidades de 95% o mayores (Leaché y Reeder, 2002).

RESULTADOS

Análisis de morfología externa

Caracteres morfométricos

Utilizando el análisis de componentes principales se examinaron once caracteres morfométricos en 188 ejemplares agrupados en las muestras mencionadas anteriormente (cuadro 1).

Los tres primeros componentes explican en conjunto el 74.20 % de la variación total de la muestra (44.51 %, 17.90 %, y 11.80 %, respectivamente); (fig. 6, cuadro 2).

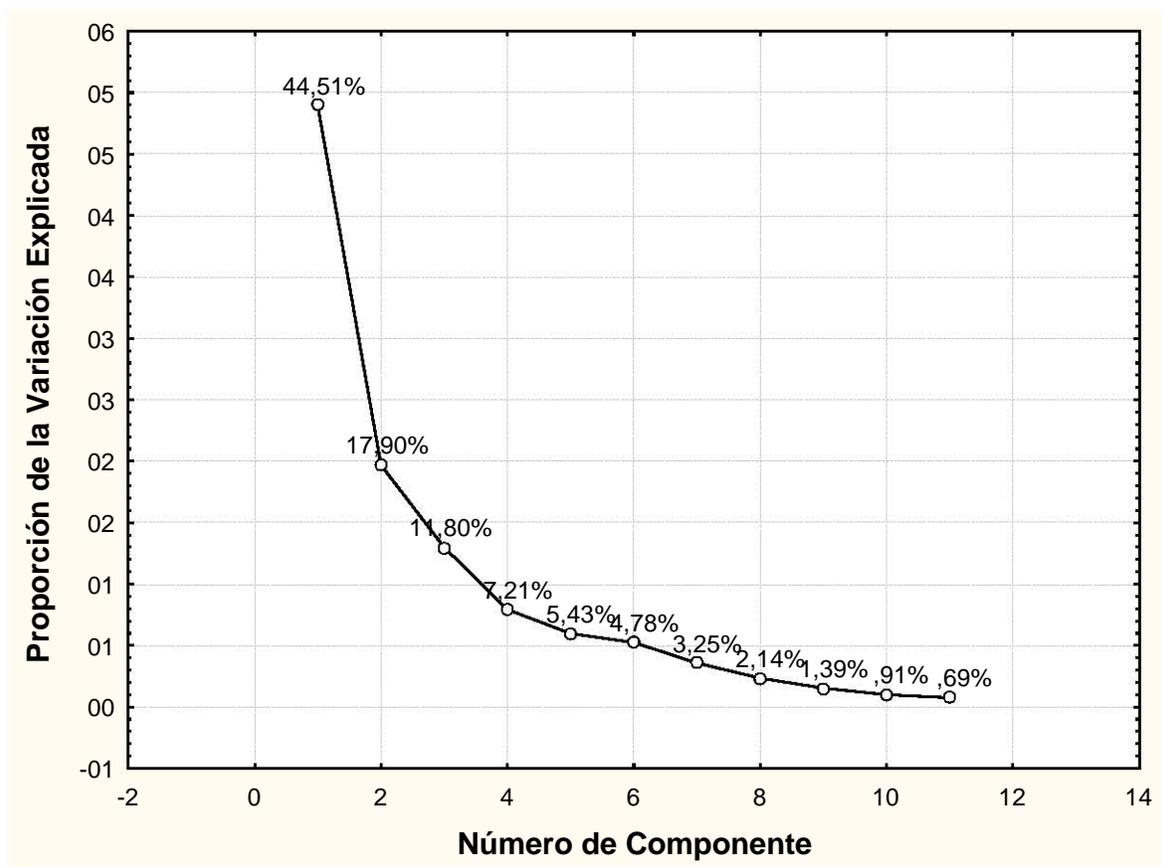


Figura 6. Porcentaje de variación total explicada por cada componente.

Cuadro 2. Eigenvalores, y porcentaje de la variación explicada por cada componente.

Componentes	Eigenvalor	Eigenvalor Acumulativo	Proporción de la Variación Total Explicada	
			Absoluta (%)	Acumulada (%)
1	4,895836	4,89584	44,50760	44,5076
2	1,968478	6,86431	17,89525	62,4029
3	1,297915	8,16223	11,79922	74,2021
4	0,792949	8,95518	7,20863	81,4107
5	0,597337	9,55251	5,43033	86,8410
6	0,525852	10,07837	4,78048	91,6215
7	0,357763	10,43613	3,25239	94,8739
8	0,235130	10,67126	2,13755	97,0115
9	0,152599	10,82386	1,38726	98,3987
10	0,100262	10,92412	0,91147	99,3102
11	0,075879	11,00000	0,68981	100,0000

Se analizaron los tres componentes que explican la mayor cantidad de variación, siguiendo las recomendaciones de Pla (1986). Los estudios realizados por García-Vázquez (2004) y Sarmiento-Palmeros (2004) se basaron en el análisis de dicho número.

El componente 1 explica el 44.51 % de la variación total y presenta sólo coeficientes negativos (cuadro 3). Las variables (caracteres) que más contribuyen a este componente por tener valores altos son: la longitud hocico-cloaca (LHC), el ancho de la cabeza (ACA), la longitud de tibia (LTI), la altura de la cola (ALC), la longitud de la cabeza (LCA), el ancho de la cola (ANC) y la longitud axila-ingle (LA-I). El componente 2 explica el 17.90 % de la variación total y presenta coeficientes

positivos moderadamente altos para la altura de la abertura auditiva (ALOI), el ancho de la abertura auditiva (ANOI) y la longitud de la interparietal (LIP). Asimismo, el componente 3 explica el 11.80 % de la variación total, con coeficientes negativos moderadamente altos para las variables anchura de la interparietal (AIP) y longitud de la interparietal (LIP).

Cuadro 3. *Loadings* de las variables para cada componente principal.

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3
LHC	-0,935930	-0,175932	0,062346
LTI	-0,878391	-0,122453	-0,066675
LA-I	-0,637401	0,011423	0,273006
LCA	-0,800093	0,194019	0,206870
ACA	-0,909357	-0,125982	0,059304
ALOI	-0,054838	0,883063	0,289565
ANOI	-0,190040	0,767326	0,090651
LIP	-0,254064	0,576136	-0,560195
AIP	-0,291227	0,114036	-0,858561
ALC	-0,823121	0,138216	0,079462
ANC	-0,713392	-0,369128	-0,139328

En el cuadro 3 se observa la existencia de varios *loadings* altos y del mismo signo (todos negativos) para el componente principal 1, los que representan variación sólo debida al tamaño y no a la forma. El componente principal 2 presenta *loadings* altos y del mismo signo (positivos), para las variables siguientes: Altura de la abertura auditiva (ALOI), ancho de la abertura auditiva (ANOI) y longitud de la escama interparietal (LIP). Este componente contribuye a diferenciar a los ejemplares por el tamaño de la abertura auditiva y longitud de la escama interparietal.

En las figuras 7 y 8 se comparan los componentes 1 vs 2 y 2 vs 3, respectivamente. De manera general, se observa que los valores que presentan los ejemplares de las muestras CM1 (El Ocote y Santa Martha al noroeste de Ocozocoautla, Chiapas), CM2 (Laguna Bélgica a Malpaso, localidades ubicadas al norte de Ocozocoautla, Chiapas) y OM1 (Chalchijapa, San Isidro La Gringa y La Gloria, Santa María Chimalapa, Oaxaca) se separan ligeramente de los valores de las muestras CAM1 (Campeche), CM4 (Cerro Ombligo y localidades aledañas en San Fernando, Chiapas), CM5 (Rancho Alegre, Villaflores, Chiapas), CM6 (Santa Rosa-Lagunas de Montebello, Chiapas), OM2 (Valle Nacional, Oaxaca), OM3 (Cerro Baúl y Arroyo Mono Blanco, Oaxaca), QM1 (Quintana Roo) y VM1 (Veracruz).

El primer conjunto de muestras está representado por ejemplares con abertura auditiva grande y escama interparietal larga, a diferencia del segundo conjunto que está representado por ejemplares con abertura auditiva pequeña y escama interparietal corta.

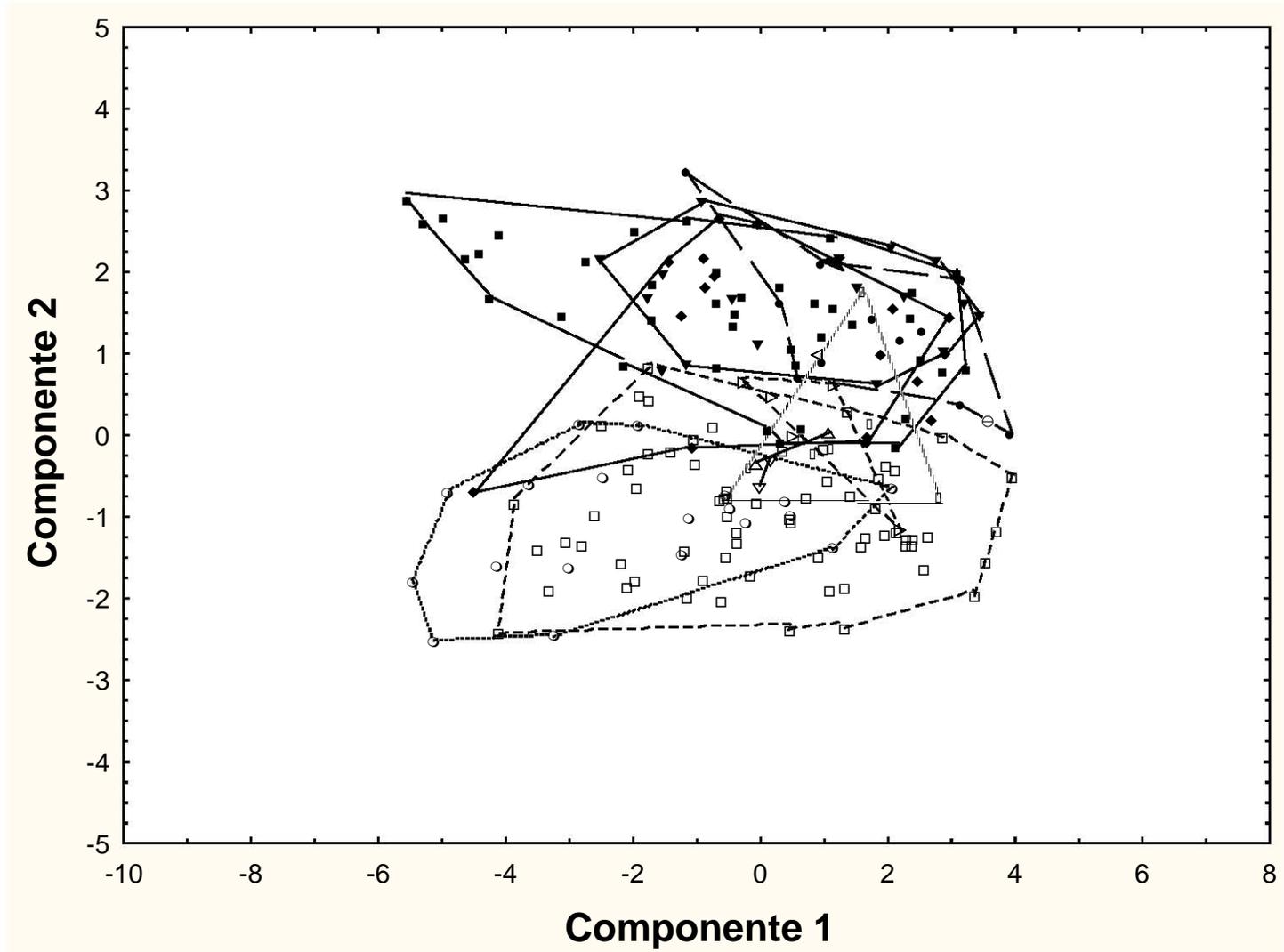


Figura 7. Relación de los componentes 1 vs 2. Muestras: Campeche: CAM1 (□); Chiapas: CM1 (●), CM2 (▲), CM3 (◆), CM4 (◻), CM5 (○), CM6 (⊖); Oaxaca: OM1 (■), OM2 (▷), OM3 (◁); Quintana Roo: QM1 (▽) y Veracruz: VM1 (◻).

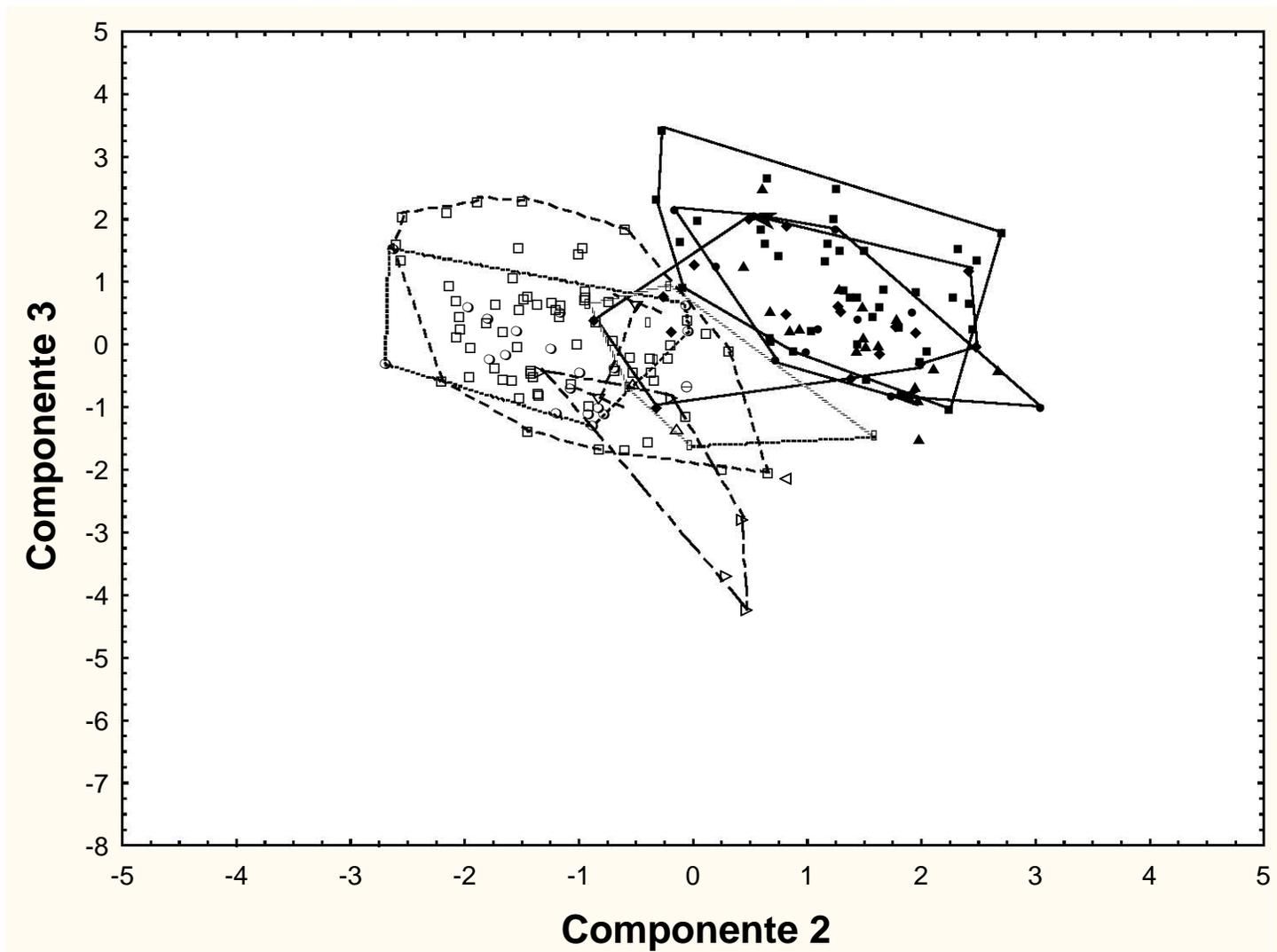


Figura 8. Relación de los componentes 2 vs 3. Muestras: Campeche: CAM1 (Δ); Chiapas: CM1 (\bullet), CM2 (\blacktriangle), CM3 (\blacklozenge), CM4 (\square), CM5 (\circ), CM6 (\ominus); Oaxaca: OM1 (\blacksquare), OM2 (\triangleright), OM3 (\triangleleft); Quintana Roo: QM1 (∇) y Veracruz: VM1 (\square).

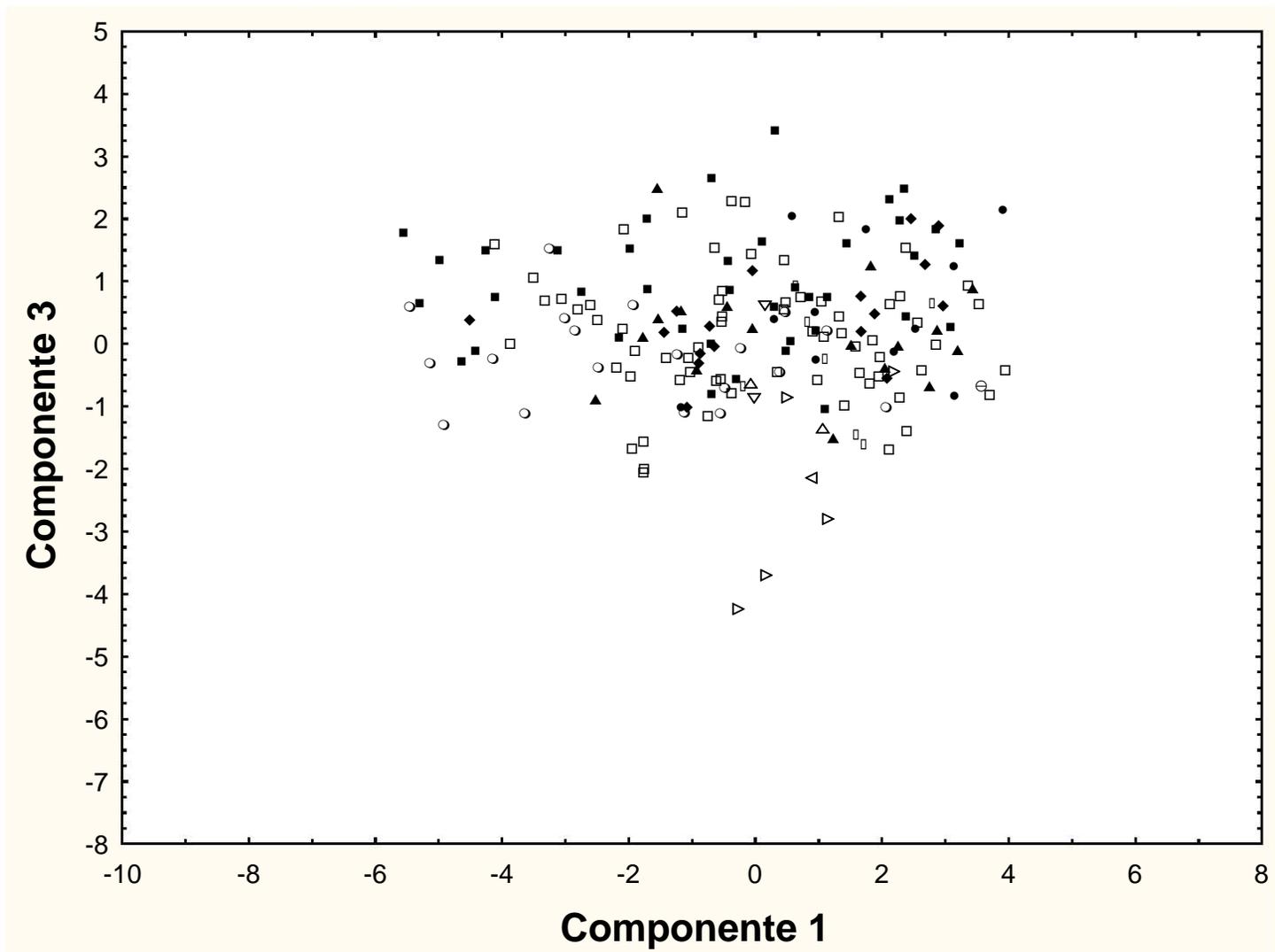


Figura 9. Relación de los componentes 1 vs 3. Muestras: Campeche: CAM1 (□); Chiapas: CM1 (●), CM2 (▲), CM3 (◆), CM4 (□), CM5 (○), CM6 (⊖); Oaxaca: OM1 (■), OM2 (▷), OM3 (◁); Quintana Roo: QM1 (▽) y Veracruz: VM1 (◻).

Caracteres merísticos

Se analizaron 13 caracteres en los ejemplares de las 12 muestras consideradas. En varias gráficas no están representadas algunas muestras debido a que presentan un número de ejemplares muy pequeño (uno o dos ejemplares). Al realizar los análisis de varianza se encontraron diferencias significativas (con el 95% de nivel de confianza) entre los promedios de las muestras analizadas para todos los caracteres (cuadro 4). La prueba de intervalos múltiples permitió visualizar gráficamente cuales muestras presentan diferencias significativas entre sus promedios y al mismo tiempo identificar grupos homogéneos. Dichos grupos se identifican con las letras A, B, C, D y F o por una combinación de ellas (fig. 10-22 a).

Cuadro 4. Valores y significancia estadística para trece caracteres merísticos.

Caracter	Análisis de Varianza P < 0.05 o 95% de confianza		
	F-Ratio	P-Value	Significancia Estadística
HSSO	35,39	0,0000	Significativo
E-SSO	3,33	0,0024	Significativo
HLOR	19,33	0,0000	Significativo
CAN	27,62	0,0000	Significativo
E-CAN	10,09	0,0000	Significativo
SLAB	34,52	0,0000	Significativo
ILAB	59,53	0,0000	Significativo
E-M	4,40	0,0009	Significativo
DOR	4,93	0,0000	Significativo
HLDOR	12,79	0,0000	Significativo
VEN	26,36	0,0000	Significativo
LED	39,19	0,0000	Significativo
LDD	13,71	0,0000	Significativo

A continuación se presentan los resultados de los análisis de varianza para cada carácter.

Número de hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales

(HSSO). En la Fig. 10 a, b se observa que la muestra OM1 (2-4 hileras de escamas) difiere significativamente de las muestras OM2, CM4 y CM5. También hay diferencias significativas entre las muestras siguientes: OM2 (1-2) respecto de CM1, CM2 y CM3; CM1 (2-3) de CM4 y CM5; CM2 (2-3) de CM3, CM4 y CM5; y CM3 (1-4) de CM4 y CM5.

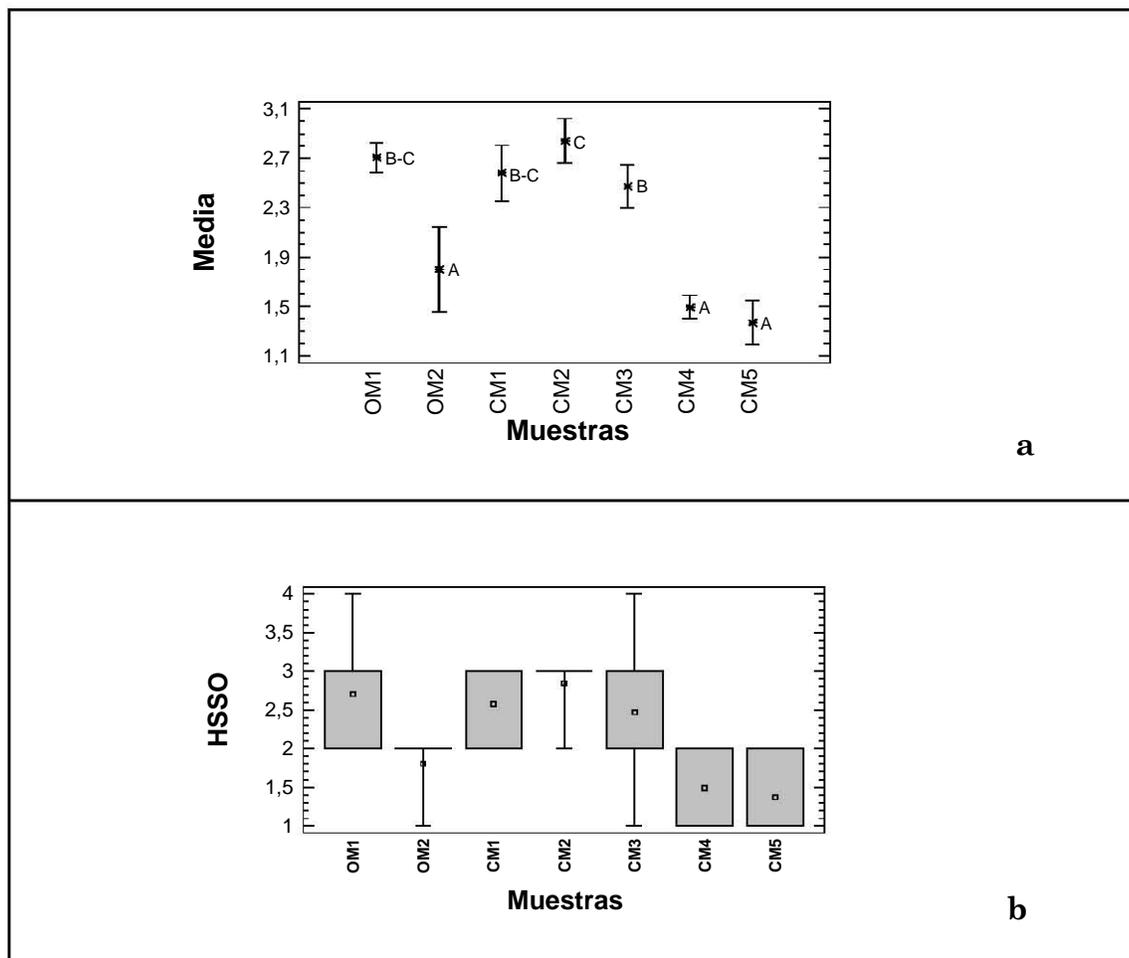


Figura 10. Número de hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales (HSSO) en las distintas muestras. Los diagramas muestran la media (cuadro pequeño), error estándar (rectángulo) y el intervalo de variación (líneas verticales).

Número de escamas que separan los semicírculos supraorbitales de la interparietal (E-SSO). Para este carácter, existen diferencias significativas entre la muestra OM1 (2-4 escamas) y las muestras CM1, CM3, CM4 y CM5. Asimismo, existen diferencias significativas entre la muestra CM1 (2-4) respecto de CM2; y entre CM2 (2-4) y CM4 (2-3) (fig. 11 a, b).

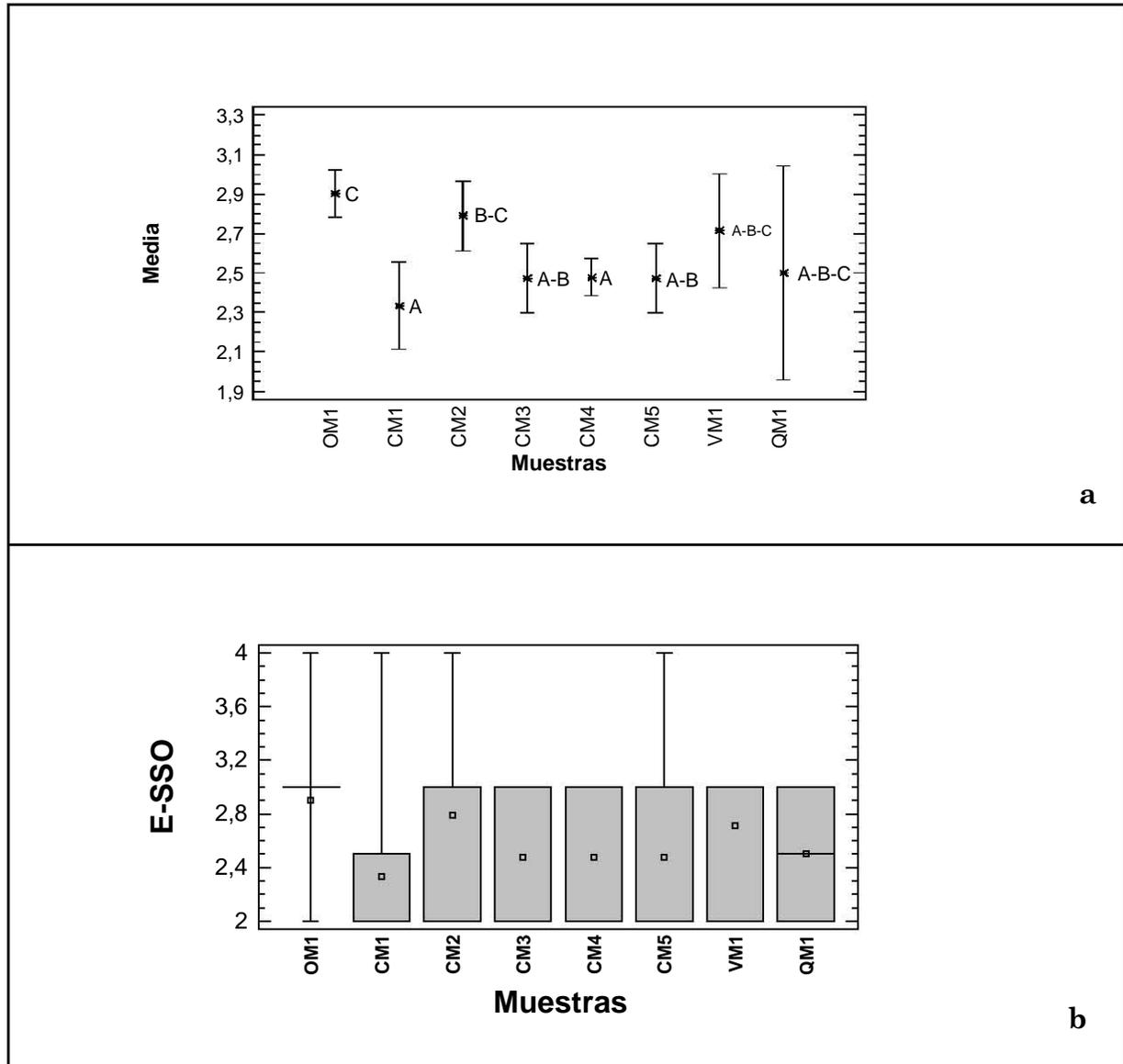


Figura 11. Número de escamas que separan los semicírculos supraorbitales de la interparietal (E-SSO) en las distintas muestras.

Número de hileras de loreales (HLOR). En la figura 12 a, b se observa que la muestra OM1 (5-7 hileras de escamas) difiere significativamente de las muestras OM2, CM4, CM5 y CAM1. También hay diferencias significativas entre la muestras siguientes: OM2 (4-5) respecto de CM1, CM2, CM3 y CM5; CM1 (5-6) de CM4 y CAM1; CM2 (5-7) de CM4, CM5 y CAM1; CM3 (4-7) de CM4 y CAM1. Finalmente entre la muestra CM4 (4-6) y CM5.

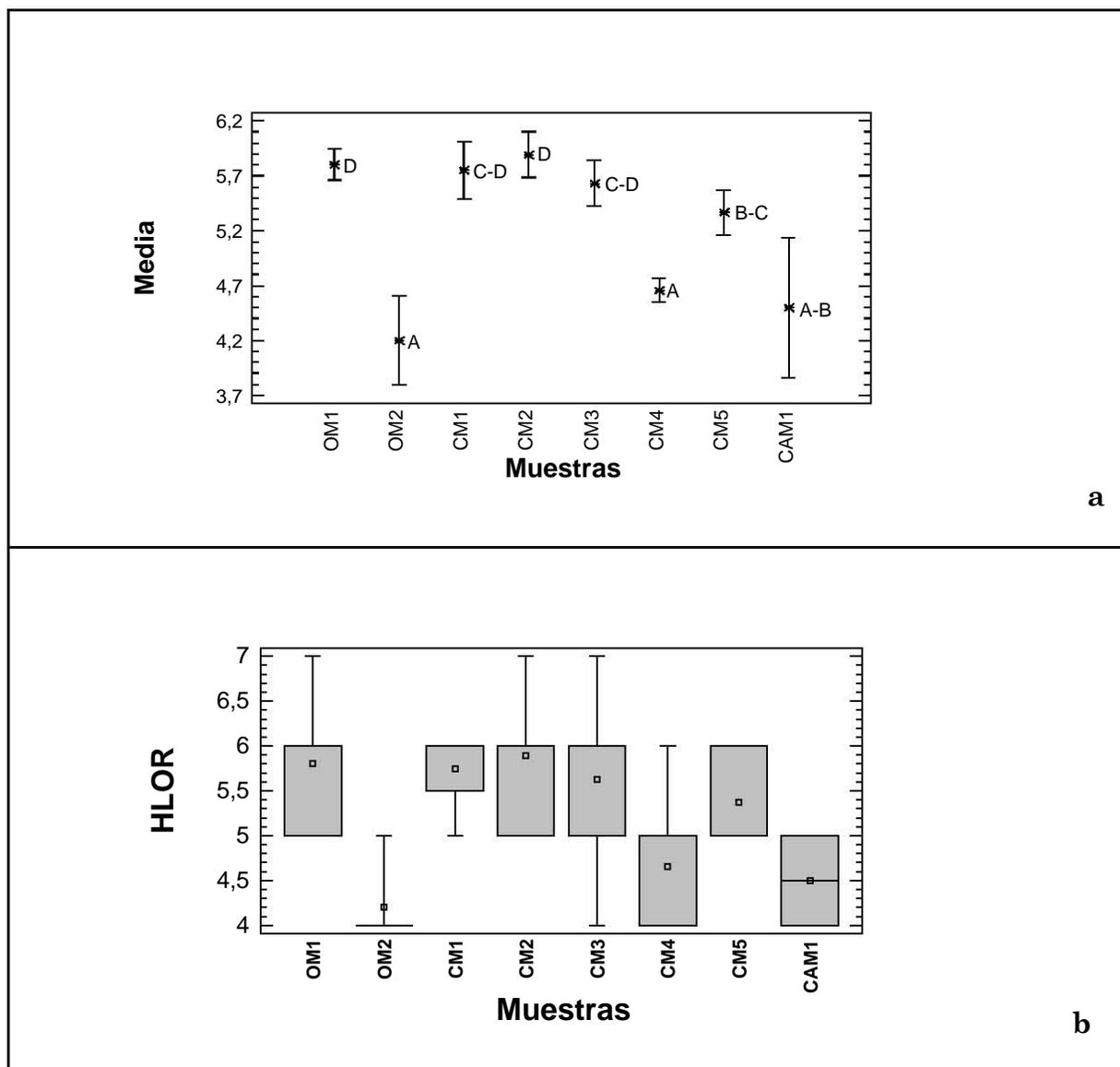


Figura 12. Número de hileras de loreales (H-LOR) en las distintas muestras.

Número de escamas cantales (CAN). La muestra OM1 (4-6 escamas) presenta diferencias significativas respecto a las muestras CM3 (3-5) y CM4 (3-5). Asimismo, hay diferencias significativas entre las muestras CM2 (3-4) y CM3 (3-5) con la muestra CM4 (3-5) (fig. 13 a, b).

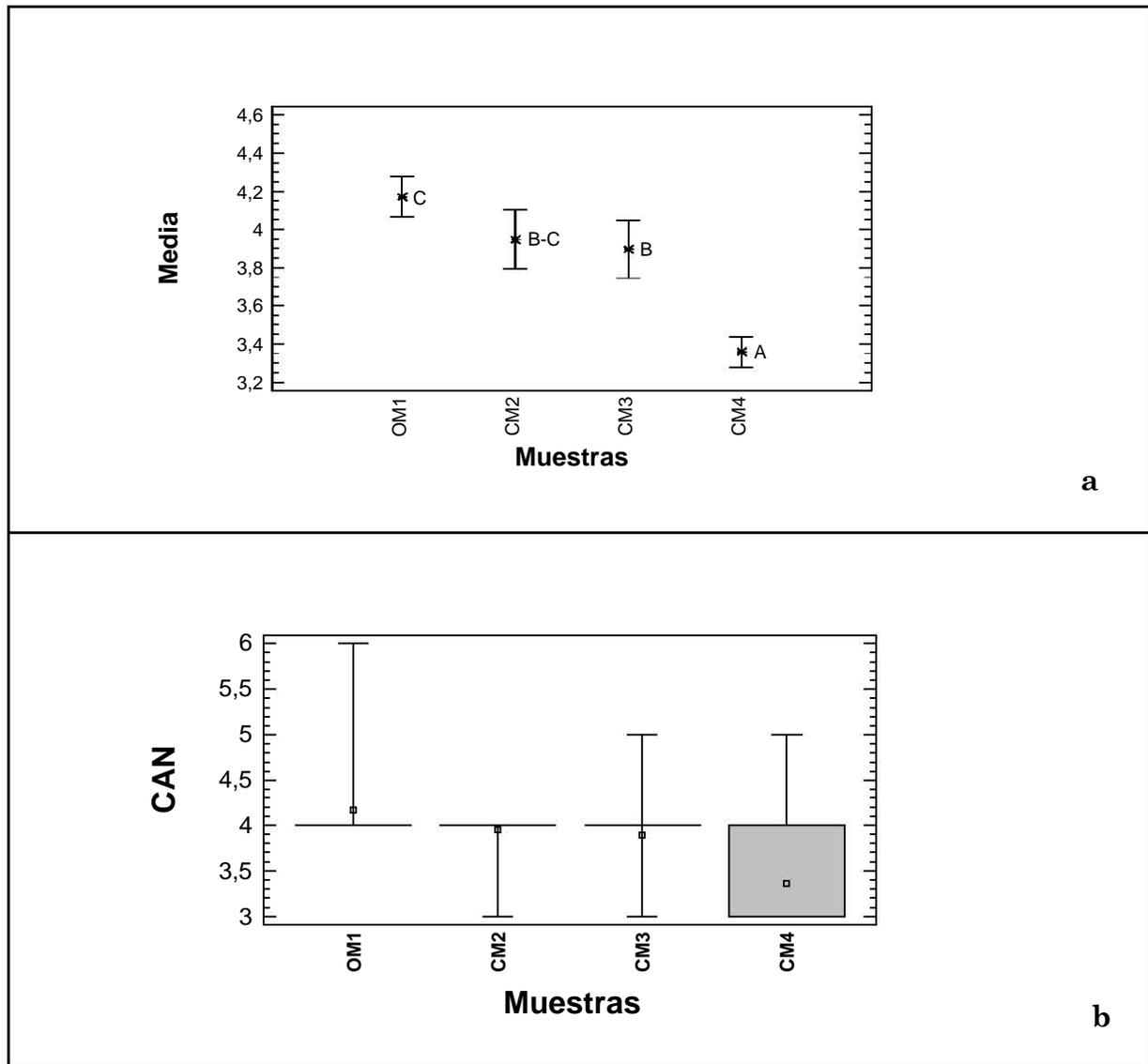


Figura 13. Número de escamas cantales (CAN) en las distintas muestras. OM1 (Oaxaca Muestra 1), CM2 (Chiapas Muestra 2), CM3 (Chiapas Muestra 3), CM4 (Chiapas Muestra 4).

Número de escamas entre las cantales (E-CAN). La muestra OM1 (6-9 escamas) presenta diferencias significativas respecto a las muestras CM2, CM4, CM5, VM1 y QM1. También hay diferencias significativas entre la muestras siguientes: OM2 (6-8) respecto de CM2 y VM1; CM1 (6-9), CM2 (5-8) y CM3 (5-8) de CM4, CM5, VM1 y QM1; CM4 (5-9) y CM5 (7-9) de la muestra VM1 (fig. 14 a, b).

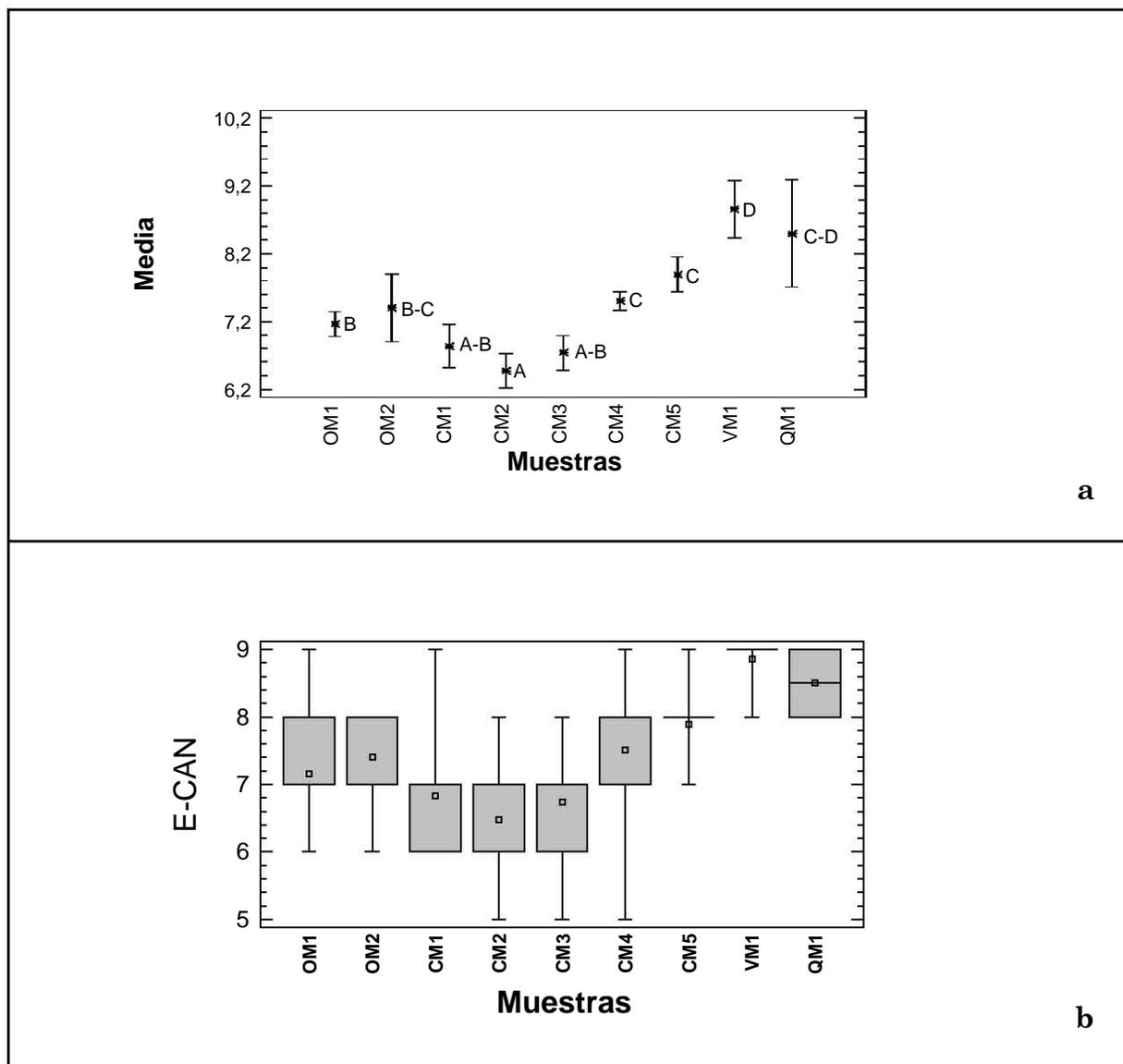


Figura 14. Número de escamas entre las cantales (E-CAN) en las distintas muestras. OM1, OM2, CM1, CM2, CM3, CM4, CM5, VM1, QM1.

Número de escamas supralabiales (SLAB). Existen diferencias significativas entre la muestra OM1 (6-8 escamas) y las muestras OM2, CM3, CM4, CM5 y VM1. También hay diferencias significativas entre la muestras siguientes: OM2 (5-7) de las muestras CM1, CM2, CM3 y CM4; las muestras CM1 (7-8), CM2 (6-8) y CM3 (6-8) de las muestras CM4 y CM5; y entre la muestra CM4 (5-7) respecto de CM5 y VM1 (fig. 15 a, b).

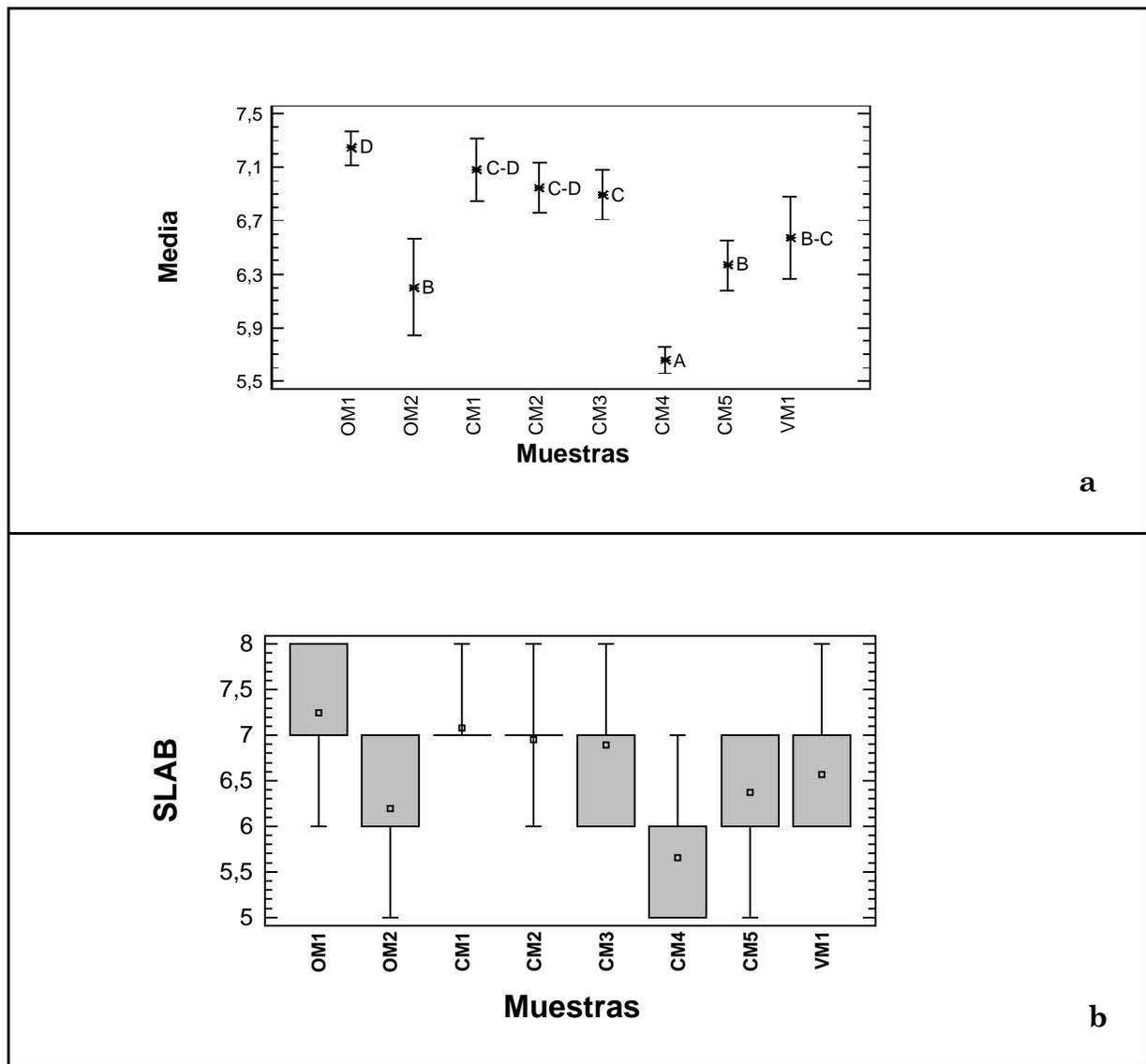


Figura 15. Número de escamas supralabiales (SLAB) en las distintas muestras. OM1, OM2, CM1, CM2, CM3, CM4, CM5, VM1.

Número de escamas infralabiales (ILAB). Se presentan diferencias significativas entre la muestra OM1 (7-9 escamas) y las muestras OM2, CM2, CM3, CM4, CM5 y VM1. También hay diferencias significativas entre la muestras siguientes: OM2 (5-6) de las muestras CM1, CM2, CM3, CM5 y VM1; CM1 (7-9), CM2 (6-8) y CM3 (5-8) de las muestras CM4, CM5 y VM1. Finalmente la muestra CM4 (5-7) difiere de las muestras CM5 y VM1 (fig. 16 a, b).

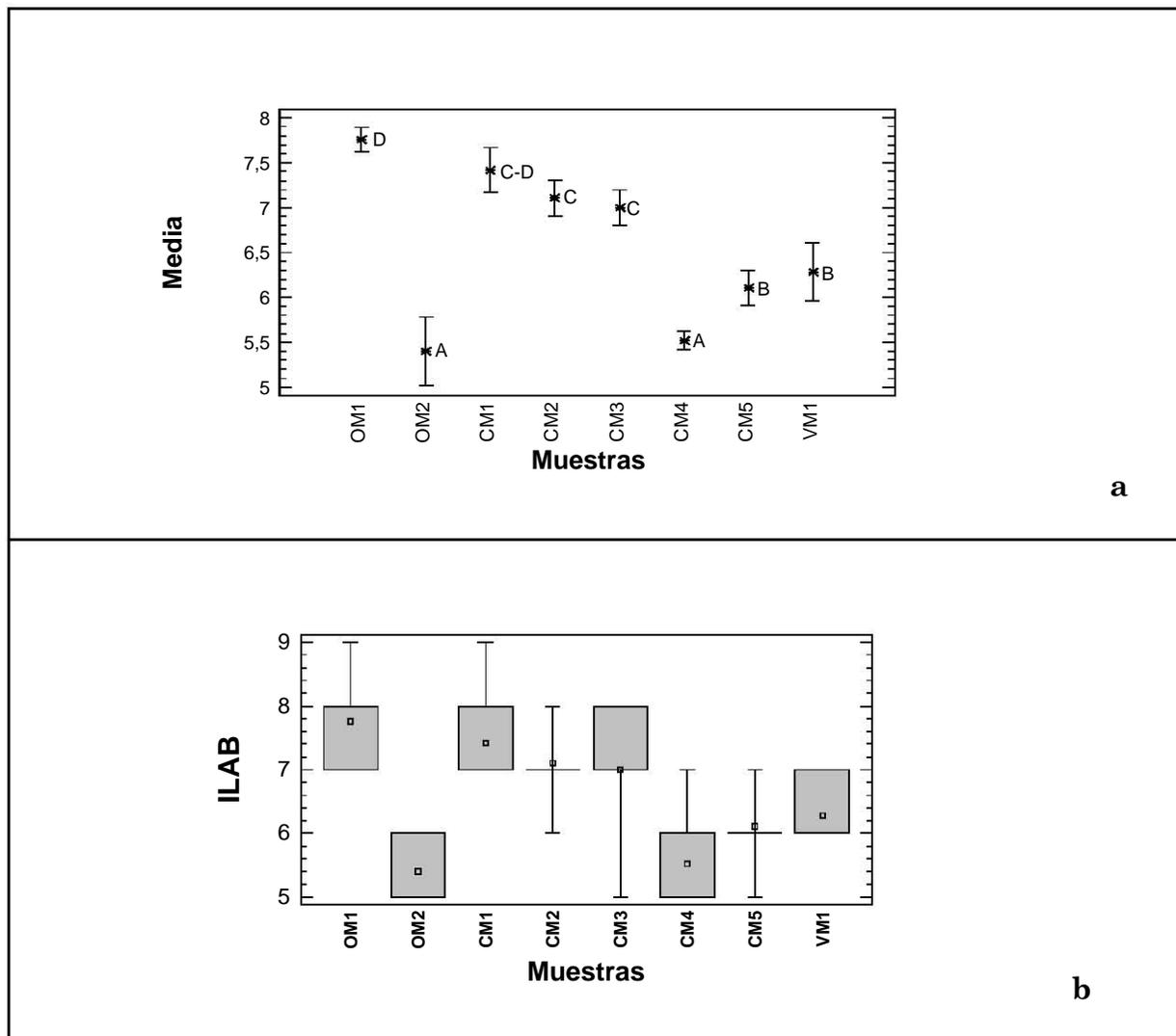


Figura 16. Número de escamas infralabiales (ILAB) en las distintas muestras.

Número de escamas en contacto con la mentonal (E-M). La muestra OM1 (4-5 escamas) difiere significativamente de las muestras CM4 (3-5) y CM5 (3-4). Lo mismo ocurre entre las muestras CM2 (4-5), CM3 (4-5) y CM4 (3-5) respecto a la muestra CM5 (3-4) (fig. 17 a, b).

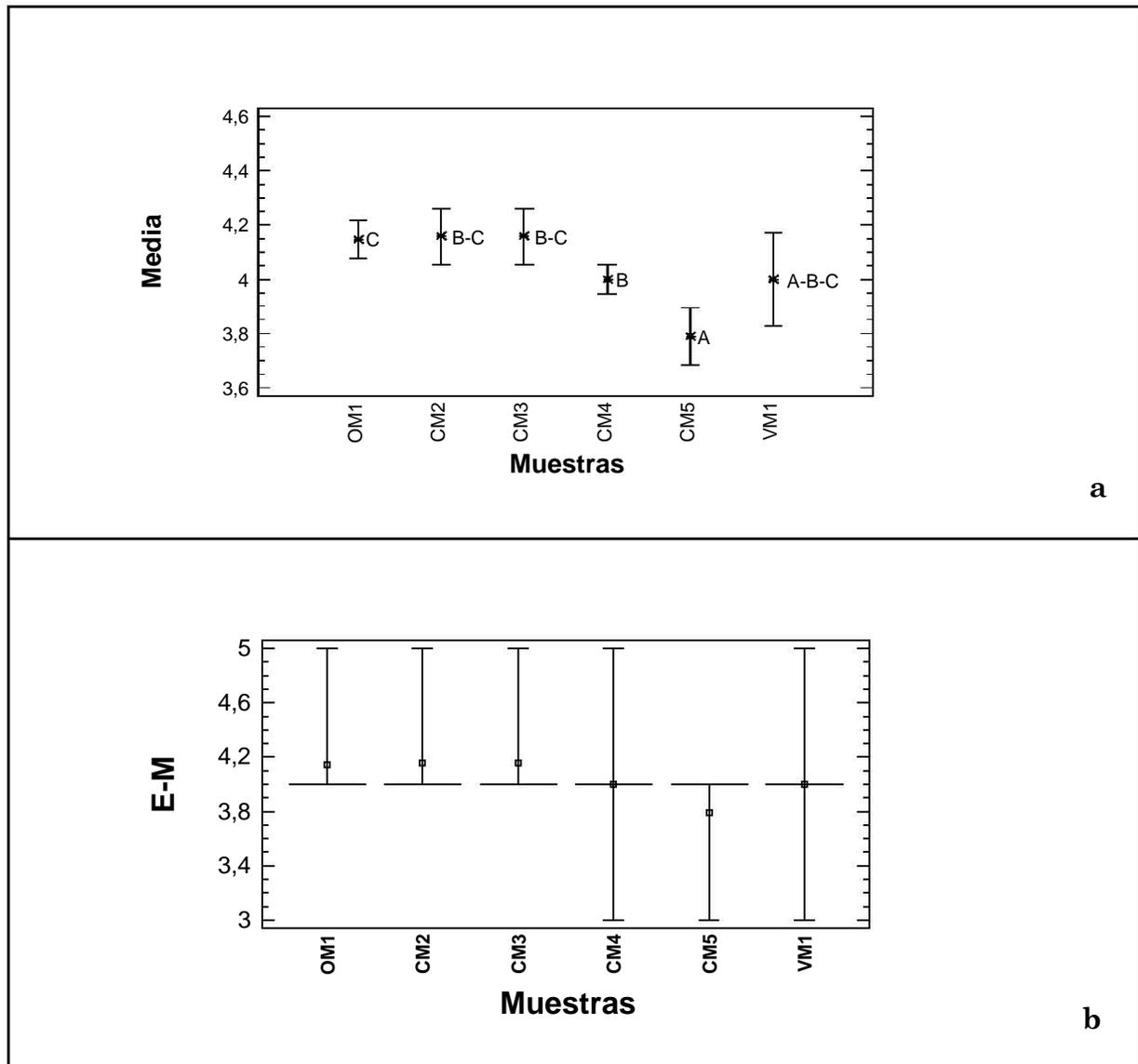


Figura 17. Número de escamas en contacto con la mentonal (E-M) en las distintas muestras.

Número de escamas dorsales (DOR). La muestra OM1 (15-22 escamas) presentan diferencias significativas respecto a las demás muestras con excepción de la muestra CAM1. La muestra OM2 (14-16) difiere significativamente de CM2, CM4 y CM5. También entre CM1 (14-19) y CM4 (fig. 18 a, b).

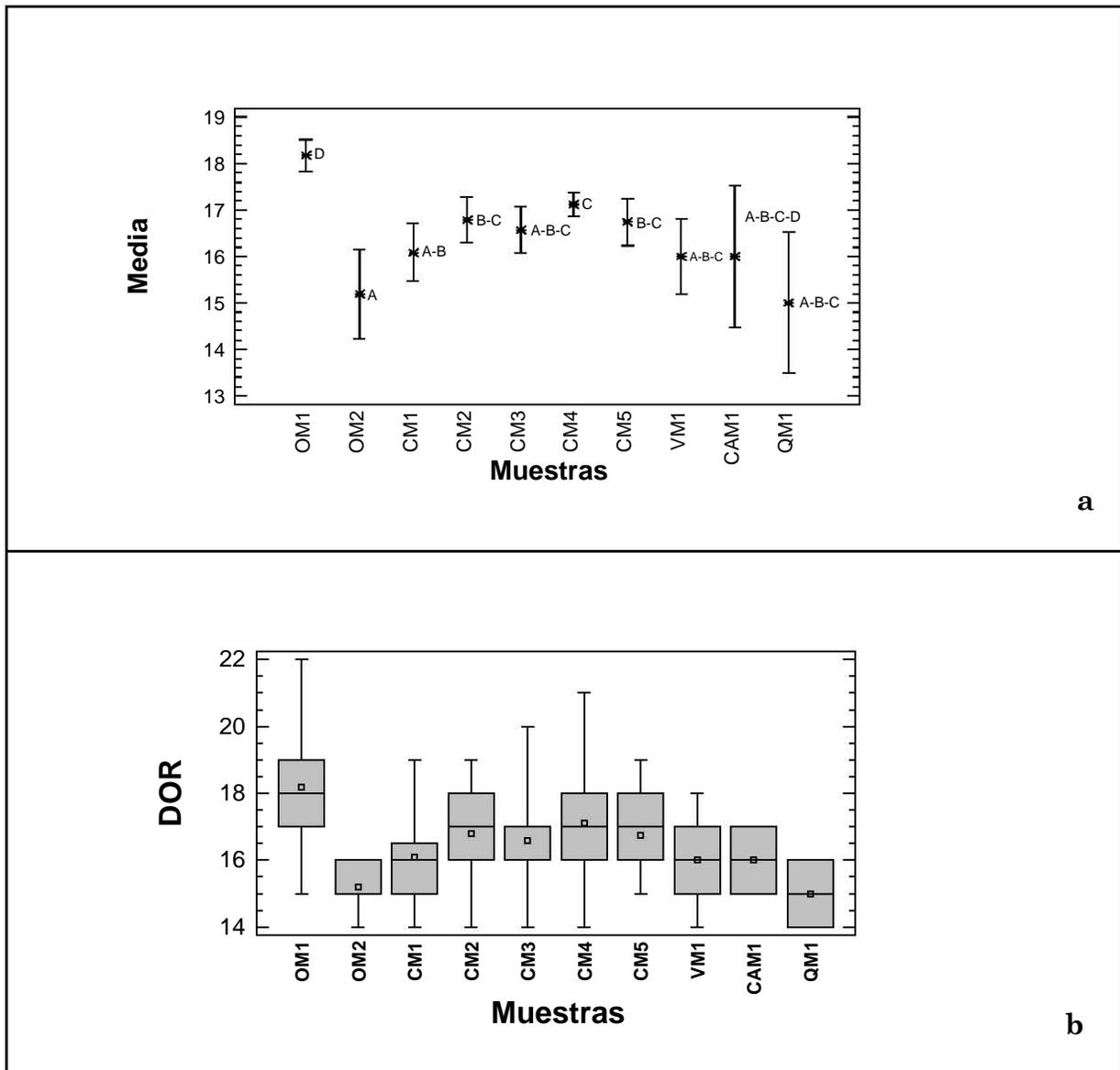


Figura 18. Número de escamas dorsales (DOR) en las distintas muestras.

Número de hileras longitudinales de escamas dorsales agrandadas

(HLDOR). La muestra OM1 (9-12 hileras de escamas) difiere significativamente de las muestras CM4 y CM5. También existen diferencias significativas entre las muestras siguientes: OM2 (10-12) de CM4; las muestras CM1 (10-11), CM2 (9-12) y CM3 (9-13) de CM4 y CM5; CM4 (10-14) respecto a VM1 y CAM1. Finalmente entre la muestra CM5 (10-13) y VM1 (fig. 19 a, b).

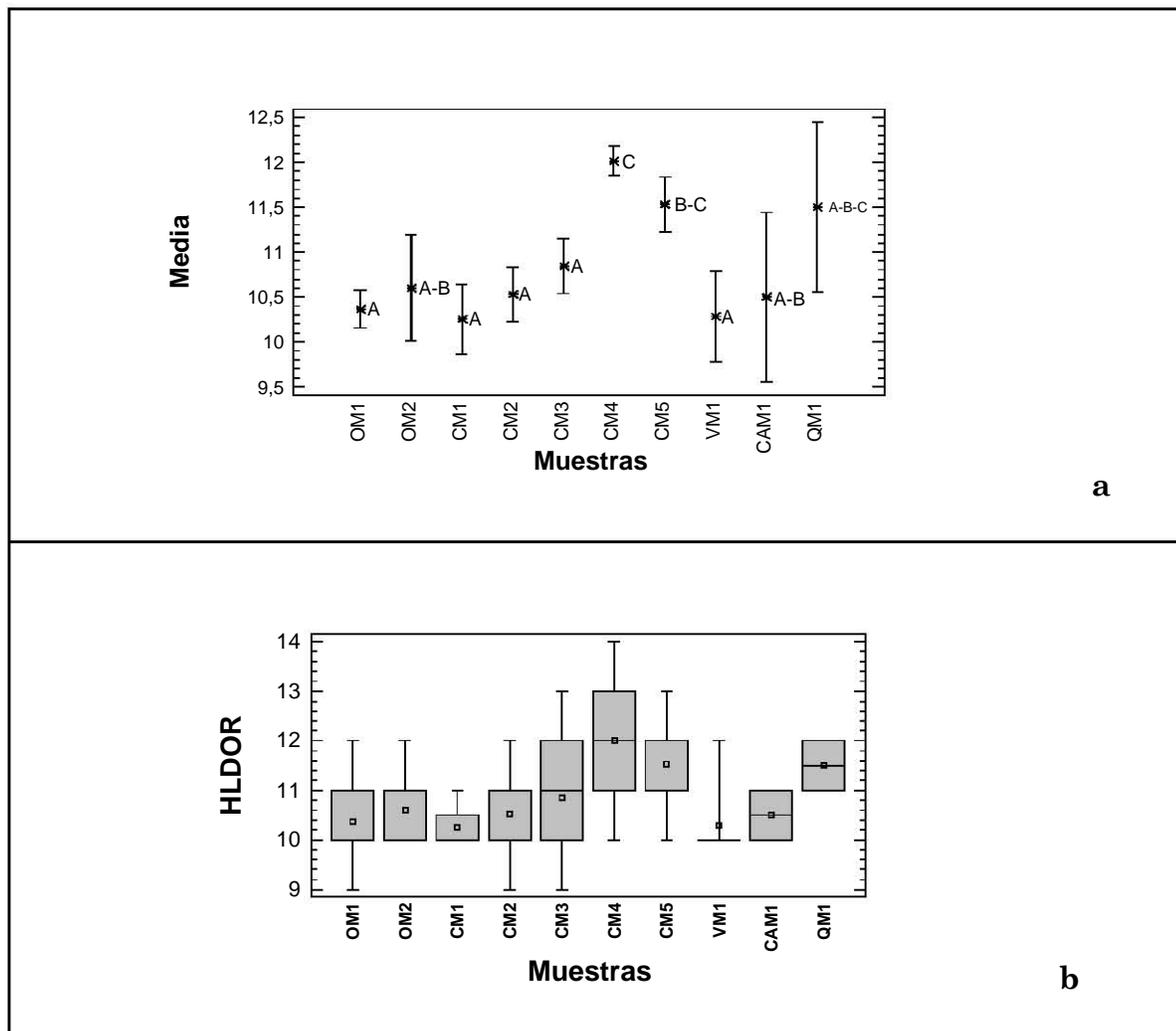


Figura 19. Número de hileras longitudinales de escamas dorsales agrandadas (HSSO) en las distintas muestras.

Número de escamas ventrales (VEN). En la figura 20 a, b se observa que existen diferencias significativas entre la muestra OM1 (25-34 escamas) y las demás muestras con excepción de CM1 (24-35). También hay diferencias significativas entre las muestras siguientes: OM2 (18-23) de CM1, CM2, CM3 y CM4; CM1 (24-35), CM2 (22-31) y CM3 (23-31) respecto a CM4, CM5, VM1, CAM1 y QM1. También hay diferencias significativas entre la muestra CM4 (18-34) y las muestras CM5 y VM1 (fig. 20 a, b).

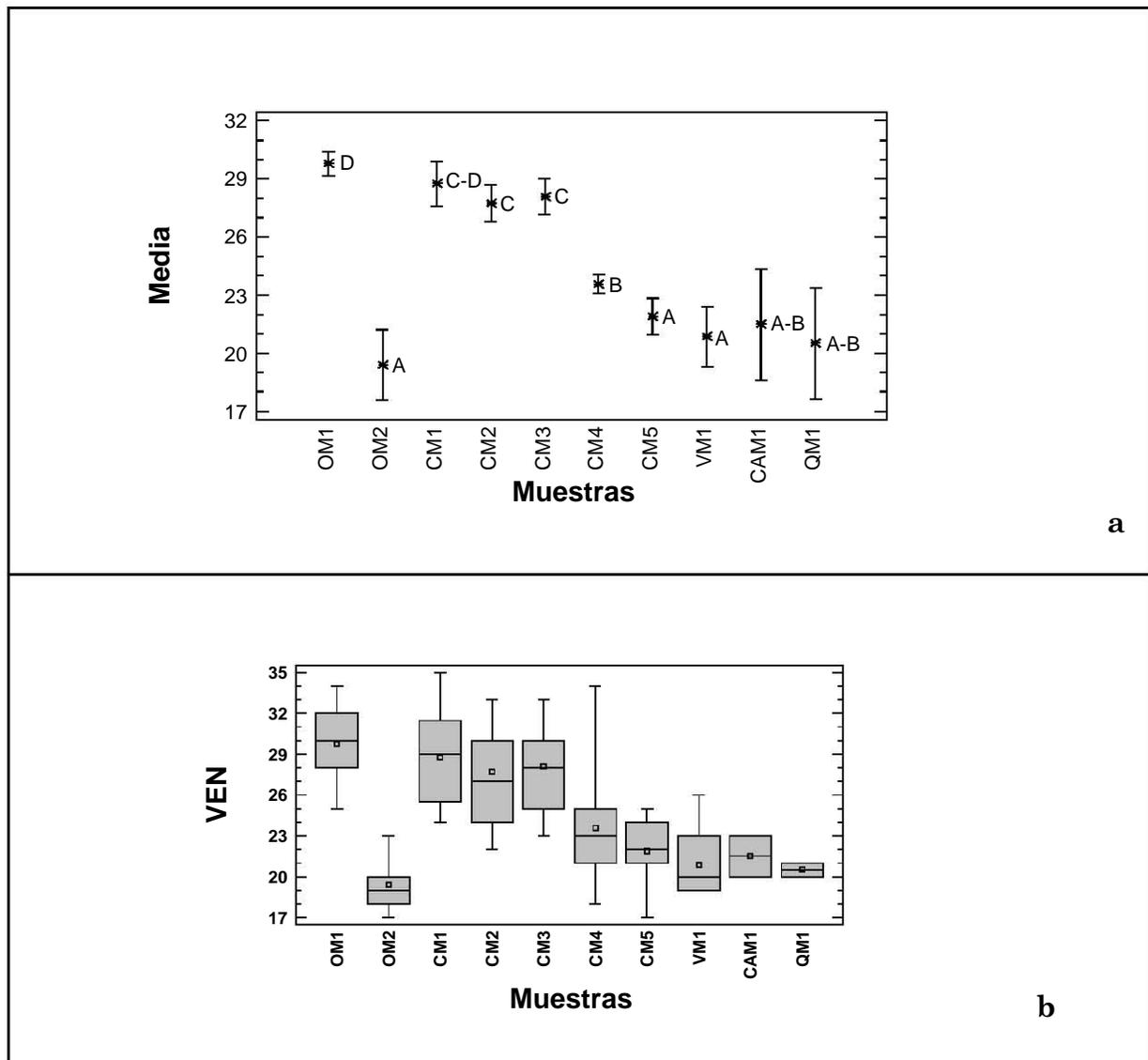


Figura 20. Número de escamas ventrales (VEN) en las distintas muestras.

Número de laminillas ventrales ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (LED). Se presentan diferencias significativas entre la muestra OM1 (25-34 escamas) y las demás muestras con excepción de CM1 (24-35). También hay diferencias significativas entre las muestras siguientes: OM2 (18-23) de CM1, CM2, CM3, CAM1 y QM1; CM1 (22-25) y CM2 (22-27) respecto a CM4, CM5, VM1, CAM1 y QM1; la muestra CM3 (22-27) de CM4, CM5, CAM1 y QM1; CM4 (24-31) difiere de CM5 y VM1. También entre las muestras CM5 (24-28) y VM1 (24-28) de CAM1 y QM1 (fig. 21 a, b).

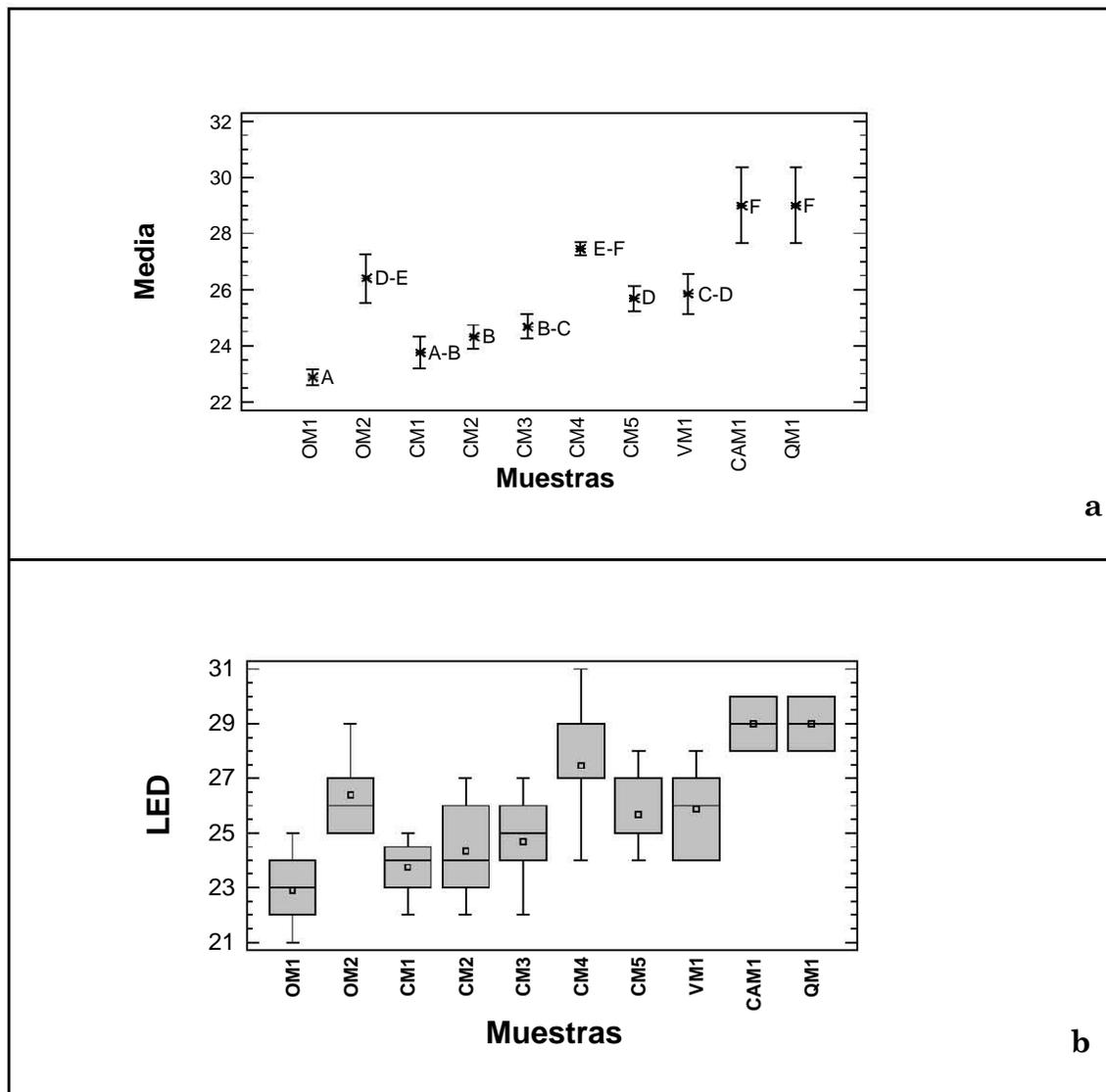


Figura 21. Número de laminillas ventrales ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (LED) en las distintas muestras.

Número de laminillas ventrales no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (LDD). En la figura 22 a, b se observa que existen diferencias significativas entre la muestra OM1 (7-11 laminillas) y las muestras OM2, CM3, CM4, CM5 y VM1. También existen diferencias significativas entre las muestras siguientes: OM2 (6-8) de CM1 y CM2; CM1 (7-9) y CM2 (7-9) de CM3, CM4, CM5 y VM1. También entre la muestra CM3 y CM4.

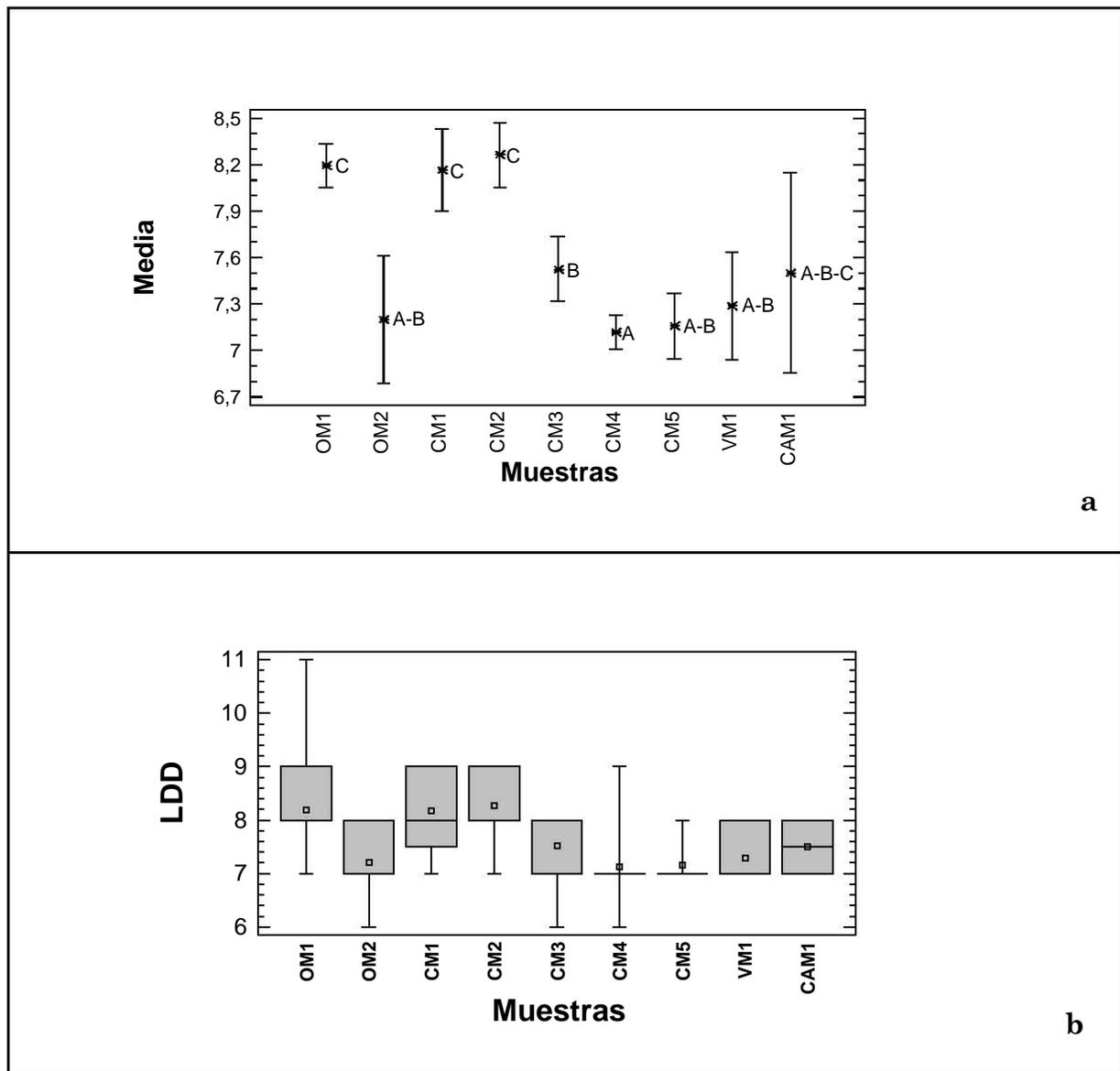


Figura 22. Número de laminillas ventrales no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (LDD) en las distintas muestras.

Caracteres cualitativos

Lo cinco caracteres cualitativos propuestos fueron analizados.

Concavidad frontal (CONFRO). Se observa que los ejemplares de las muestras OM1, CM1, CM2 y CM3 se caracterizan por presentar una concavidad frontal completa y fuertemente marcada; en la muestra CM5 los ejemplares presentan una concavidad frontal incompleta y marcada. También puede presentarse variación en una misma muestra como sucede con CM4 cuyos ejemplares presentan concavidades frontales incompletas desde ligeramente marcadas hasta fuertemente marcadas (fig. 23).

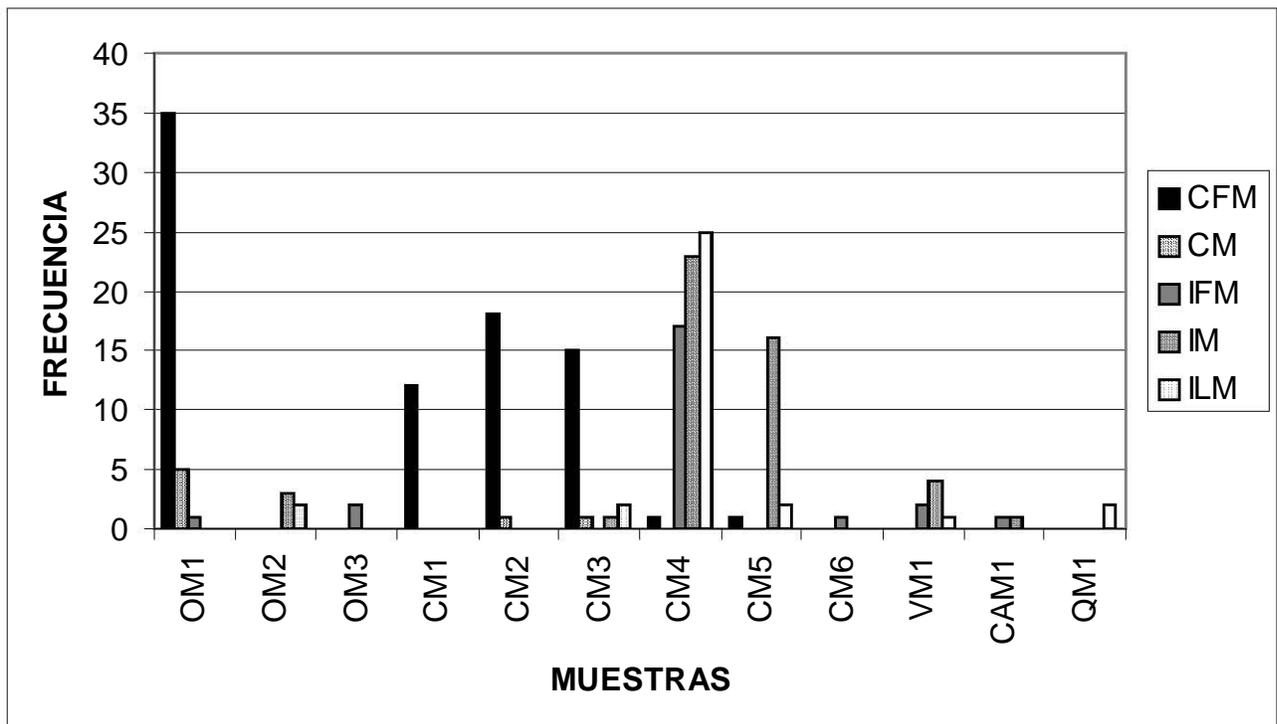


Figura 23. Frecuencia de observaciones de la profundidad de la concavidad frontal (CONFRO) en las distintas muestras. CFM = Completa fuertemente marcada, CM = Completa marcada, IFM = Incompleta fuertemente marcada, IM = Incompleta

marcada e ILM = Incompleta ligeramente marcada.

Forma de la abertura auditiva (FAOI). Es muy ovalada en las muestras OM1 y CM2; con una frecuencia similar para las formas muy ovaladas y ovaladas en la muestra CM1; en las muestras CM3 y CM4 predomina la forma ovalada, presentando variación notable. En las muestras OM2, CM5, VM1 y QM1 predomina en los ejemplares la forma semiovalada (fig. 24).

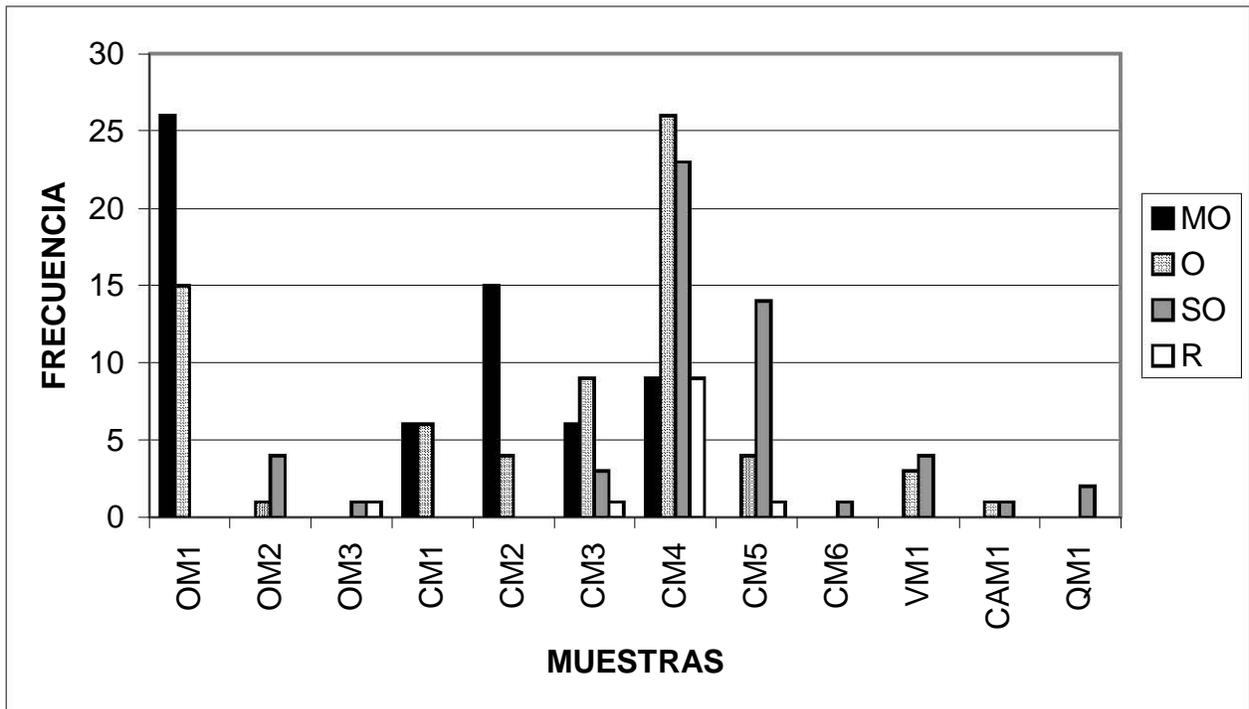


Figura 24. Frecuencia de observaciones de la forma de la abertura auditiva (FAOI) en las distintas muestras. MO = Muy ovalada, O = Ovalada, SO = Semiovalada y R = Redonda.

Coloración del abanico gular (COLABA). El color que predominó en los ejemplares machos es la púrpura en las muestras OM1, CM1, CM2, CM3; amarilla en las muestras OM2, CM5, CAM1, QM1 y anaranjado rojizo en la muestra CM4 (fig.25).

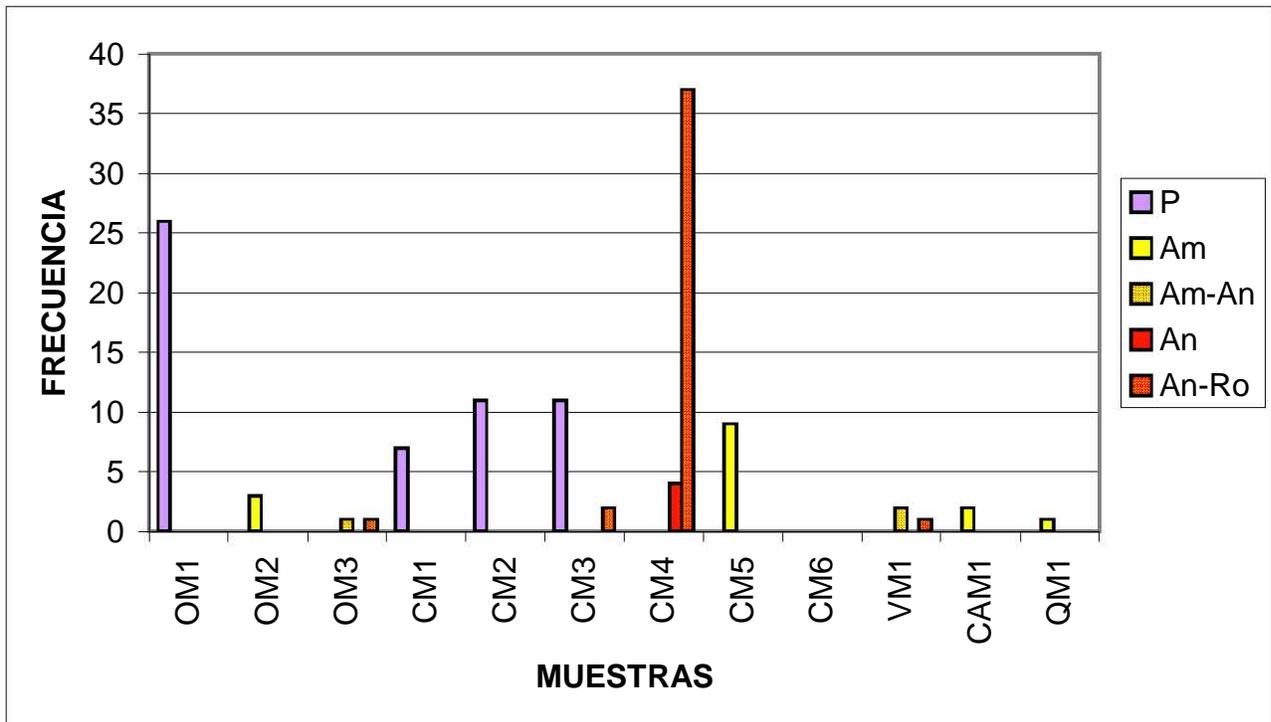


Figura 25. Frecuencia de observaciones de la coloración del abanico gular (COLABA) en las distintas muestras. P = Púrpura, Am = Amarillo, An = Anaranjado, Am-An = Amarillo-Anaranjado y An-Ro = Anaranjado-Rojizo.

Tonalidad de la mancha oscura en el abanico gular (MANABA). No se observó mancha en los ejemplares de las muestras OM1, CM1 y CM2, mientras que en la muestra CM3 predominan los ejemplares con dicha condición. Caso contrario ocurre con los ejemplares de las muestras OM2, CM5, CM6, CAM1 y QM1 que presentan una mancha parda oscura. Asimismo, en los ejemplares de la muestra CM4 predomina una mancha negra (fig.26).

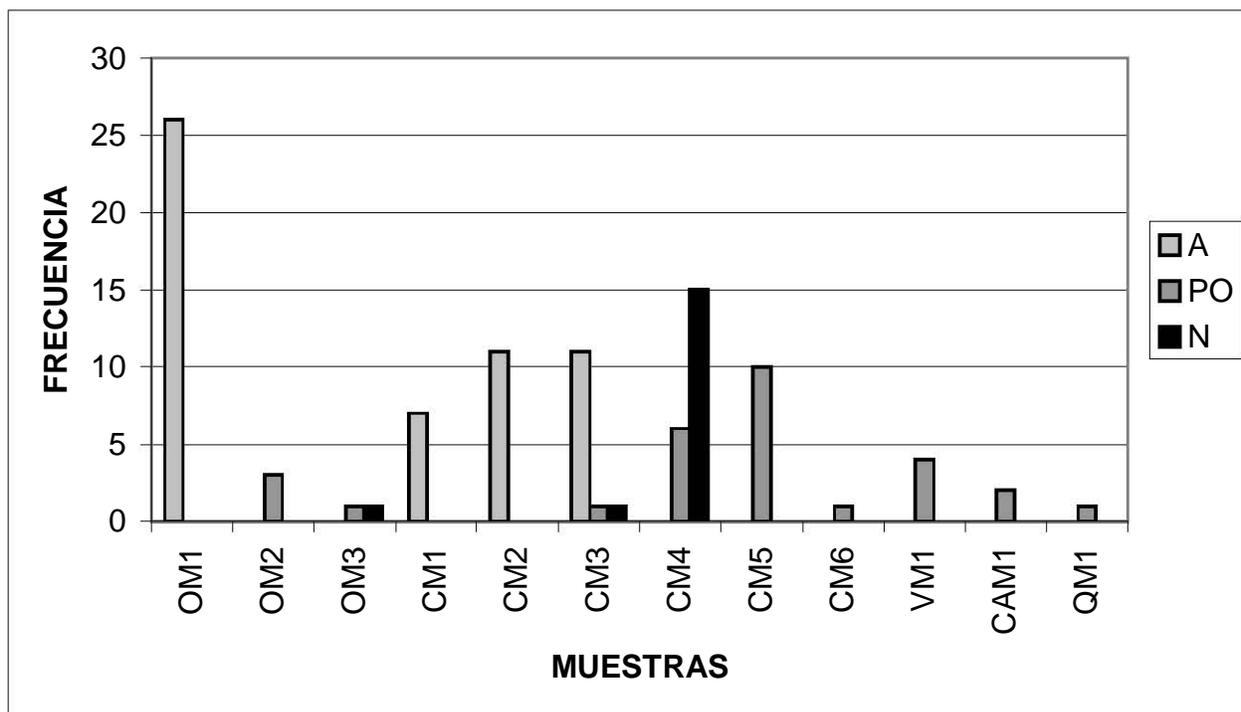


Figura 26. Frecuencia de observaciones de la tonalidad de la mancha del abanico gular (MANABA) en las distintas muestras. A = Ausente, PO = Pardo oscuro y N = Negra.

Grado de imbricación de las escamas ventrales (IVEN). Los ejemplares de las muestras OM1, CM1 y CM2 presentan escamas ligeramente imbricadas, mientras que en la muestra CM3 predominan los ejemplares con dicha característica. En las muestras restantes, se presentan en todos los ejemplares ó en la mayoría de ellos, escamas imbricadas ligeramente mucronadas (fig. 27 a).

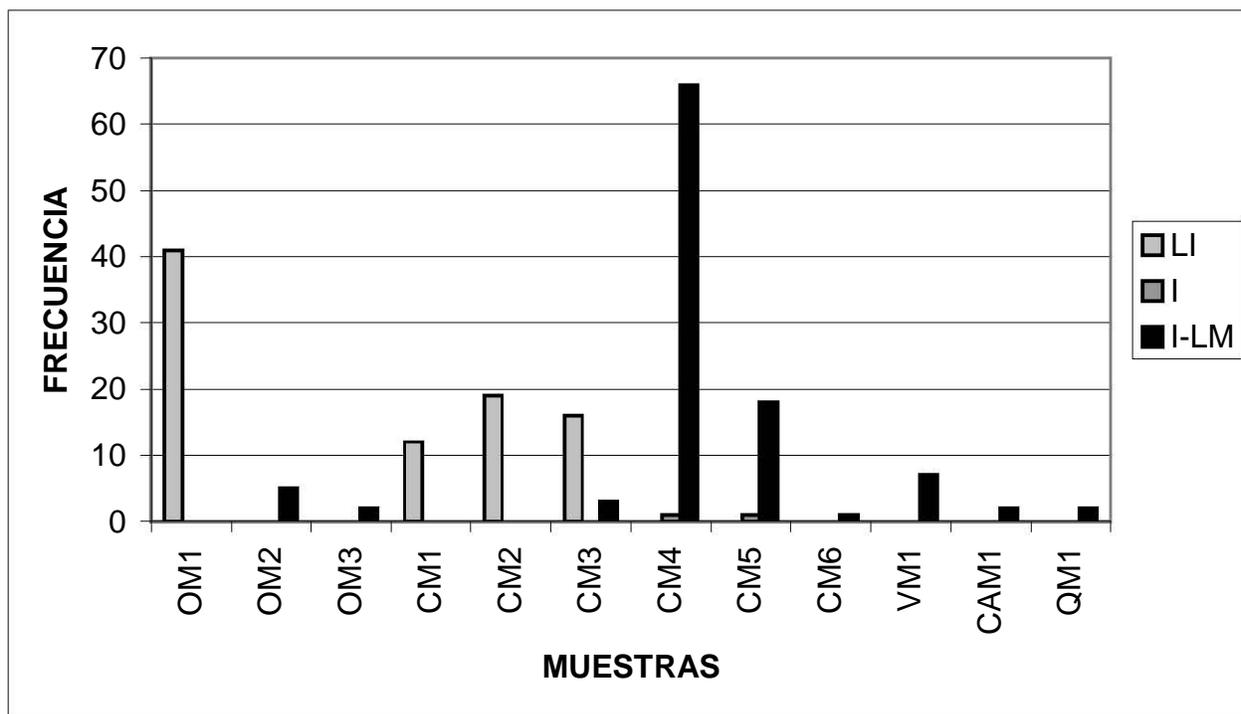


Figura 27 a. Frecuencia de observaciones del grado de imbricación de las escamas ventrales (IVEN) en las distintas muestras. ILM = Imbricadas-ligeramente mucronadas, I = Imbricadas y LI = Ligeramente imbricadas.

Grado de compresión de la cola. La cola es comprimida en las muestras OM1, CM1, CM2 y CM3, en dichas muestras también se presentan algunos ejemplares con colas muy comprimidas; la cola es comprimida y semicomprimida en las muestras CM4 y VM1, con una frecuencia casi similar. En las muestras OM2, OM3, CM5, CAM1 y QM1 se presentan los ejemplares con colas semicomprimidas (fig. 27 b).

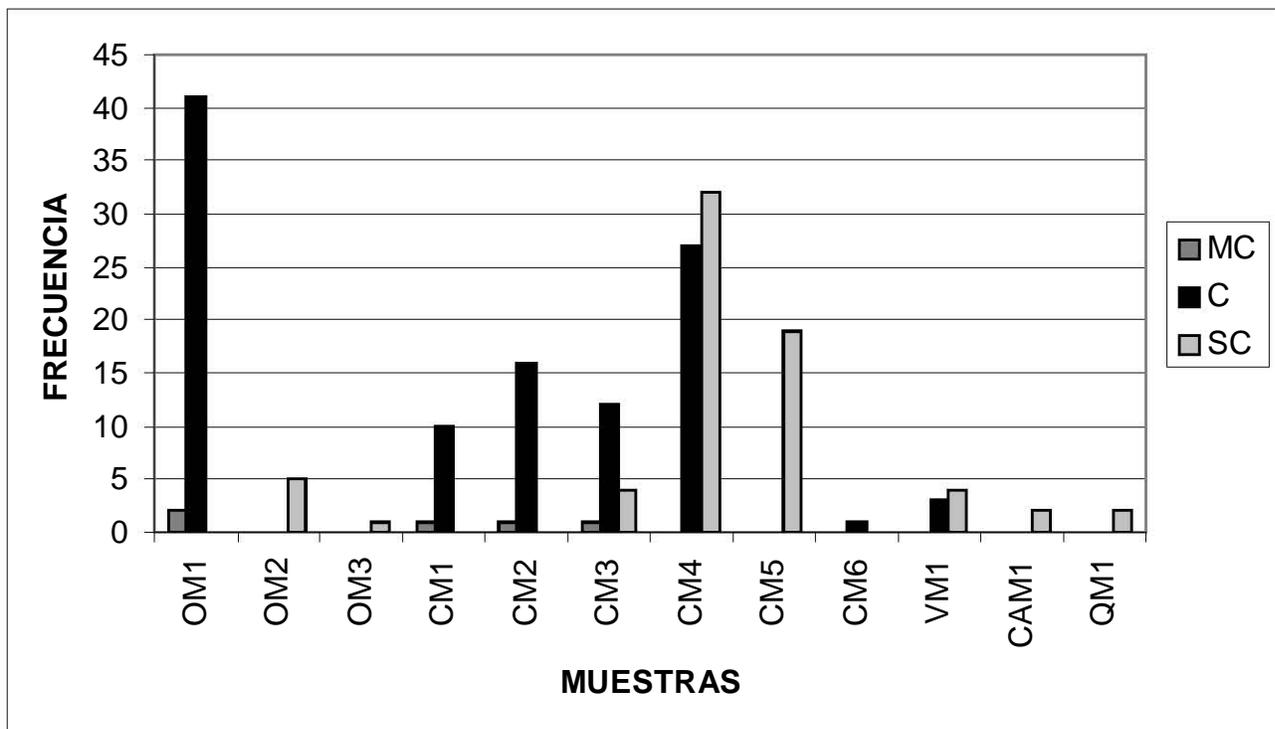


Figura 27 b. Frecuencia de observaciones del grado de compresión de la cola en las distintas muestras. MC = Muy comprimida, C = Comprimida y SC = Semicomprimida. MC (>1.7 mm); C (1.3-1.6 mm); y SC (1-1.2 mm).

El resumen del análisis de los diferentes caracteres morfológicos es el siguiente:

Caracteres morfométricos. Con base en la comparación de los componentes 1 vs 2 (fig. 7) y 2 vs 3 (fig. 8) se observa que las muestras CM1, CM2 y OM1 forman un conjunto de valores, separándose ligeramente de otro conjunto integrado por las muestras CAM1, CM4, CM5, CM6, OM2, OM3, QM1 y VM1. Los caracteres que más contribuyen a esta separación son: La altura de la abertura auditiva (ALOI), el ancho de la abertura auditiva (ANOI) y la longitud de la escama interparietal (LIP).

Caracteres merísticos. Al realizar los análisis de varianza se observó la formación de grupos homogéneos que presentan diferencias significativas respecto a otros grupos. Considerando el número de hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales, el número de escamas supralabiales, el número de escamas infralabiales, el número de escamas ventrales, los números de laminillas ventrales ensanchadas y no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior, las muestras CM1, CM2 y OM1 se comportan, en términos generales, como un grupo homogéneo diferenciándose de las muestras CAM1, CM4, CM5, OM2, QM1 y VM1 que integran otro grupo de muestras.

Caracteres cualitativos. En términos generales, las muestras CM1, CM2 y OM1 forman un conjunto, mientras que el otro conjunto está integrado por las muestras restantes. Contribuyen en dicha diferenciación los caracteres siguientes: la profundidad de la concavidad frontal, la forma de la abertura auditiva, la coloración del abanico gular, la presencia-ausencia y tonalidad de la mancha en dicha

estructura, el grado de imbricación de las escamas ventrales y de compresión de la cola.

Para los tres tipos de caracteres, la mayoría de los ejemplares de la muestra CM3 se agrupan con el primer conjunto de muestras (CM1, CM2 y OM1), mientras que un número pequeño (tres ejemplares) forman parte del segundo conjunto, tal como se observa en las figuras 7 y 8 resultado del análisis de componentes principales y en diferentes gráficas producto del análisis de los caracteres merísticos y cualitativos.

Diferencias morfológicas entre muestras

Con base en los resultados de los análisis de los diferentes tipos de caracteres morfológicos (morfométricos, merísticos y cualitativos) se puede inferir el reconocimiento de dos grupos de muestras. A continuación se mencionan los caracteres morfológicos más relevantes que permiten diferenciar a dichos grupos.

1. Conjunto integrado por las muestras CM1, CM2, CM3 (en parte) y OM1.

Morfométricos. Los ejemplares presentan valores altos principalmente en los caracteres siguientes: Altura de la abertura auditiva (ALOI); ancho de la abertura auditiva (ANOI) y longitud de la escama interparietal (LIP). Representan a ejemplares con oídos grandes y escama interparietal larga.

Merísticos. Presentan por lo general 2 ó 3 hileras completas de escamas entre los semicírculos supraorbitales (fig. 28 a), aunque algunos ejemplares llegan a tener hasta 4; por lo general presentan un mayor número de escamas infralabiales (7-9)

con respecto a las supralabiales (6-8) medido a la mitad del ojo (fig. 28 b); mayor número de escamas ventrales medido a una cabeza de longitud (22-35 escamas); menor número de laminillas ventrales ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (21-27) y un mayor número de laminillas ventrales no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (6-11).

Cualitativos. Presentan una concavidad frontal completa (o bien delimitada) y fuertemente marcada; la forma de la abertura del oído es muy ovalada u ovalada (fig. 28 c); en machos adultos el color del abanico gular es púrpura o púrpura-violeta, con margen rosa (fig. 28 d); los machos no presentan mancha en el abanico gular, algunos ejemplares presentan una ligera pigmentación en las escamas internas del abanico sin llegar a formar una mancha como tal; las escamas ventrales están ligeramente imbricadas.

Con base en la revisión de los ejemplares que conforman dichas muestras se observó que también comparten las características siguientes: su coloración dorsal es parda amarillenta con tono bronceado en todo el cuerpo, pardo grisáceo hacia los costados donde se presentan agrupaciones irregulares de pequeños puntos formando áreas claras y oscuras, vientre blanquecino amarillento con muslos blanquecinos grisáceos, área posterior a la cloaca hasta un poco antes de la punta de la cola con tono anaranjado rojizo; las escamas dorsales y ventrales son quilladas, ligeramente tuberculadas; las colas son comprimidas; hemipenes que presentan un pliegue fijo, ancho y corto que se encuentra entre los dos lóbulos principales (fig. 28 e).

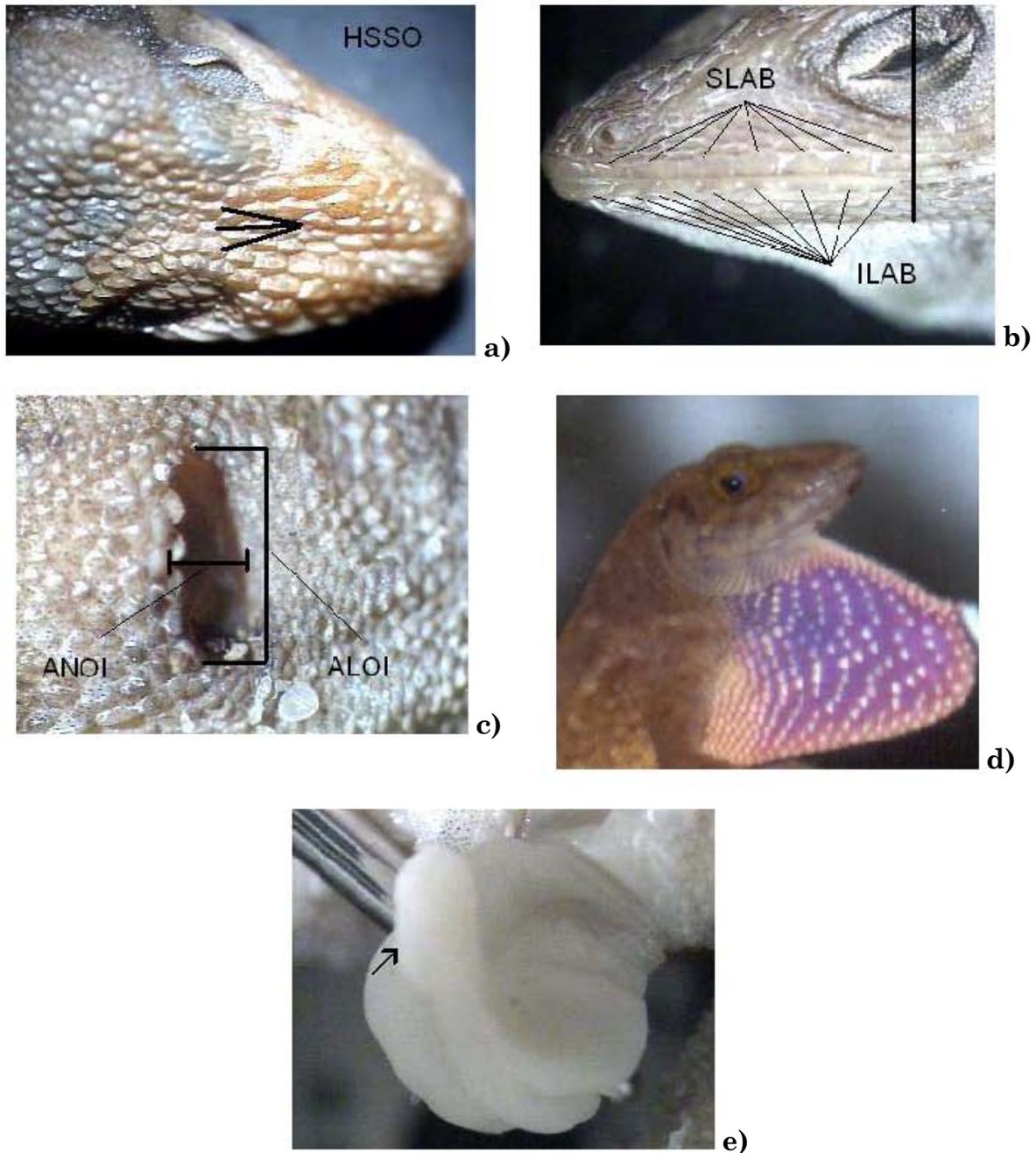


Figura 28. Algunas características morfológicas que comparten los ejemplares de las muestras CM1, CM2, CM3 y OM1. a) Hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales (HSSO); b) Escamas supralabiales (SLAB) e infralabiales (ILAB); c) Altura del oído (ALOI) y ancho del oído (ANOI); d) Coloración del abanico gular;

e) Hemipene.

2. Conjunto integrado por las muestras CAM1, CM4, CM5, OM2, OM3, QM1 y VM1.

Morfométricos. Los ejemplares presentan valores bajos principalmente para los caracteres siguientes: Altura de la abertura auditiva (ALOI); ancho de la abertura auditiva (ANOI) y longitud de la escama interparietal (LIP). Representan a ejemplares con oído pequeño y escama interparietal corta.

Merísticos. Presentan 1 ó 2 hileras completas de escamas entre los semicírculos supraorbitales (fig. 29 a); por lo general presentan un número similar de escamas supralabiales e infralabiales (5/7) medido a la mitad del ojo (fig. 29 b); menor número de escamas ventrales medido a una cabeza de longitud (por lo general entre 17-26, aunque en la muestra CM4 pueden presentarse hasta 34); mayor número de laminillas ventrales ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (24-31) y un menor número de laminillas ventrales no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (6-9).

Cualitativos. Presentan una concavidad frontal incompleta (con salidas hacia la parte lateroanterior) de ligera a fuertemente marcada, bien delimitada sólo en algunos ejemplares; la forma de la abertura del oído es ovalada, semiovalada o redonda, pero no muy ovalada (fig. 29 c); en machos adultos el color del abanico gular es anaranjado rojizo, amarillo anaranjado o amarillo, con margen amarillo anaranjado o amarillo crema (fig. 29 d); los machos presentan una mancha en el abanico gular parda oscura a negra, difusa a muy conspicua (fig. 29 d); las escamas ventrales están imbricadas y son ligeramente mucronadas.

Asimismo, se observó que los ejemplares integrantes de dichas muestras

también comparten las características siguientes: Su coloración dorsal varía de pardo oscuro a pardo claro con una serie de manchas, diamantes o triángulos irregulares pardos, a veces con manchas pequeñas oscuras (casi negras) a la altura de la ingle y base de la cola, el vientre es blanco crema incluyendo el área de la cloaca hasta un poco antes de la punta de la cola, con agrupaciones irregulares de puntos oscuros pequeños principalmente hacia los costados; las escamas dorsales y ventrales son quilladas y pobremente tuberculadas; las colas son semicomprimidas; hemipenes que presentan un pliegue libre, delgado y relativamente alargado entre los dos lóbulos principales (fig. 29 e).

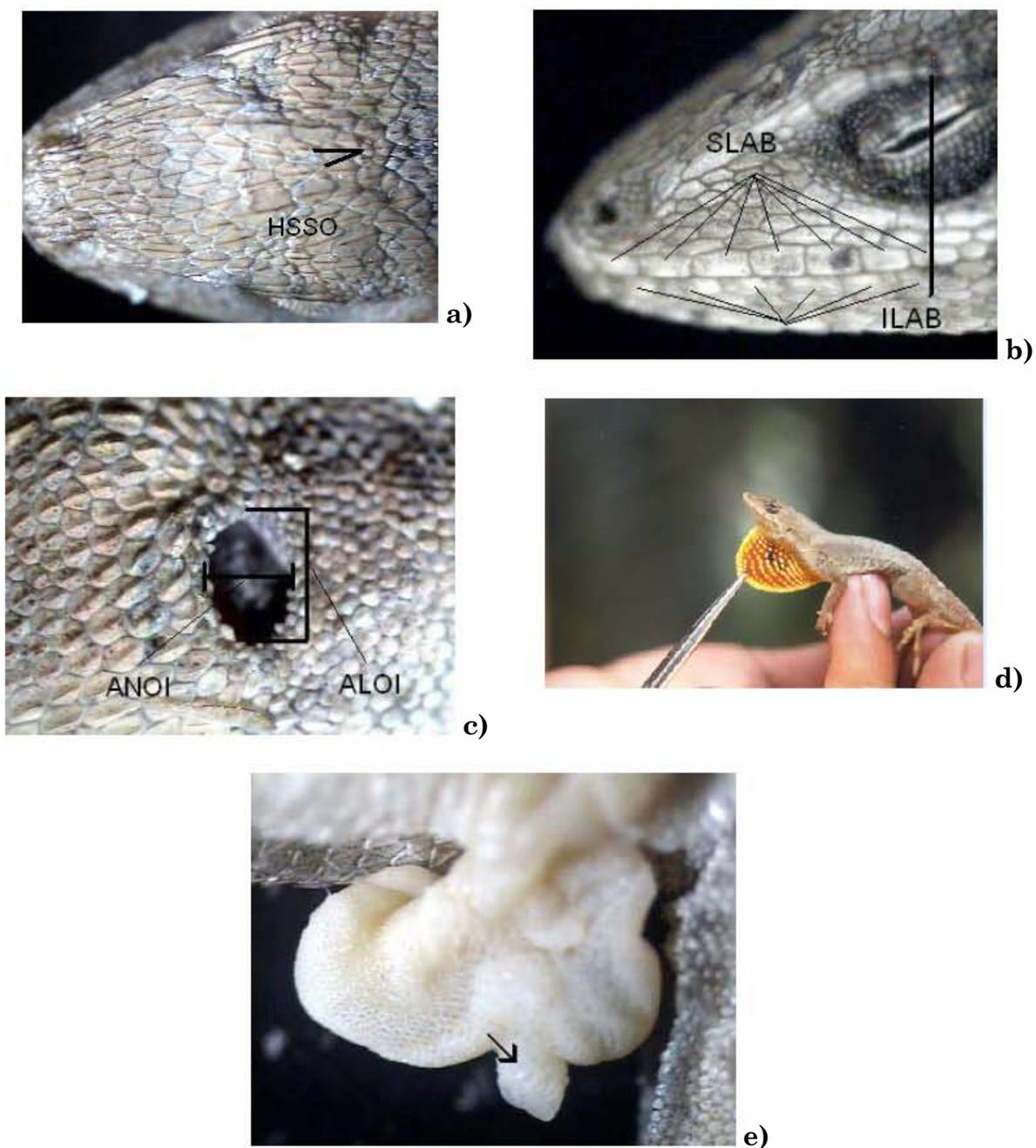


Figura 29. Algunas características morfológicas que comparten los ejemplares de las muestras CAM1, CM4, CM5, OM2, OM3, QM1 y VM1. a) Hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales (HSSO); b) Escamas supralabiales (SLAB) e infralabiales (ILAB); c) Altura del oído (ALOI) y ancho del oído (ANOI); d)

Coloración del abanico gular; e) Hemipene.

Al interior del segundo conjunto de muestras, se encontraron algunas diferencias entre las muestras CM4 y OM2 respecto de las muestras CAM1, CM5, OM3, QM1 y VM1 (fig. 30).

Subconjunto formado por las muestras CM4 y OM2. En machos adultos el color del abanico gular es anaranjado rojizo, margen amarillo anaranjado; abanico gular con una o dos manchas negras (a veces tres) fuertemente definidas; presentan un intervalo mayor en el número de escamas ventrales (18-34); con un promedio menor en el número de escamas infralabiales; con una línea oscura bien marcada en el margen posterior del cuarto dedo de la extremidad posterior. Predominan ejemplares con aberturas auditivas semiovalada y con una concavidad frontal marcada e incompleta.

Subconjunto formado por las muestras CAM1, CM5, OM3, QM1 y VM1. En machos adultos el color del abanico gular es amarillo anaranjado o amarillo, margen amarillo anaranjado o amarillo crema; abanico gular con una mancha parda de difusa a oscura pero no negra; presentan un intervalo menor en el número de escamas ventrales (17-26); con un promedio ligeramente mayor en el número de escamas infralabiales; sin una línea oscura bien marcada en el margen posterior del cuarto dedo de la extremidad posterior, en ocasiones presentando solo pigmentación irregular.



a)



c)



b)



d)

Figura 30. a) y b) ejemplar macho adulto de Cañada Tzintzum, San Fernando, Chiapas, representando a la muestras CM4 (en parte); c) y d) ejemplar macho adulto de Rancho Alegre, Villaflores, Chiapas, representando a la muestra CM5.

Análisis de DNA mitocondrial

Se secuenciaron muestras de un total de 25 individuos; 22 corresponden a ejemplares asignados al complejo *Anolis compressicaudus*-*A. tropidonotus*; los tres restantes corresponden a taxones que se utilizaron como grupos externos. La relación de ejemplares y sus localidades se detallan en el cuadro 5 y en las figuras 31 y 32.

Cuadro 5. Relación de muestras de tejido examinadas y localidades.

Ejemplar	Taxón	Localidad
Taxones bajo estudio.		
Chiapas		
RLR-405	<i>Anolis compressicaudus</i>	Parque Educativo "Laguna Bélgica", 17.5 km N de Ocozocoautla, Ocozocoautla.
RLR-444, 446	<i>A. compressicaudus</i>	Km 21 Carretera Ocozocoautla-Apic Pac (vía autopista), Ocozocoautla.
IHNHERP-3102	<i>A. compressicaudus</i>	Rancho Las Conchitas, 15 km N y 4.5 W de Ocozocoautla, Ocozocoautla.
IHNHERP-3092	<i>A. compressicaudus</i>	Rancho Las Conchitas, 15 km N y 4.5 W de Ocozocoautla, Ocozocoautla.
RLR-414	<i>A. compressicaudus</i>	Cerro La Campana, 2 km S del poblado del ejido Ribera Candelaria, San Fernando.
RLR-411	<i>Anolis tropidonotus</i>	Cerro La Campana, 2 km S del poblado del ejido Ribera Candelaria, San Fernando.
NJL-051	<i>A. tropidonotus</i>	El Pozo, 12 km NW de Berriozábal, Berriozábal.
RLR-821	<i>A. tropidonotus</i>	Paraje Tacñé, Copainalá.
RLR-372	<i>A. tropidonotus</i>	1.7 km N del poblado del ejido Ribera San Jorge, San Fernando.
RLR-461	<i>A. tropidonotus</i>	1 km N del poblado del ejido Cuauhtémoc, San Fernando.
RLR-471	<i>A. tropidonotus</i>	Cañada Tzintzum, 4 km N y 2.5 W de San Fernando, San Fernando
RLR-467, 470	<i>A. tropidonotus</i>	Cerro Ombligo, 4.5 km SW de San Fernando, San Fernando.
RLR-844	<i>A. tropidonotus</i>	Tierra Colorada, Tuxtla Gutiérrez.
RLR-430, 433	<i>A. tropidonotus</i>	Rancho Alegre, km. 87 Carretera Tuxtla Gutiérrez-Villaflores, Villaflores.
LCM-1061	<i>A. tropidonotus</i>	Santa Rosa (Lagunas de Montebello), Independencia.
Oaxaca		
RLR-493, 504	<i>Anolis compressicaudus</i>	La Gloria, 12 km NE de Cuauhtémoc Guadalupe, Santa María Chimalapa
ANMO-1016	<i>Anolis tropidonotus</i>	Carretera Rodolfo Figueroa-San Antonio Chimalapa, San Miguel Chimalapa.
Tabasco		
ANMO-1005, 1006	<i>Anolis compressicaudus</i>	Francisco Mujica, Huimanguillo.
Taxones utilizados como grupos externos.		
Michoacán		
ANMO-486	<i>Anolis nebulosus</i>	Aproximadamente 1 km por carretera 200 de la placita hacia Tecomán.
Puebla		
LCM-1185	<i>Anolis naufragus</i>	Xitlama, Zoquitlán.

Sin Dato de Localidad.		
GK-407	<i>Anolis sericeus</i>	Sin datos.

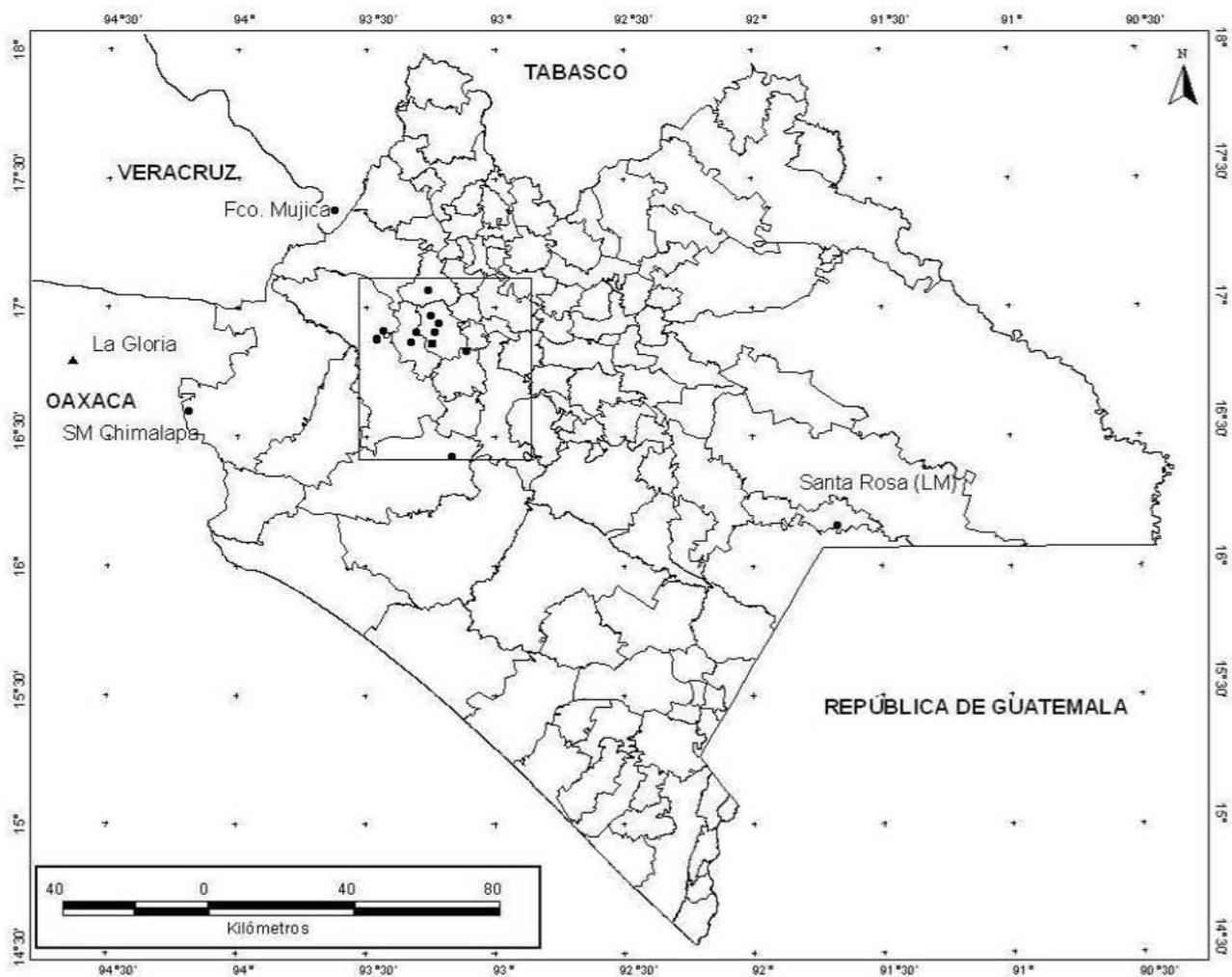


Figura 31. Localidades de recolecta de ejemplares del complejo *Anolis compressicaudus* - *A. tropidonotus* de los que se obtuvieron secuencias de mtDNA. Localidades (●), límite municipal (---). Se muestran las localidades tipo de *A. compressicaudus* (▲) y *A. t. spilorhipis* (■).

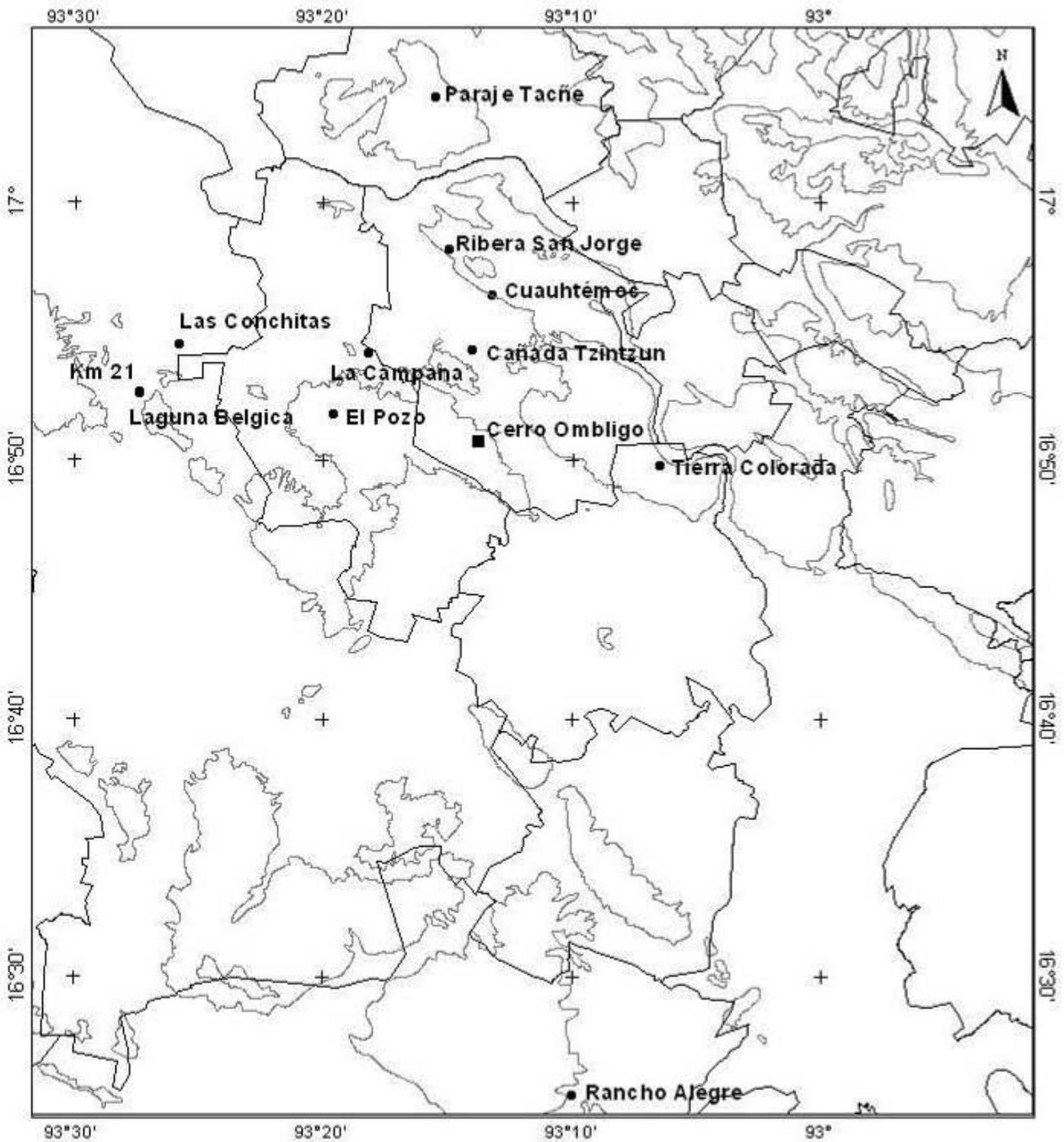


Figura 32. Cerro Ombligo (■), localidad tipo de *Anolis tropidonotus spilorhipis*, y área aledaña. Localidades de recolecta (●), límite municipal (---), cota altitudinal de 1000-1500 m (○).

Análisis filogenético

Relaciones filogenéticas

El análisis filogenético se realizó a partir de un fragmento de mtDNA de 947 caracteres (pares de bases), de los cuales 813 corresponden a la subunidad ND1 y los 134 restantes al tRNA para metionina. De acuerdo con el análisis de máxima parsimonia (MP), del total de 947 caracteres, 378 fueron parsimoniosamente informativos. Se obtuvieron tres árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 994 pasos. Los valores de los índices de consistencia, retención y consistencia rescalado fueron: CI = 0.633; RI = 0.861 y RC = 0.545, respectivamente. A partir de estos árboles, se obtuvo un árbol de consenso estricto (fig. 33). El árbol resultado del *bootstrap* tuvo una topología muy similar respecto al árbol de consenso estricto (Fig. 34).

Con base en dichos árboles se distinguen dos clados: el primero (referido como clado A), contiene ejemplares de La Gloria, Francisco Mujica, Las Conchitas, Cerro La Campana, Km 21, Las Conchitas y Laguna Bélgica (*Anolis naufragus* y *A. nebulosus* aparecen en la base del clado y corresponden a dos de los tres taxones utilizados como grupos externos). Todos los subclados internos tienen valores de *bootstrap* superiores al 80 % por lo que se considera que están bien soportados. El otro clado (clado B) está integrado por las localidades siguientes: Rancho Alegre, San Miguel Chimalapa (=SM Chimalapa), Paraje Tacñé, Santa Rosa Lagunas de Montebello (=Santa Rosa LM), Cuauhtémoc, Cerro Ombligo, Tierra Colorada, Cerro La Campana, Cerro Ombligo, Ribera San Jorge, El Pozo y Cañada Tzintzum. *Anolis*

sericeus es el taxón que se usó para enraizar el árbol. El clado en su conjunto está bien soportado al presentar un valor de *bootstrap* de 92 %, subdividiéndose en la localidad de Rancho Alegre (100 % de soporte) y en su grupo hermano integrado por el resto de las localidades, con un valor de *bootstrap* de 52 %. En el árbol de consenso estricto este último grupo se subdivide en dos: El primero, formado por SM Chimalapa, {Paraje Tacñé + Santa Rosa (LM)} y (Cuauhtémoc + Cerro Ombligo); el segundo, formado por Tierra Colorada, Cerro La Campana, Cerro Ombligo, Ribera San Jorge, (El Pozo + Cañada Tzintzum). Sin embargo, debido al bajo valor de *bootstrap* la localidad de SM Chimalapa se colapsa creándose una politomía que incluye también a los dos agrupamientos restantes. Una de las ramas internas constituida por las localidades {Paraje Tacñé + Santa Rosa (LM)} y (Cuauhtémoc + Cerro Ombligo), presentan un valor de *bootstrap* de 70 %. El segundo, con un valor de *bootstrap* de 98 %, está integrado por las localidades Tierra Colorada, Cerro La Campana, Cerro Ombligo, Ribera San Jorge y (El Pozo + Cañada Tzintzum), observándose que las ramas más internas no están bien soportadas y por consiguiente sus relaciones no están bien definidas.

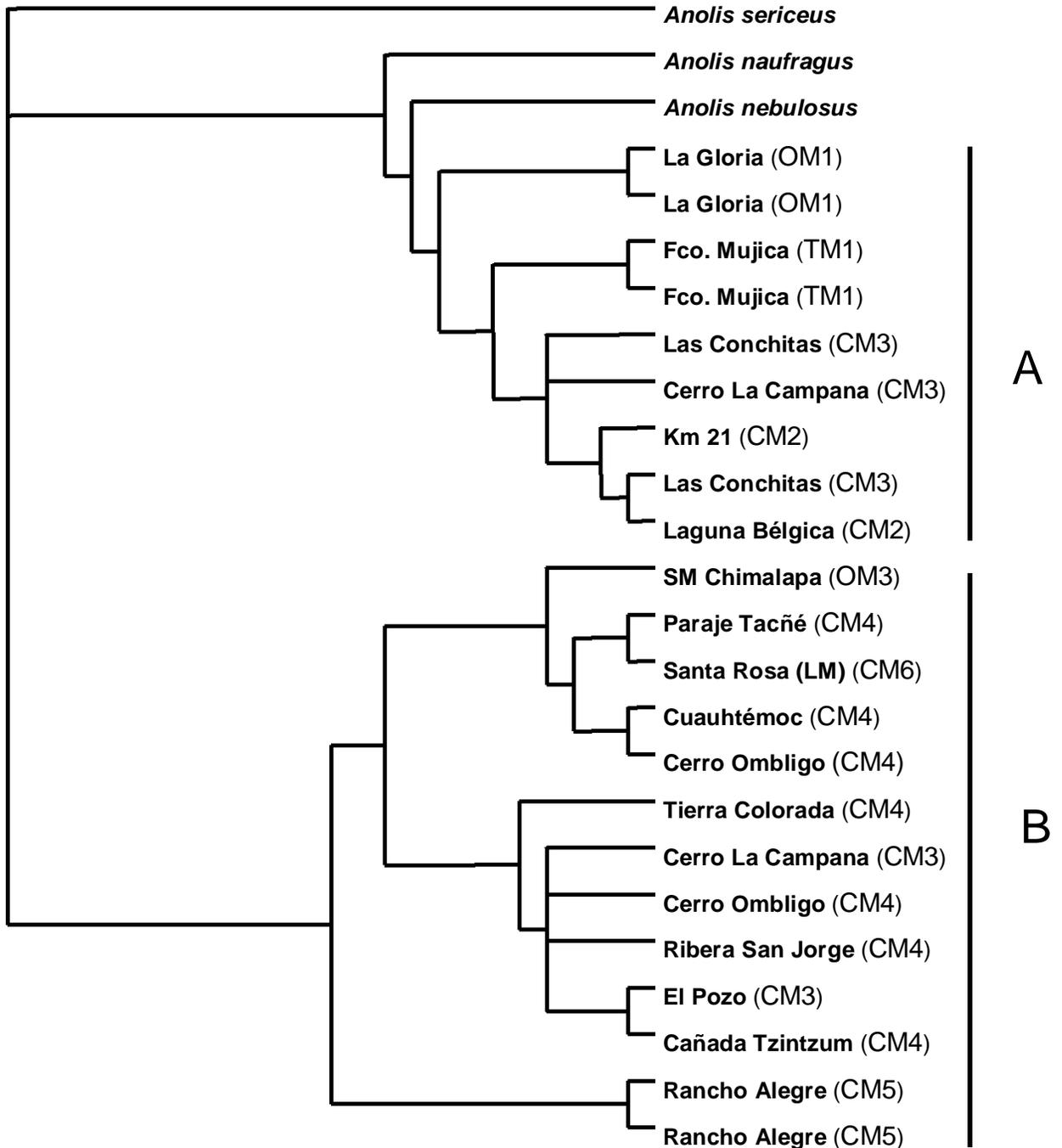


Figura 33. Árbol de consenso estricto de los tres árboles más parsimoniosos.

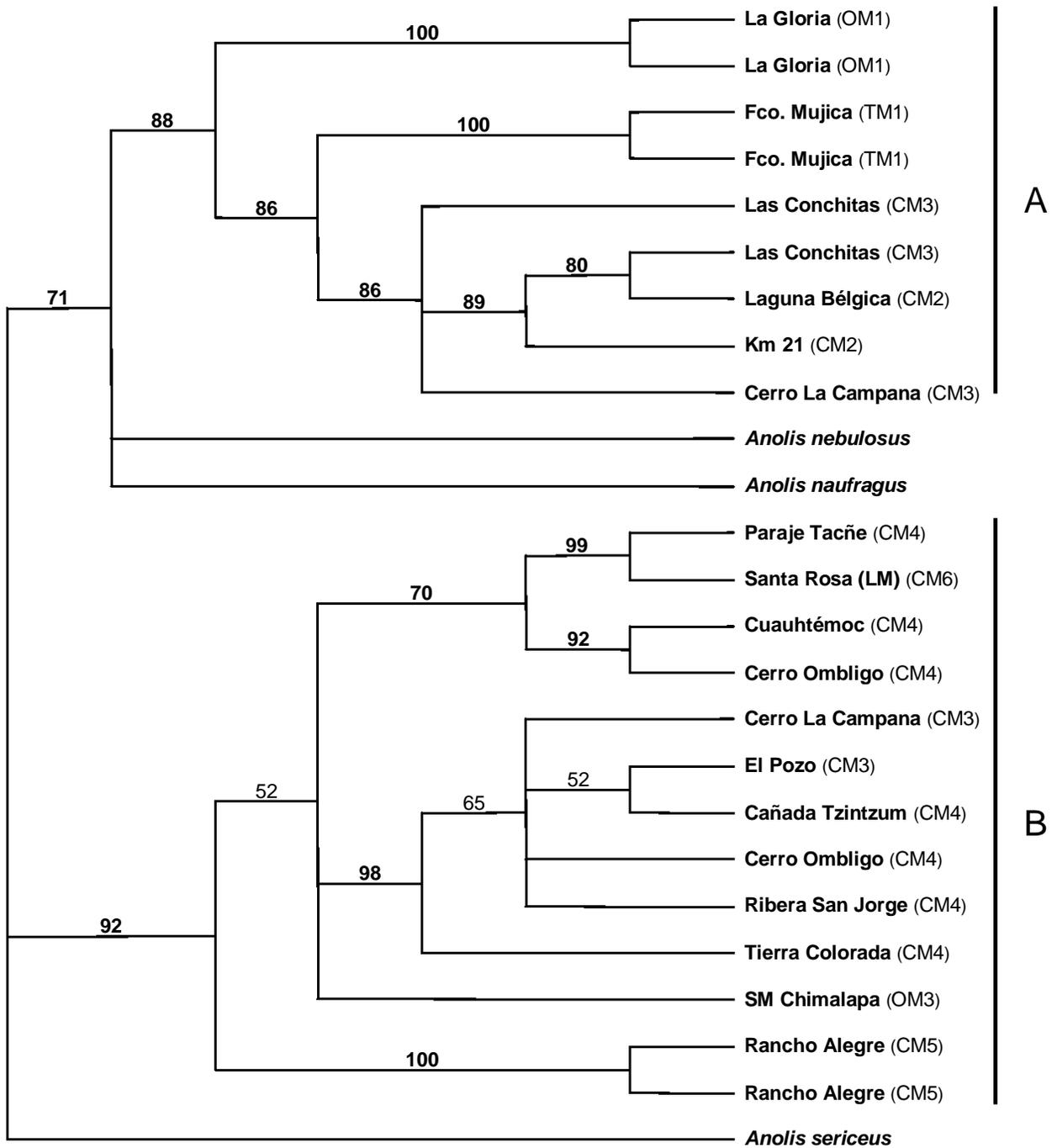


Figura 34. Árbol de *bootstrap*. En negritas se marcan los valores iguales o superiores al 70%.

Para la realización del análisis Bayesiano, primeramente se determinaron los modelos de evolución de secuencias que mejor se ajustaron a cada conjunto de datos. Para ello se utilizó la prueba de verosimilitud-ratio (*Likelihood Ratio Test*). Los modelos que se ajustaron a las particiones de la subunidad ND1 fueron el TrNef + G para la primera posición y el HKY + G para la segunda y tercera posiciones. Para la región codificadora de tRNA para metionina se utilizó el modelo K80 + G. El análisis se corrió por un total de 1,000,000 de generaciones, eliminándose los 90 árboles iniciales producto de las primeras 9000 generaciones (los encontrados antes de que el logaritmo de la verosimilitud de los árboles alcanzaron un óptimo y se estabilizaron), los 9910 árboles restantes se usaron para generar árboles de consenso estricto (fig. 35) y de consenso de mayoría al 50% (fig. 36) .

De manera general, los árboles de consenso estricto y de consenso de mayoría generados por los análisis de máxima parsimonia y Bayesianos son muy similares, ya que los clados resultantes están integrados por ejemplares de las mismas localidades. El árbol de consenso estricto resulta de combinar únicamente aquellos componentes que aparecen repetidos en los 9910 cladogramas originales, por lo que su topología no está resuelta, en este sentido, el árbol de consenso de mayoría nos brinda mayor información para conocer las relaciones al interior de los dos clados obtenidos. En el árbol de consenso de mayoría, se distinguen dos clados: el primero (referido como clado A'), contiene ejemplares de La Gloria, Francisco Mujica, Km 21, Cerro La Campana, Las Conchitas y (Las Conchitas + Laguna Bélgica), observándose que en todas las ramas internas se presentan valores de probabilidad

superiores al 95 % por lo que se consideraron como significativamente apoyadas. El otro clado (clado B') está integrado por las localidades siguientes: Rancho Alegre, Paraje Tacñé, Santa Rosa Lagunas de Montebello (=Santa Rosa LM), San Miguel Chimalapa (=SM Chimalapa), Tierra Colorada, Cuauhtémoc, Cerro Ombligo, Cerro La Campana, (El Pozo + Cañada Tzintzum), Cerro Ombligo y Ribera San Jorge. El clado en su conjunto está bien apoyado al presentar un valor de probabilidad de 100 %, a su vez se subdivide en la localidad de Rancho Alegre (100 % de apoyo) y en su grupo hermano integrado por el resto de las localidades, con un valor de probabilidad también de 100 %. Este último grupo tiene dos subgrupos: el primero, integrado por las localidades {Paraje Tacñé + Santa Rosa (LM)} con un valor de probabilidad relativamente bajo (85 %), por lo que dicha relación aparece colapsada en el árbol de consenso estricto; el segundo grupo, está formado por la localidad de SM Chimalapa y las restantes localidades que aparecen como su grupo hermano; a su vez, el siguiente clado está constituido por la localidad (Tierra Colorada + el resto de las localidades). Dichas ramas parecen estar apoyadas por sus altos valores de probabilidad (superiores al 95 %).

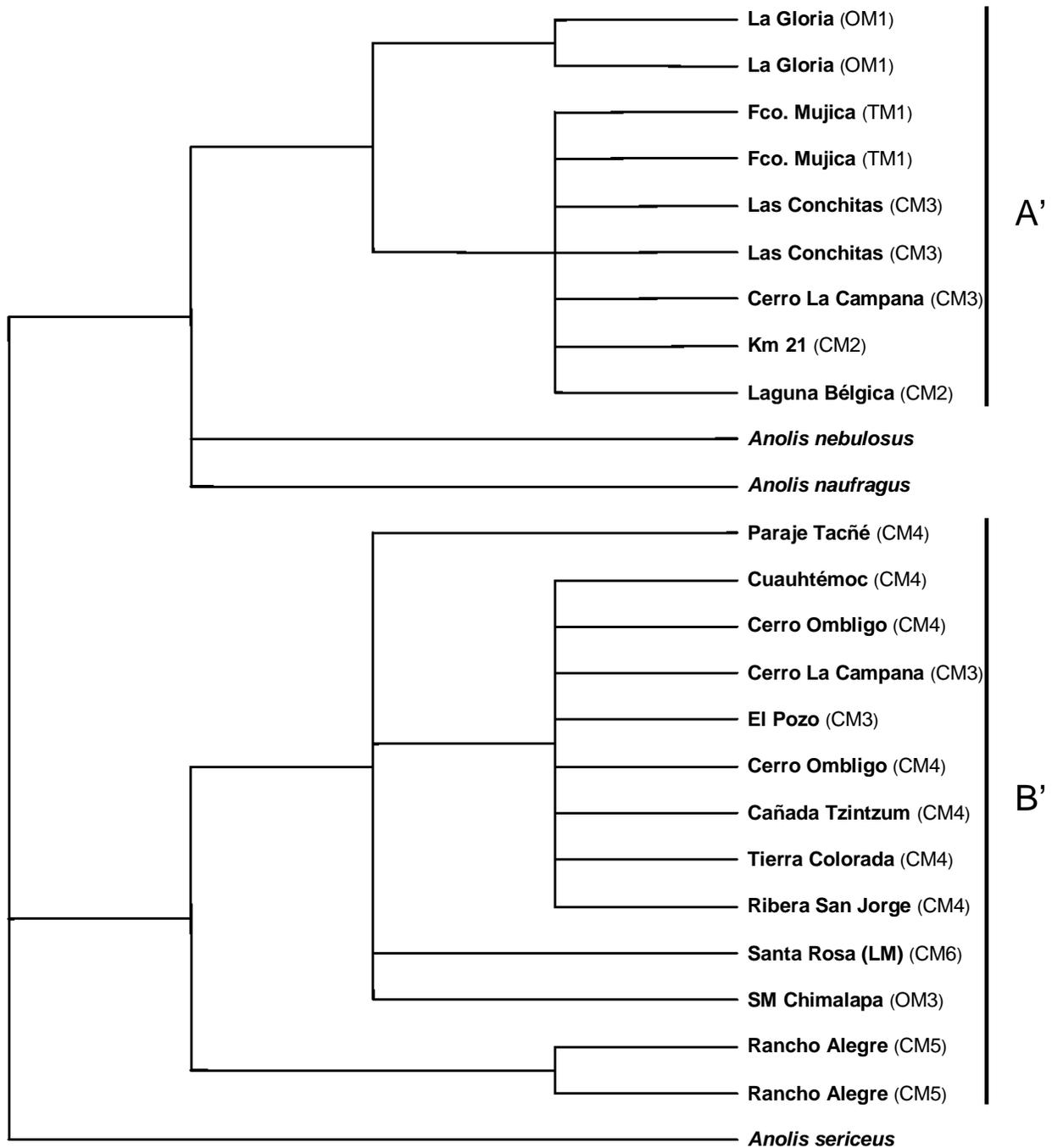


Figura 35. Árbol de consenso estricto resultado de los análisis Bayesianos.

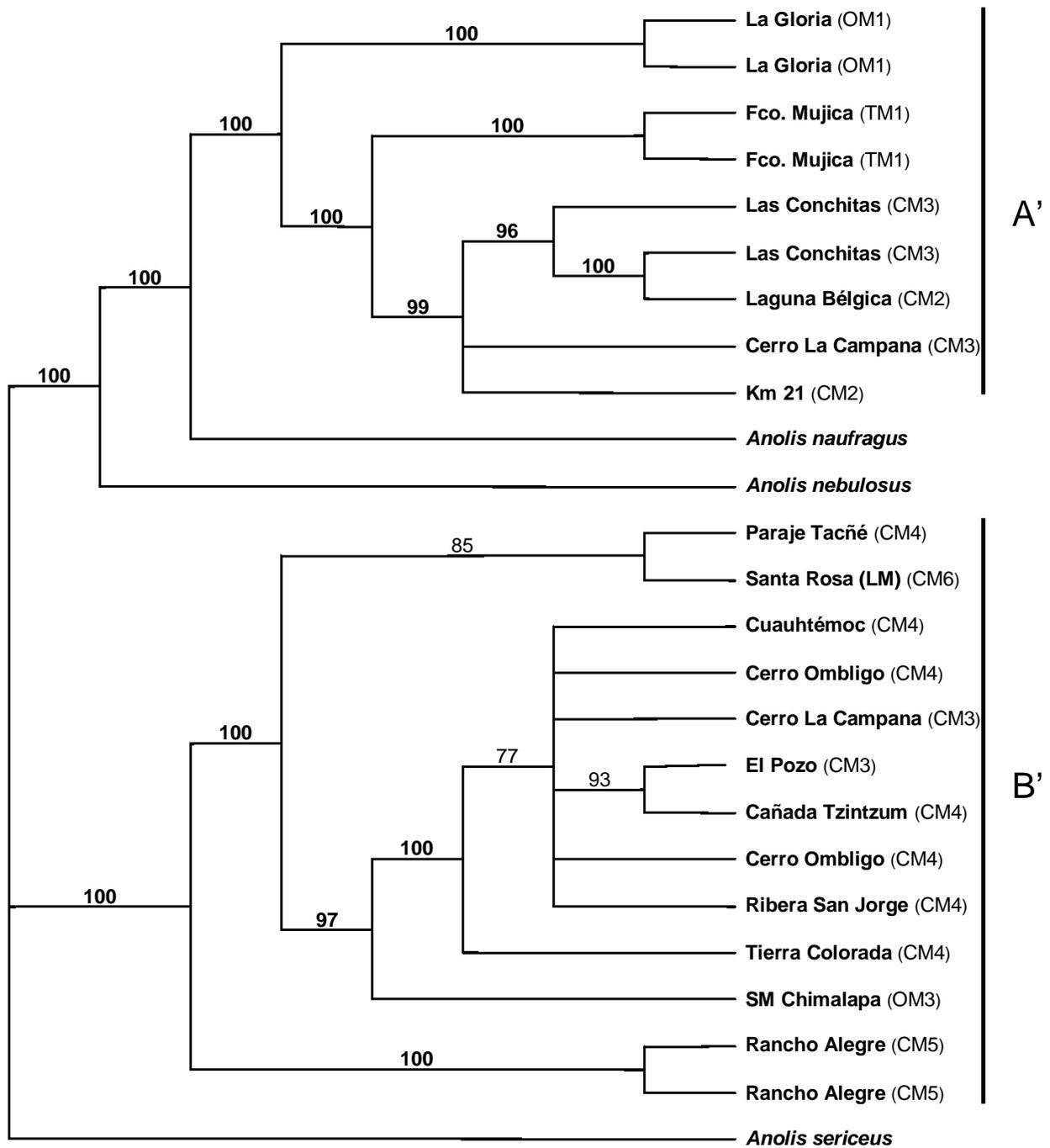


Figura 36. Árbol de consenso de mayoría de 50% resultado de los análisis Bayesianos.

Al comparar los árboles obtenidos de los análisis de máxima parsimonia y Bayesianos, se observa lo siguiente: De manera general, su topología resultó ser similar, ya que con ambos métodos se obtuvieron dos clados formados por ejemplares de las mismas localidades. Sin embargo, al interior de cada clado se observan diferencias en las relaciones de las diferentes localidades.

En el árbol de consenso estricto del análisis de máxima parsimonia (fig. 33), el clado A en su rama interna formada por los haplotipos de las localidades Las Conchitas, Cerro La Campana, Km 21 y (Las Conchitas + Laguna Bélgica), las relaciones de los ejemplares de las localidades Las Conchitas y Cerro la Campana respecto al grupo formado por Km 21 y su grupo hermano (Las Conchitas + Laguna Bélgica) no están definidas. Por su parte, en el árbol de consenso de mayoría resultado del análisis Bayesiano (fig. 36), el clado A' en la rama interna correspondiente, presenta una politomía que incluye a las localidades Km 21 y Cerro La Campana y al clado formado por Las Conchitas y su grupo hermano (Las Conchitas + Laguna Bélgica).

En los clados B y B' de los árboles de consenso estricto y consenso de mayoría obtenidos de los análisis de máxima parsimonia y Bayesianos respectivamente, la localidad denominada Rancho Alegre (apoyada con valores de *bootstrap* y probabilidad de 100 %) se presenta siempre separada de las demás localidades integrantes del clado. Por su parte su grupo hermano integrado por el resto de las localidades está pobremente soportado por el análisis de máxima parsimonia (valor de *bootstrap* de 52%) y bien apoyado por el análisis Bayesiano (100 % de

probabilidad). Al interior de dicho grupo sólo el conjunto integrado por las localidades Cerro La Campana, (El Pozo + Cañada Tzintzum), Cerro Ombligo, Ribera San Jorge y Tierra Colorada están bien apoyado por el análisis de máxima parsimonia al presentar un valor de *bootstrap* de 98 %. Con el análisis Bayesiano se incorporan otras localidades al conjunto ya mencionado, tales como Cuauhtémoc, otra muestra de Cerro Ombligo, así como SM Chimalapa en la base de dicho agrupamiento, apoyado con un valor de 97 % de probabilidad.

DISCUSIÓN

Análisis estadístico

Como resultado del análisis de componentes principales 1 vs 2 (fig. 7) y 2 vs 3 (fig. 8) se observa una ligera tendencia de los valores que identifican a los ejemplares de las diferentes muestras a formar dos conjuntos de datos. El primer conjunto está integrado por las muestras CM1, CM2 y OM1 representado por ejemplares con abertura auditiva grande y escama interparietal larga. El segundo conjunto comprende las muestras CAM1, CM4, CM5, CM6, OM2, OM3, QM1 y VM1 representado por ejemplares con abertura auditiva pequeña y escama interparietal corta.

Al someter los caracteres merísticos a los análisis de varianza se observó que las muestras CM1, CM2 y OM1 se comportan como un grupo relativamente homogéneo, diferenciándose de otro conjunto integrado por las muestras CAM1, CM4, CM5, OM2, QM1 y VM1. La diferenciación entre ellos se apoya principalmente en los caracteres siguientes: número de escamas entre los semicírculos supraorbitales (fig. 10), número de escamas supralabiales (fig. 15), número de escamas infralabiales (figs. 16), número de escamas ventrales (fig. 20), número de laminillas ventrales ensanchadas (fig. 21) y de laminillas ventrales no ensanchadas (fig. 22) del cuarto dedo de la extremidad posterior.

Con respecto a los datos cualitativos, los caracteres que relacionan a las muestras CM1, CM2 y OM1 son: la presencia de una concavidad frontal completa y fuertemente marcada (fig. 23), la forma muy ovalada de la abertura auditiva (fig.

24), la coloración púrpura del abanico gular (fig. 25), la carencia de una mancha en dicha estructura (fig. 26) y la presencia de escamas ventrales ligeramente imbricadas (fig. 27). El otro conjunto, integrado por las muestras restantes, comparten de manera general las características siguientes: presentan concavidades frontales incompletas; en machos adultos el color del abanico gular es amarillo o anaranjado rojizo; presentan una mancha pardo oscura o negra en dicha estructura (fig.26), y tienen escamas imbricadas ligeramente mucronadas.

Cabe hacer notar que la mayoría de los ejemplares de la muestra CM3 se agrupan con el primer conjunto de muestras (CM1, CM2 y OM1), incluyendo todos los ejemplares del Rancho Las Conchitas, municipio de Berriozábal y prácticamente todos los ejemplares de Cerro La Campana, municipio de San Fernando, Chiapas, mientras que sólo tres ejemplares (dos de Cerro La Campana y uno de El Pozo, Berriozábal, Chiapas) forman parte del segundo conjunto de muestras. Lo anterior es debido a que en la localidad conocida como Cerro La Campana, ocurren en simpatria los taxones que representan a dichos conjuntos de muestras.

Análisis filogenético

Se coincide con otros autores respecto a que los análisis de máxima parsimonia y Bayesianos son métodos adecuados para estimar filogenias interespecíficas, principalmente filogenias de haplotipos de mtDNA, ya que permiten la delimitación de especies o poblaciones estrechamente relacionadas, especialmente en grupos que son difíciles de resolver con los marcadores de origen nuclear o con datos morfológicos. Al respecto, Templeton *et al.* (1992) señalan que existen varios métodos para la estimación de filogenias a partir de datos de sitios de restricción o secuencias de DNA, tales como máxima parsimonia, máxima verosimilitud y compatibilidad. Dichos autores afirman que estos métodos tienden a producir la misma filogenia estimada cuando se consideran períodos evolutivos cortos. Por su parte Doan y Castoe (2003) al evaluar filogenias morfológicas y moleculares de varias poblaciones de *Proctoporus bolivianus* (lagartija que habita en Perú y Bolivia), obtuvieron una topología casi idéntica entre los árboles obtenidos con máxima verosimilitud y máxima parsimonia. En el presente estudio, los árboles que resultaron del análisis de máxima parsimonia fueron similares a los obtenidos de los análisis Bayesianos.

Número de clados obtenidos. Al examinar las topologías de los árboles de consenso estricto y de consenso de mayoría resultado de los análisis de máxima parsimonia y Bayesianos se observa que los dos clados principales obtenidos están bien apoyados al tener valores de *bootstrap* superiores a 70 % y de probabilidad superiores a 95 % (figs.34, 36), lo que evidencia que cada uno representa un taxón diferente. La

existencia de dos taxones también es sugerida por la relación observada entre las especies *Anolis nebulosus* y *A. naufragus* (utilizadas en el análisis como grupos externos) y los clados A y A' (Figs. 33, 34, 35, 36). Al respecto, Wiens y Penkrot (2002) sugieren que la aproximación basada en un árbol obtenido a partir de haplotipos de DNA, permite la delimitación de especies estrechamente relacionadas, especialmente en grupos que son difíciles de resolver con los marcadores de origen nuclear o con datos morfológicos. Dichos autores refieren que dada una filogenia de haplotipos para una serie de poblaciones clasificadas actualmente como una especie (la especie focal del estudio) y una o más especies cercanamente relacionadas, el árbol de haplotipos puede demostrar si la especie focal es exclusiva o no. Si los haplotipos de la especie focal son exclusivos, lo que ocurre en el presente estudio, la presencia de múltiples especies es sugerida por clados basales bien apoyados que son concordantes con la geografía. En caso contrario, la presencia de una sola especie sería sugerida por la evidencia de flujo génico entre los clados basales, es decir, los haplotipos de un determinado lugar aparecen en ambos clados basales y/o hay discordancia total entre la filogenia de los haplotipos y la geografía (Wiens y Penkrot, 2002).

La aparente incongruencia de la localidad denominada Cerro La Campana (que aparece en ambos clados), es debida a que en esta zona los taxones que representan dichos clados son simpátricos.

Congruencia entre los clados (análisis molecular) y el conjunto de muestras (análisis morfológico). Existe una fuerte correlación entre los clados que se

presentan en los árboles obtenidos a partir de las secuencias de mtDNA y los conjuntos de muestras resultado de los análisis de componentes principales y de varianza realizados. Al respecto, los clados denominados clado A y A' incluyen al conjunto integrado por las muestras OM1, CM2 y CM3. No fue posible examinar morfológicamente ejemplares del grupo TM1 (Francisco Mujica, Huimanguillo, Tabasco), motivo por el cual no se pudo determinar la relación de dicha muestra con el clado que la incluye. Tampoco se obtuvieron secuencias de mtDNA de ejemplares representantes de la muestra CM1 (área de El Ocote, Ocozocoautla, Chiapas) por lo que tampoco está representada.

De la misma forma, los clados clado B y B' incluyen al conjunto integrado por las muestras CM3, CM4, CM5, CM6 y OM3. No se pudieron obtener secuencias de ejemplares representantes de las muestras de Campeche (CAM1), Oaxaca, municipio de Valle Nacional (OM2), Quintana Roo (QM1) y Veracruz (VM1) por lo que no se pudo correlacionar con la morfología.

Cabe hacer notar que la mayoría de los ejemplares de la muestra CM3 se agrupan junto con las muestras OM1 y CM2 en los clados A y A', mientras que un número pequeño (tres ejemplares) forman parte de los clados B y B' (dos ejemplares de la localidad Cerro La Campana y un ejemplar de El Pozo), tal como se observa en las figuras 7 y 8 resultado del análisis de componentes principales y en los árboles de las figuras 37 y 38.

Asignación taxonómica de clados obtenidos. Los resultados del análisis morfológico y de secuencias de mtDNA permiten el reconocimiento de dos grupos de muestras. Se considera que cada grupo representa a una especie diferente. Los ejemplares de las muestras OM1, TM1, CM2 y CM3 forman parte del clado A en los árboles de consenso estricto y de *bootstrap* obtenidos del análisis de máxima parsimonia y el clado A' en los árboles que resultaron del análisis Bayesiano. Al respecto, se considera que dicho clado representa a *Anolis compressicaudus*, ya que la muestra OM1 incluye ejemplares de La Gloria, municipio de Santa María Chimalapa, Oaxaca, que es la localidad tipo de dicho taxón. Las muestras restantes forman los llamados clados B y B', que representan a la especie *Anolis tropidonotus*, considerando que algunas de las localidades que integran dicho clado forman parte de la distribución geográfica de poblaciones asignadas a dicho taxón.

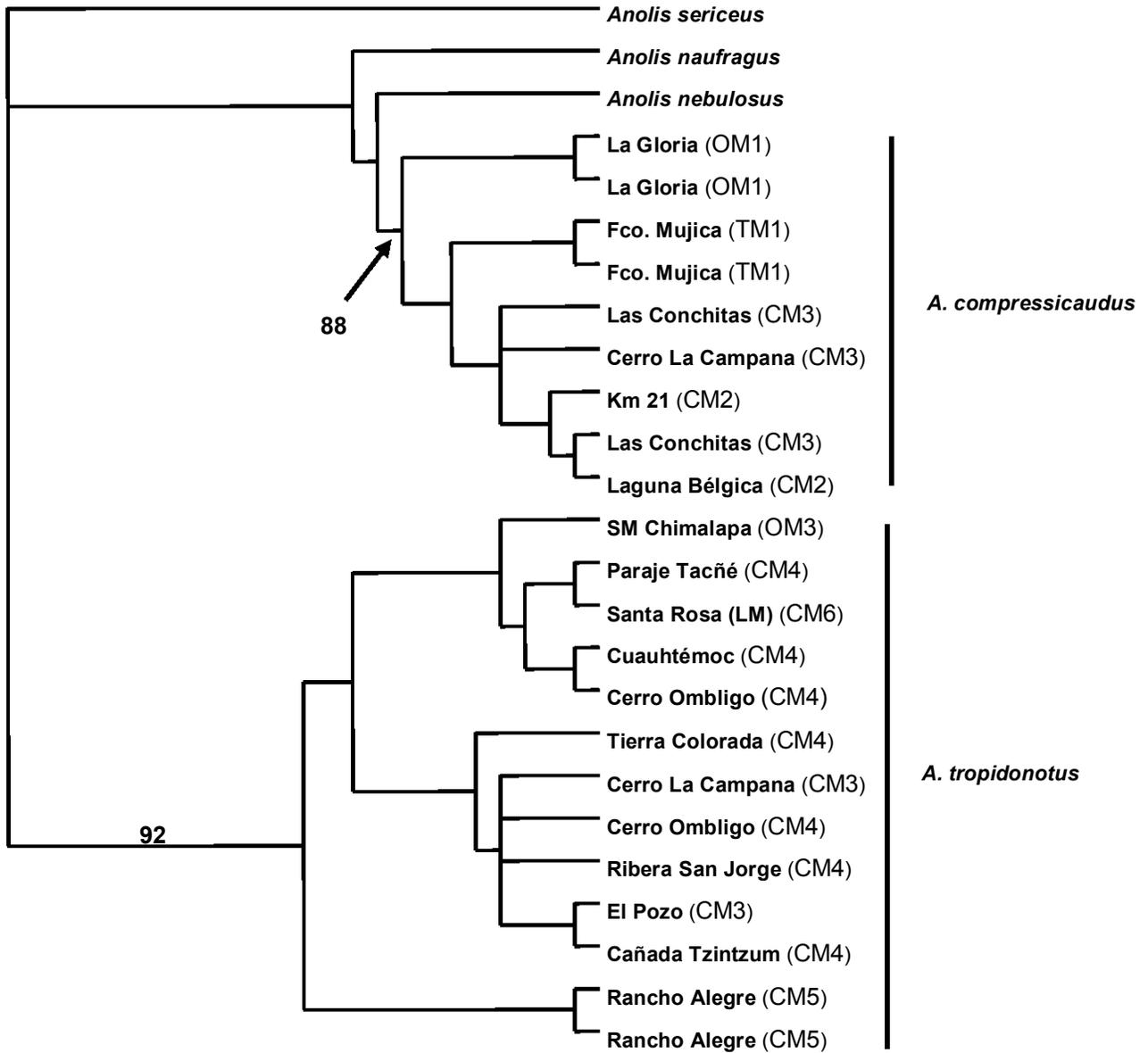


Figura 37. Asignación taxonómica de los dos clados obtenidos. Árbol de consenso estricto obtenido del análisis de máxima parsimonia. El número representa el valor de *bootstrap* que apoya el clado.

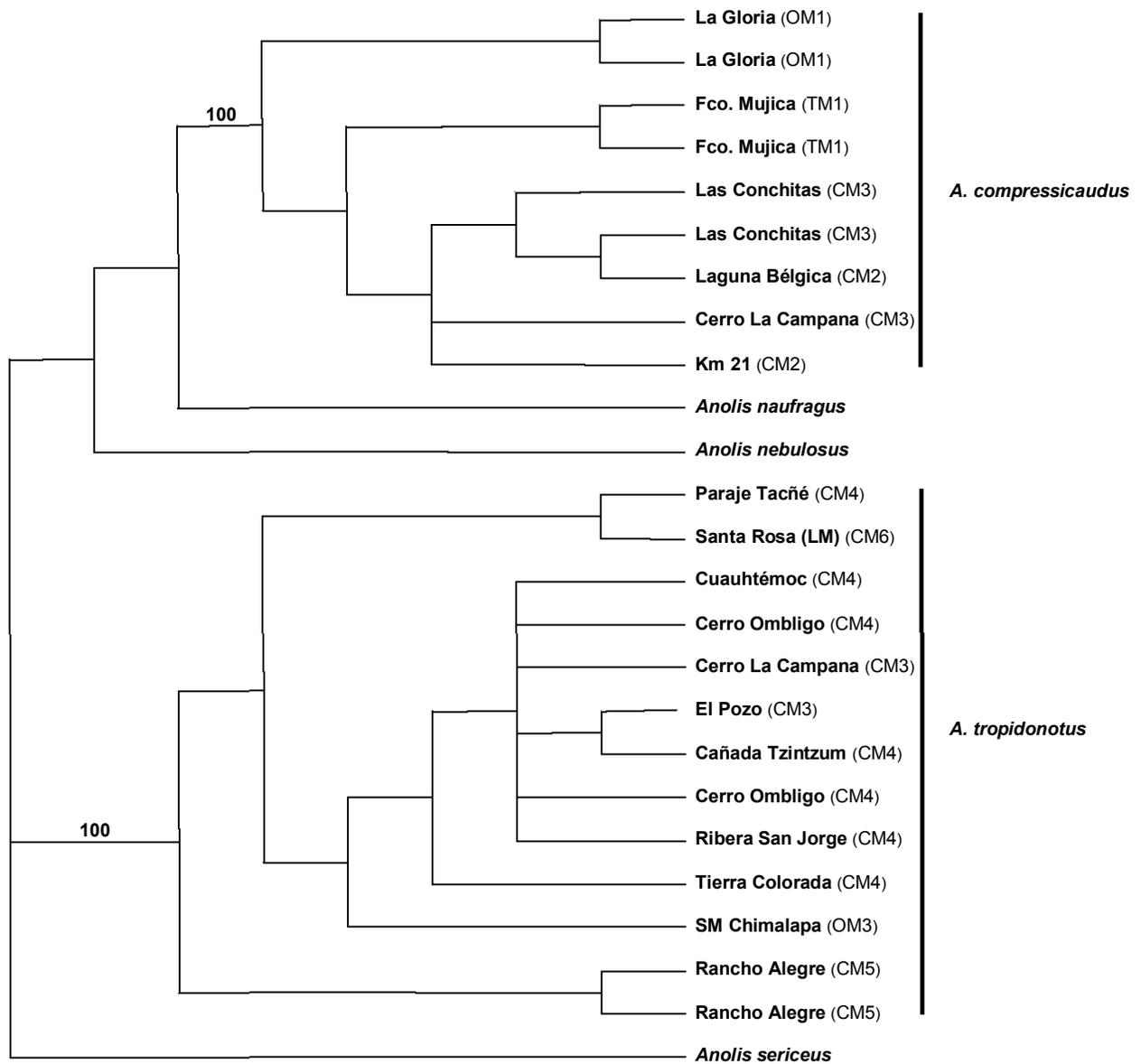


Figura 38. Asignación taxonómica de los dos clados obtenidos. Árbol de consenso de mayoría obtenido del análisis Bayesiano. El número representa el valor de probabilidad posterior que apoya el clado.

Relación filogenética entre los taxones. La relación entre *Anolis nebulosus* y *A. naufragus* (grupos externos) y el clado considerado como *A. compressicaudus*, permite sugerir que dicho taxón no está relacionado estrechamente con *A. tropidonotus*, contrariamente a lo propuesto tradicionalmente por diversos (Smith y Kerster, 1955; Lieb, 2001). Esta idea parece estar apoyada por el estudio realizado recientemente por Nicholson (2002), cuyo análisis filogenético presenta a *Anolis compressicaudus* como especie hermana de *A. humilis*, mientras que las relaciones filogenéticas de *A. tropidonotus* son problemáticas. Asimismo dicha autora concluye que las relaciones filogenéticas de varios grupos (incluyendo *humilis*) de especies de *Anolis* del grupo *beta* no están resueltas, por lo que sugiere que es necesario realizar una investigación completa para obtener información adicional enfocada a esclarecer su situación taxonómica.

Por otra parte, en la filogenia propuesta por Poe (2004), en la que incluye a diversos grupos de especies de *Anolis*, aparecen agrupadas tres especies asignadas tradicionalmente al grupo *humilis* en un clado con un valor de soporte bajo de (60%). El grupo formado por *Anolis compressicaudus* y *A. notopholis* aparece como clado hermano de *A. humilis*, mientras que *A. tropidonotus* se agrupa en otro clado relacionándose más estrechamente con especies de otros grupos de *Anolis*.

En los análisis filogenéticos referidos no se incluyeron todas las especies asignadas tradicionalmente al grupo *humilis*, pero dado que las especies que lo integran aparecen en clados separados, es posible inferir que el grupo no es natural, a pesar de que las especies que lo integran compartan características morfológicas consideradas previamente como exclusivas del grupo, tales como la presencia de una

profunda foseta axilar, la existencia de hileras de escamas dorsales que están abruptamente agrandadas y fuertemente unicarinadas y escamas dorsales de la cabeza fuertemente quilladas. Por lo anterior, se sugiere probar la monofilia del grupo *humilis*, para conocer su composición y relaciones filogenéticas. Para ello, es necesario incluir la totalidad de especies asignadas al grupo, utilizar un mayor número de taxones de otros grupos de *Anolis* como grupos externos y realizar un análisis combinando datos morfológicos y moleculares.

Relación entre los clados y la distribución geográfica. En términos generales *Anolis compressicaudus* (representado por los clados A y A') y *A. tropidonotus* (clados B y B') presentan una distribución alopátrida en la mayor parte de su distribución, a excepción del Cerro La Campana que constituye una de las localidades de contacto (simpatria) en la distribución de dichos taxones.

Las localidades que representan a *A. compressicaudus* son las siguientes: La Gloria, Santa María Chimalapa, Oaxaca (OM1); Francisco Mujica, Huimanguillo, Tabasco (TM1); Laguna Bélgica y Km 21, al norte de Ocozocoautla, Chiapas (CM2); y Rancho Las Conchitas, en el límite de los municipios de Ocozocoautla y Berriozábal, así como Cerro La Campana, en el límite de los municipios de Berriozábal y San Fernando, Chiapas (CM3). Dicho taxón se distribuye en diferentes localidades que forman parte de las regiones Los Chimalapas, Selva El Ocote y Uxpanapa, en los límites de los estados de Oaxaca, Chiapas, Veracruz y Tabasco.

Por su parte, *Anolis tropidonotus* esta representada por las localidades siguientes: San Miguel Chimalapa, Oaxaca (OM3); El Pozo, Berriozábal, Chiapas

(CM3); Rancho Alegre, Villaflores, Chiapas (CM5); Santa Rosa-Lagunas de Montebello (CM6); las demás localidades corresponden a la muestra CM4, incluyendo Paraje Tacñe en el municipio de Copainalá; Cuauhtémoc, Cerro Ombligo, Cañada Tzintzum y Ribera San Jorge en el municipio de San Fernando y Tierra Colorada en los límites de los municipios de San Fernando y Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. En conjunto, la distribución de este clado comprende las partes altas de la serranía El Baúl en los límites de Oaxaca y Chiapas, la región fisiográfica Montañas del Norte de Chiapas (Paraje Tacñe en Copainalá), la Depresión Central de Chiapas (Rancho Alegre en Villaflores) y la zona limítrofe entre las regiones fisiográficas Montañas del Norte y Depresión Central en las partes altas de los municipios de Ocozocoautla, Berriozábal, San Fernando y Tuxtla Gutiérrez. Además en la Altiplanicie de Chiapas, representada por la localidad de Santa Rosa-Lagunas de Montebello, municipio de Independencia, Chiapas.

Diversos estudios han mostrado que en varias especies de animales, existe una correlación entre su estructura genética, evaluada con mtDNA, y su distribución geográfica (Avise 2004). En este sentido la “concordancia genealógica” proporciona un marco conceptual empírico para distinguir entre estructuras genéticas antiguas y recientes en una población. Avise (2004) menciona también que la significancia cuantitativa de la concordancia genealógica mediante el “*bootstrapping*” u otro criterio estadístico similar utilizado, debe permitir el reconocimiento de los clados correspondientes, los que deben tener altos valores de soporte.

La obtención de dos clados principales, que representan a *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus* (figs. 37 y 38) y los altos valores de soporte que presentan, sugiere una cierta concordancia respecto de la distribución geográfica de las localidades y muestras (fig. 39).

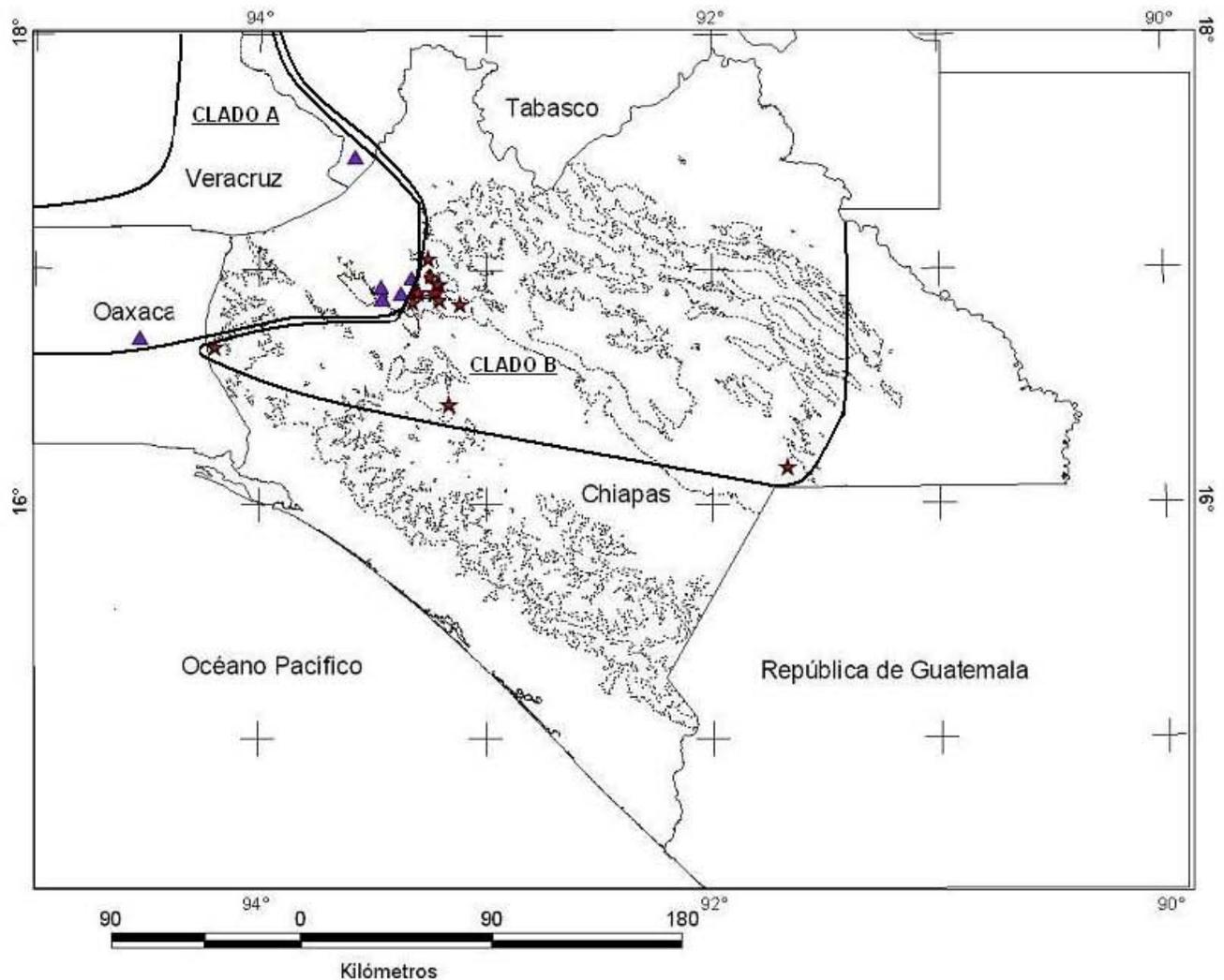


Figura 39. Representación geográfica de las localidades de donde se obtuvieron secuencias de mtDNA en ejemplares de *Anolis compressicaudus* (triángulos) y de *A. tropidonotus* (estrellas). Las localidades pertenecen a conjuntos de muestras representados en los clados A-A' y B-B'.

Variación morfológica de los taxones. Los análisis de caracteres morfológicos y de secuencias de mtDNA demuestran que existen diferencias notables entre los taxones *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus*, y apoyan su reconocimiento como especies distintas. Entre los caracteres morfológicos que sustentan esta diferenciación se encuentran los siguientes: El color del abanico gular en machos, la presencia o ausencia de una mancha en dicha estructura, el número de hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales, la forma y proporción de la abertura auditiva, la longitud de la cabeza, el número de escamas supralabiales e infralabiales, el número de escamas ventrales, el número de laminillas ventrales ensanchadas y no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior. Asimismo, estos taxones presentan diferencias importantes en el grado de compresión de la cola, morfología de los hemipenes y en el patrón de coloración general.

En el apartado de resultados denominado “diferencias morfológicas entre muestras de localidades”, se detalla la variación morfológica que existe entre estas dos especies, que corresponde con la variación presente entre los dos conjuntos de muestras.

Variación al interior de *Anolis tropidonotus*. En los árboles resultantes de los análisis de máxima parsimonia y Bayesianos, *A. tropidonotus* está representado por el clado B y B'. Con base en la coloración del abanico gular en machos, la tonalidad de la mancha en dicha estructura, el intervalo en el número de escamas ventrales y el promedio en el número de escamas infralabiales, en este estudio se considera que los ejemplares de las localidades (Paraje Tacñe + Santa Rosa LM), Cuauhtémoc,

Cerro Ombligo, Cerro La Campana, (El Pozo + Cañada Tzintzum), Cerro Ombligo, Ribera San Jorge, Tierra Colorada y San Miguel Chimalapa, representan una población de *Anolis tropidonotus*, ya que el clado que las incluye está bien apoyado (97 % de probabilidad) como se observa en la figura 40 que representa el árbol de consenso de mayoría resultado de los análisis Bayesianos.

Contrariamente, la localidad denominada Rancho Alegre (CM5) representa una muestra de otra población de *A. tropidonotus*. La inferencia anterior, es con base en la existencia de variación en las secuencias de mtDNA de los ejemplares de esta localidad y las del clado referido anteriormente. Además, los ejemplares de Rancho Alegre tienen un mayor parecido morfológico con ejemplares de Veracruz, Campeche y Quintana Roo, ya que los machos adultos presentan abanicos gulares de color amarillo o amarillo anaranjado y una mancha parda difusa en dicha estructura. Asimismo, estos ejemplares habitan por debajo de la cota altitudinal de 1000 metros, a diferencia de los ejemplares asignados a la otra población que se distribuyen en varias localidades en los municipios de Copainalá, Independencia, San Fernando, Berriozábal y Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, y de San Miguel Chimalapa, Oaxaca, que presentan abanicos de color anaranjado rojizo o anaranjado, mancha o manchas negras bien definidas y tienen una distribución en términos generales por arriba de los 1000 metros de altitud.

Con base en el análisis morfológico, la formación de subconjuntos de muestras al interior de *A. tropidonotus* parecen confirmar la diferenciación entre dichas poblaciones. Al respecto, se forman dos subconjunto de muestras: el primero, integrado por las muestras CM4, OM3 y CM3 (en parte); el segundo, formado por las

muestras CAM1, CM5, QM1 y VM1. Entre subconjuntos de muestras la variación se presenta principalmente en los caracteres siguientes: Coloración del abanico gular en machos adultos, la intensidad o tonalidad de la mancha en dicha estructura, el número de escamas ventrales y el número de escamas infralabiales.

Respecto a la situación taxonómica de la subespecie *A. t. spilorhipis*, Lieb (1995) pone en duda su validez por considerar que no existe una fuerte evidencia morfológica para diferenciarla al interior de *A. tropidonotus*.

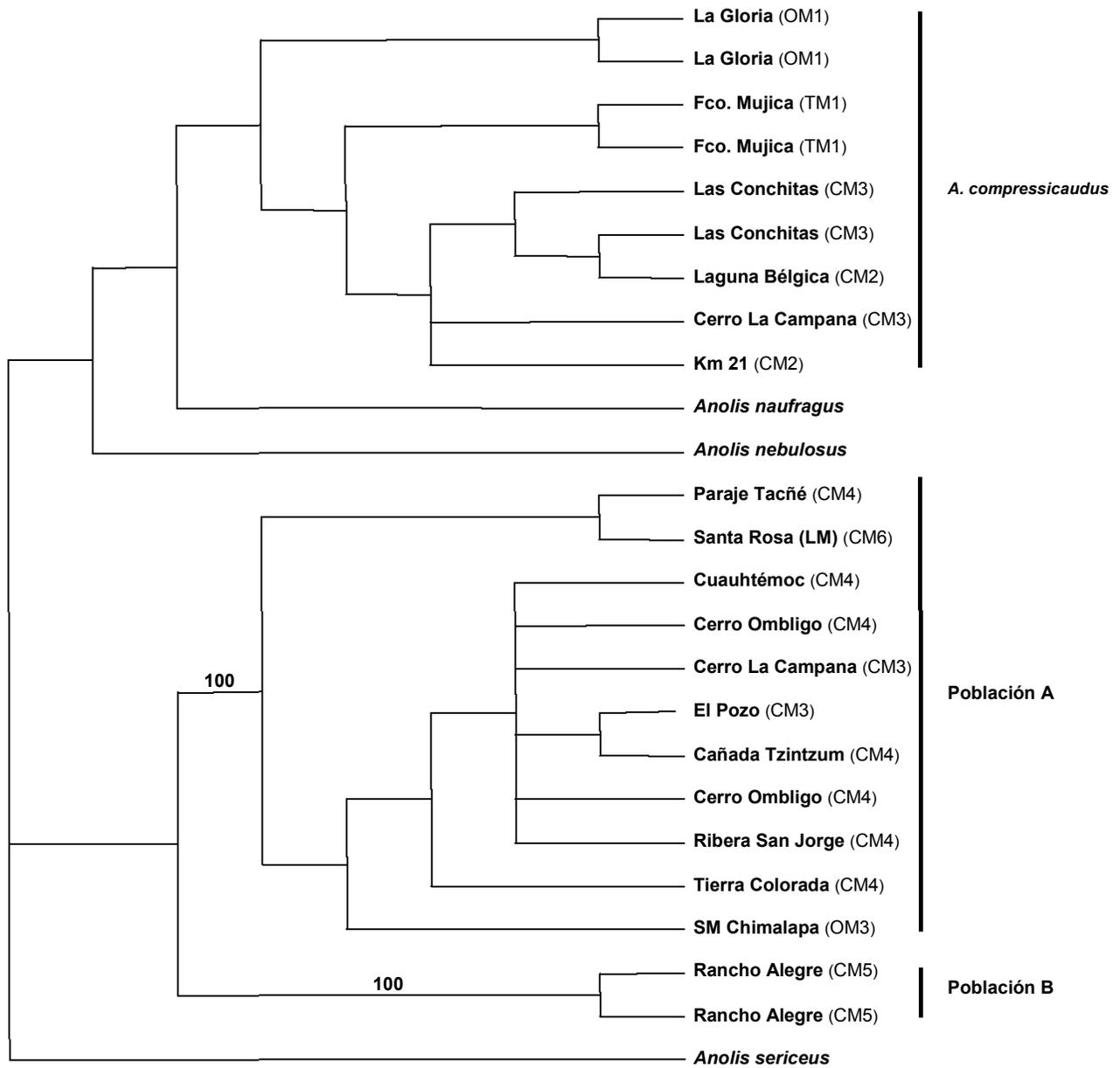


Figura 40. Diferenciación al interior de *Anolis tropidonotus*. La topología corresponde al árbol de consenso de mayoría resultado de los análisis Bayesianos.

Distribución actual de los taxones estudiados. Además de las localidades previamente conocidas para *Anolis compressicaudus*, se añaden otras nuevas, en los municipios de Ocozocoautla, Berriozábal y San Fernando en Chiapas, Santa María Chimalapa en Oaxaca, Las Choapas en Veracruz y Huimanguillo en Tabasco. Asimismo, se confirma la simpatria de *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus* en los límites de los municipios de Berriozábal y San Fernando, con localidad precisa denominada Cerro La Campana, 2 km S del poblado del ejido Ribera Candelaria, San Fernando, Chiapas.

Respecto a *A. tropidonotus*, Se añaden localidades en los municipios de Copainalá (Paraje Tacñe), San Fernando (Cuauhtémoc, Cerro La Campana, Cañada Tzintzum y Ribera San Jorge), Berriozábal (El Pozo), Tuxtla Gutiérrez (Tierra Colorada), Villaflores (Rancho Alegre) e Independencia (Santa Rosa-LM) en Chiapas, y en San Miguel Chimalapa (SM-Chimalapa), Oaxaca.

CONCLUSIONES

- 1) El análisis morfológico (caracteres morfométricos, merísticos y cualitativos), apoyó la formación de dos conjuntos de muestras: El primero, formado por CM1, CM2, CM3 (en parte) y OM1; el segundo integrado por las muestras CAM1, CM4, CM5, OM2, QM1 y VM1.
- 2) Las topologías de los árboles que resultan del análisis de máxima parsimonia son muy similares a los obtenidos con los análisis Bayesianos.
- 3) Los árboles resultado de los análisis de máxima parsimonia y Bayesianos confirman la existencia de dos clados, cada uno representando a una especie diferente.
- 4) Se considera que el clado A y A' representa a *Anolis compressicaudus*, mientras que el clado B y B' representan a *Anolis tropidonotus*.
- 5) *Anolis compressicaudus* no presenta una relación filogenética estrecha con *A. tropidonotus*, mucho menos son especies hermanas.
- 6) La diferenciación entre *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus* está dada por los caracteres morfológicos siguientes: Coloración general del abanico gular en machos, característica de la concavidad frontal, número de hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales, forma y proporción de la abertura auditiva, número de escamas supralabiales e infralabiales, número y grado de imbricación de las escamas ventrales; número de laminillas ventrales ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior; grado de compresión de la cola, morfología de los hemipenes y patrón de coloración general.

- 7) Los resultados obtenidos no permiten diferenciar a *A. t. spilorhipis* como una subespecie de *Anolis tropidonotus*.
- 8) El presente estudio ha permitido ampliar la distribución geográfica de *Anolis compressicaudus* y *A. tropidonotus*.

LITERATURA CITADA

- Álvarez del Toro, M. 1982. Los reptiles de Chiapas. Instituto de Historia Natural y Ecología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 247 pp.
- Álvarez del Toro, M. y H. M. Smith. 1956. Notulae Herpetologicae Chiapasiae I. *Herpetologica*, 12: 3-17.
- Ashcroft, S. y C. Pereira. 2003. Practical statistics for the biological sciences. Simple pathways for statistical analyses. Palgrave Macmillan. New York. 167 pp.
- Avise, J. C. 2004. Molecular markers, natural history and evolution. Sinauer. Sunderland, MA. 684 pp.
- Bonfield, J., K. Beal, M. Jordan, Y. Cheng y R. Staden. 1999-2002. Manual Staden Package. Medical Research Council, Laboratory of Molecular Biology.
- Brooks, D. R. y E. O. Wiley. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics*, 1: 1-12.
- Campbell, J. A., D. M. Hillis y W. W. Lamar. 1989. A new lizard of the genus *Norops* (Sauria: Iguanidae) from the cloud forest of Hidalgo, Mexico. *Herpetologica*, 45: 232-242.
- Cannatella, D. C. y K. de Queiroz. 1989. Phylogenetic systematics of the anoles: Is a new taxonomy warranted? *Systematic Zoology*, 38: 57-69.
- Casas-Andreu, G., F. R. Méndez-de la Cruz y X. Aguilar-Miguel. 2004. Anfibios y reptiles. Pp. 375-390. En: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo

- Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund.
- Casas-Andreu, G., F. R. Méndez-de la Cruz y J. L. Camarillo. 1996. Anfibios y reptiles de Oaxaca, lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 76: 1-35.
- Casas-Andreu, G., G. Valenzuela-López y A. Ramírez-Bautista. 1991. Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles. Serie Cuadernos No. 10. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 68 pp.
- Conant, R. y J. T. Collins. 1991. A field guide to reptiles and amphibians. Eastern and Central North America. Houghton Mifflin Company. Boston. 450 pp.
- Doan, T. M. y T. A. Castoe. 2003. Using morphological and molecular evidence to infer species boundaries within *Proctoporus bolivianus* Werner (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetologica*, 59: 432-449.
- Eliosa-León, H. R. 2002. Variación geográfica de *Hyla eximia* (Anura: Hylidae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 50 pp.
- Etheridge, R. 1960. The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): An interpretation based on skeletal morphology. Ph. D. Dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, xiv + 236 pp.
- Farris, J. S. 1982. Outgroup and parsimony. *Systematic Zoology*, 31: 328-334.
- Felsenstein, J. 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biological Journal of Linnean Society*, 16: 183-196.
- Felsenstein, J. 2004. Inferring phylogenies. Sinauer. Sunderland, MA. 664 pp.

- Feria Ortiz, M. 2001. Revisión taxonómica del grupo de especies *Anolis subocularis* (Squamata: Polychrotidae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 76 pp.
- Fetzner, J. W. 1999. Extracting high-quality DNA from shed reptile skins: A simplified method. *Biotechniques*, 26: 1052-1054.
- Fitch, H. S. 1978. Two new anoles (Reptilia: Iguanidae) from Oaxaca, with comments on other Mexican species. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, 20: 1-15.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. *Special Publications Carnegie Museum of Natural History*, (17): 1-73.
- García-Vázquez, U. O. 2004. Revisión taxonómica del género *Scincella* (Lacertilia: Scincidae) de México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 65 pp.
- Gorman, G. C. 1973. The chromosomes of the Reptilia, a cytotaxonomic interpretation. Pp. 349-424. En: Chiarelli, A. B. y E. E. Capana (eds.). *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. Academic Press. New York. 783 pp.
- Gorman, G. C., D. G. Buth y J. S. Wyles. 1980. *Anolis* lizards of the Eastern Caribbean: A case of study in evolution, III. A cladistic analysis of albumin immunological data, and the definition of species groups. *Systematic Zoology*, 29: 143-158.
- Guyer, C. y M. J. Savage. 1986. Cladistic relationship among anoles (Sauria: Iguanidae): *Systematic Zoology*, 35: 509-531.
- Guyer, C. y M. J. Savage. 1992. Anole systematics revised. *Systematic Biology*, 41:

89-110.

- Hall, B. G. 2004. *Phylogenetic Trees Made Easy. A how/to manual*. Second edition. Sinauer. Sunderland, MA. 221 pp.
- Hillis, D. M., y J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42: 182-192.
- Hillis, D. M., y C. Moritz. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. Pp. 321-381. En: Hillis, D. M., C. Moritz, y B. K. Mable (eds.). *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 655 pp.
- Hillis, D. M., C. Moritz, y B. K. Mable. 1996. (eds.). *Molecular Systematics*. 2d. Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 655 pp.
- Huelsenbeck, J. P. y F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17: 754-755.
- Jackman, T. R., A. Larson, K. de Queiroz, y J. B. Losos. 1999. Phylogenetic relationships and tempo of early diversification in *Anolis* lizards. *Systematic Biology*, 48: 254-285.
- Johnson, J. D. 1989. A biogeographic analysis of the herpetofauna of northwestern nuclear Central America. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, 76: 1-66.
- Kluge, A. G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. Pp. 24-28. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.). *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York. 312 pp.

- Kluge, A. G. 1985. Ontogeny and phylogenetic systematics. *Cladistics*, 1: 13-28.
- Kluge A. G. y J. S. Farris, 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32.
- Köhler, G. 2001. Anfibios y reptiles de Nicaragua. Herpeton. Offenbach. 208 pp.
- Leaché, A. D. y T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and bayesian approaches. *Systematic Biology*, 51: 44-68.
- Lieb, C. S. 1981. Biochemical and kariological systematics of the Mexican lizards of the *Anolis gadovii* and *Anolis nebulosus* species groups (Reptilia: Iguanidae). Ph. D. Dissertation, University of California, Los Angeles.
- Lieb, C. S. 1995. Preliminary key to the anole lizards of Mexico. Pp. 146-157. En: Flores V. O., F. Mendoza Q. y G. González P. (comps.). Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 285 pp.
- Lieb, C. S. 2001. Anole lizards of Mexico: A taxonomic Overview. Pp. 53-64. In: Johnson, J. D., y R. G. Webb (eds). Mesoamerican Herpetology: Systematics, zoogeography, and conservation. Centennial Museum, Especial Publ. No. 1, University of Texas at El Paso, El Paso, Texas.
- Macey, J. R., J. A. Schulte II, A. Larson, B. S. Tuniyev, N. Orlov, y T. J. Papenfuss. 1999. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguid lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 250-272.
- Maddison, D. R., y W. P. Maddison. 2000. *McClade 4.05*. Sinauer, Sunderland, MA.

- Marshall, J. C. y J. W. Sites, Jr. 2003. A summary of some contemporary methods used to delimit species boundaries. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 11: 1-8.
- McCranie, J. R. y G. Kohler. 2001. A new species of anole from eastern Honduras related to *Norops tropidonotus*. *Senckenbergiana Biologica*, 81: 227-233.
- Meyer, J. R. y L. D. Wilson. 1971. Taxonomic studies and notes on some Honduran amphibians and reptiles. *Bulletin South California Academy of Sciences*, 70: 106-114.
- Nicholson, K. E. 2002. Phylogenetic analysis and a test of the current infrageneric clasification of *Norops* (beta *Anolis*). *Herpetological Monographs*, 16: 93-120.
- Nieto-Montes de Oca, A. 1994. A taxonomic review of the *Anolis schiedii* group (Squamata: Polychrotidae). Ph. D. Dissertation, University of Kansas, Lawrence. 283 pp.
- Nieto-Montes de Oca, A. y J. Llorente-Bousquets. 1994. Caracteres moleculares en los métodos de la sistemática moderna. Pp.157-205 . En: Llorente-Bousquets, J. e I. Luna-Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 626 pp.
- Palumbi, S. R. 1996. Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. Pp. 205-247. En: Hillis, D. M., C. Moritz, y B. K. Mable (eds.). *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 655 pp.
- Pisani, G. R. y J. Villa. 1974. Guía de técnicas de preparación de anfibios y reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. *Herpetological Circulars*, 2: 28 pp.

- Pla, L. E. 1986. Análisis multivariado: Método de componentes principales. Organización de los Estados Americanos. Serie de Matemática, Monografía No. 27. Washington, D. C. 94 pp.
- Poe, S. 2004. Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs*, 18: 37-89.
- Posada, J. L. y K. A. Crandall. 1998. Modeltest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14: 817-818.
- Rannala, B. y Z. Yang. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: A new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution*, 43: 304-311.
- Reeder, T. W. 2003. A phylogeny of the Australian *Sphenomorphus* group (Scincidae: Squamata) and the phylogenetic placement of the crocodile skinks (*Tribolonotus*): Bayesian approaches to assessing congruence and obtaining confidence in maximum likelihood inferred relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27: 384-397.
- 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.
- Sarmiento-Palmeros, H. 2004. Revisión taxonómica de las poblaciones de *Anolis* del grupo *nebuloides* de la sierra madre del sur de Oaxaca (Squamata: Polychrotidae). Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 48 pp.
- Savage, M. J. y C. Guyer. 1989. Infrageneric classification and species composition

of the anole genera, *Anolis*, *Ctenonotus*, *Dactyloa*, *Norops* and *Semiurus* (Sauria: Iguanidae). *Amphibia-Reptilia*, 10: 105-116.

Shochat, D. y H. C. Dessauer. 1981. Comparative study of albumins of *Anolis* lizards of the Caribbean islands. *Comparative Biochemical Physiology*, 68A: 67-73.

Simmons, J. E. 2002. Herpetological collecting and collections management. Revised edition. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. *Herpetological Circulars*, 31. 153 p.

Smith, H. M. y E. D. Brodie Jr. 1982. A guide to field identification reptiles of North America. Golden Press, New York. 240 pp.

Smith, H. M. y H. W. Kerster. 1955. New and noteworthy Mexican lizards of the genus *Anolis*. *Herpetologica*, 11: 193-201.

Smith, H. M. y R. B. Smith. 1993. Synopsis of Herpetofauna of Mexico. Volume III. Source analysis and index for Mexican reptiles. John Johnson. North Bennington, Vermont.

Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico, exclusive of the snakes. *Bulletin of the U. S. National Museum*, 199: 1-253.

Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1966. Herpetology of Mexico. Annotated checklist and keys to the amphibians and reptiles. A reprint of the bulletins 187, 194 and 199 of the United States National Museum. With list of subsequent taxonomic innovations. Eric Lundberg, and Ashton, Maryland.

Sosa, V. y N. Ogata. 1998. La sistemática y la conservación de la diversidad biológica. Pp. 33-43. En: Halffter, G. (comp.). *La diversidad biológica de*

Iberoamérica II. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva serie,
Instituto de Ecología, A. C., Xalapa. 337 pp.

Staden, R. 1996. The Staden Sequence Analysis Package. *Molecular Biotechnology*,
5: 233-241.

Statistical Graphics Corp. 1999. Statgraphics Plus for Windows. Version 4.1.

Statsoft, Inc. 1997. Statistica for Windows (Computer program manual). Tolsa, OK.

Stuart, L. C. 1955. A brief review of the Guatemalan lizards of the genus *Anolis*.

Miscellaneous Publications Museum Zoology, University of Michigan 91: 1-31.

Swofford, D. L. 2001. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and others
methods). version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Templeton, A. R., K. A. Crandall y C. F. Sing. 1992. Cladistic analysis of phenotypic
associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping
and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, 132: 619-633.

Thompson, J. D. y T. J. Gibson, 2000. Clustal X. Multiple Sequence Alignment
Program. Version 1.81.

Villa, J., L. D. Wilson, y J. D. Johnson. 1988. Middle American Herpetology: A
bibliographic checklist. University of Missouri Press. Columbia. 131 pp.

Wiens, J. J. y T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological
variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*).

Systematic Biology, 51: 69-91.

Williams, E. E. 1976. West Indian anoles: A taxonomic and evolutionary summary.
Introduction and a species list. *Breviora*, 440: 1-21.

Williams, E. E. 1989. A critique of Guyer and Savage (1986): Cladistic relationships

among anoles (Sauria: Iguanidae): Are the data available to reclassify of anoles? Pp. 443-447. En: Woods, C. A. (ed.). Biogeography of the West Indies: Past, present, and future. Sandhill Crane, Gainesville, Florida.

Wyles, J. S. y G. C. Gorman. 1980. The clasification of *Anolis*: conflict between genetic and osteological interpretations as exemplified by *Anolis cybotes*. *Journal of Herpetology*, 14: 149-153.

Yang, A. 1996. Among-site rate variation and its impact on phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 367-372.

Zaldívar-Riverón, A. 2000. Filogenia y límites entre especies en las lagartijas del género *Barisia* (Anguidae) basados en morfología externa y secuenciación de ADNmt. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 pp.

ANEXOS

Anexo 1. Sitios de donde provienen los ejemplares examinados. Colección: IHNHERP (Colección Herpetológica del Instituto de Historia Natural y Ecología); MZFC (Colección Herpetológica del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM); MZ ICACH (Museo de Zoología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas); p. e. (presente estudio); UIMNH (University of Illinois Museum of Natural History, USA). (s. c.) = sin catalogar.

ESTADO	LOCALIDAD	COORDENADAS	ALTITUD	COLECCIÓN
Campeche	Ejido Narciso Mendoza, Calakmul	180637 y 894821	S/alt.	MZFC
	Zona Arqueológica de Calakmul, Calakmul	181349 y 892620	S/alt.	MZFC
Chiapas	El Ocote, 4 km SW en línea recta de unión	170111 y 934954	200	IHNHERP/MZFC
	Selva El Ocote, 35 km NW Ocozocoautla	170000 y 934000	620	IHNHERP
	25 km NO Ocozocoautla, Rancho Santa	n.d.	S/alt.	MZFC
	Parque Educativo Laguna Bélgica, 17.5 N	165233 y 932721	850	p. e./IHNHERP
	Km 21 carretera Ocozocoautla-Apic Pac	165239 y 932722	800	p. e./IHNHERP
	Km 23 carretera Ocozocoautla-Apic Pac	n.d.	n.d.	MZFC
	Km 26 N Ocozocoautla	n.d.	n.d.	MZFC
	Rancho El Aguajito, 10 km NW Ocuilapa	165534 y 932749	920	p. e.
	Km 43 carretera Ocozocoautla-Malpasso	165920 y 932936	620	IHNHERP
	Malpasso, Arroyo Cacahuano	170125 y 933440	S/alt.	MZFC
	Rancho Las Conchitas, 15 km N y 4.5 W	165429 y 932548	860	p. e./IHNHERP
	Cerro La Campana, 2 km S del poblado del	165407 y 931810	760	p. e.
	El Pozo, 12 km NW Berriozábal	165146 y 931934	1070	MZ ICACH
	Paraje Tacñé, Copainalá	170404 y 931529	1140	p. e.
	1.7 km N poblado ejido Ribera San Jorge	165808 y 931455	1230	p. e.
	1 km N del poblado del Ejido Cuauhtémoc	165622 y 931310	970	p. e.
	Arroyo Simbac, 8 km N de Villa Allende	165626 y 931285	1080	IHNHERP
	Villa Allende (= San Fernando) some 18 km	165210 y 931285	800	IHNHERP
	Cañada Tzintzum, 4 km N y 2.5 W de San	165415 y 931400	940	p. e.
	Cerro El Ombligo, 4.5 km SW S.Fernando	165048 y 931343	1280	p. e.
Rancho El Alteño, San Fernando	165521 y 931017	1200	p. e.	
Rancho Tzanet, San Fernando	165242 y 931058	1008	p. e.	
Rancho La Merced, Tuxtla Gutiérrez	164944 y 930629	1241	p. e.	

	Tierra Colorada, Tuxtla Gutiérrez	165026 y 930757	1240	p. e.
	Rancho El Canelar, 16 km al SE de Ocozo...	163725 y 932555	780	IHNHERP
	Rancho Alegre, km 87 carretera Tuxtla-G..	162523 y 931001	817	p. e./MZFC
	Lagunas de Montebello	160920 y 914015	S/alt.	IHNHERP
Oaxaca	Chalchijapa, Región de los Chimalapas,	170315 y 943914	525	MZFC (s. c.)
	San Isidro la Gringa, Región de los Chima...	170545 y 943712	S/alt.	MZFC (s. c.)
	La Gloria, 12 km NE de Cuauhtémoc Gpe.	164738 y 943731	650	p. e.
	Km 51 carretera Tuxtepec-Oaxaca	n. d.	S/alt.	MZFC
	Río San Juan, 1 km W de Valle Nacional	n.d.	S/alt.	MZFC
	Al O del Cerro Baúl, 8.8 km S Rodolfo Fi...	164000 y 941200	S/alt.	MZFC
	Arroyo Mono Blanco, Juchitán	n.d.	S/alt.	UIMNH
Q. Roo	A 9 km al W de la R. De Bacalar	n.d.	S/alt.	MZFC
	Chancá Veracruz, Felipe Carrillo Puerto	n.d.	A/alt.	MZFC
Tabasco	Francisco Mujica, Huimanguillo	172229.5 y 933717	374	MZFC (s. c.)
Veracruz	Cuautlapan, Cuautlapan	n.d.	1050	MZFC
	Zona de Barrientos, Cerro Chicahuaxtla,	n.d.	1050	MZFC
	Xico, Xico	n.d.	S/alt.	MZFC
	Barranca Metlac, bajo el puente, Fortín	185428 y 970114	571	MZFC

Anexo II. Ejemplares examinados.

Para las colecciones referidas se utilizaron los acrónimos siguientes: Colección Herpetológica del Instituto de Historia Natural y Ecología (IHNHERP); Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC); Museo de Zoología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (MZ ICACH); University of Illinois Museum of Natural History, USA (UIMNH).

Para los números de colector personal: Adrián Nieto Montes de Oca (ANMO); Alejandro Ramos Torres (ART), Edmundo Pérez Ramos (EPR); Luis Canseco Márquez (LCM); Roberto Luna Reyes (RLR).

***Anolis compressicaudus* (88).- Chiapas (47):** *El Ocote, 4 km SW en línea recta de unión Río La Venta-Presa Malpaso, Ocozocoautla* (4): Machos (2), IHNHERP-1543, MZFC-7940; Hembras (2), IHNHERP-1542, MZFC-7941; *Selvas de El Ocote, 35 km al NW de Ocozocoautla, Ocozocoautla* (2): Macho (1), IHNHERP-120; Hembras (1) IHNHERP-121; *Km 25 NO de Ocozocoautla, Rancho Santa Martha, Ocozocoautla* (6): Machos (4), MZFC-06028-33, MZFC-06029, MZFC-06029-2, MZFC-06029-3; Hembras (2), MZFC-06028; MZFC-06028-2; *Parque Educativo "Laguna Bélgica", 17 km N Ocozocoautla, Ocozocoautla* (4): Machos (2), RLR-405, RLR-602; Hembras (2), IHNHERP-2043, RLR-446 ; *Km 21 carretera Ocozocoautla Apic-Pac (vía autopista), Ocozocoautla* (4): Machos (4), RLR-444, RLR-445, IHNHERP-044, IHNHERP-2051; *23 km carretera Ocozocoautla-Apic Pac, Ocozocoautla* (1): Macho (1), MZFC-6377; *26 km N Ocozocoautla, Ocozocoautla* (1): Hembras (1), MZFC-6030; *Rancho El Aguajito, 10 km NW de Ocuilapa, Ocozocoautla* (4): Machos (3), RLR-344, RLR-345, RLR-353; Hembras (1), RLR-346; *Km 43 carretera Ocozocoautla-Malpaso, Ocozocoautla* (4): Machos (1), IHNHERP-459; Hembras (3), IHNHERP-458, IHNHERP-464, IHNHERP-465; *Malpaso, Arroyo Cacahuano, Ocozocoautla* (1): Hembras (1), MZFC-0501; *Rancho Las Conchitas, 15 km N y 4.5 W de Ocozocoautla,*

Ocozocoautla (10): Machos (7), IHNHERP-3091, IHNHERP-3093, IHNHERP-3097, IHNHERP-3102, RLR-643, RLR-644, RLR-811 ; Hembras (3), IHNHERP-3092, RLR-654, RLR-816; *Cerro La Campana, 2 km S del poblado del ejido Ribera Candelaria, San Fernando* (6): Machos (4), RLR-414, RLR-416, RLR-417, RLR-418; Hembras (2), RLR-413 , RLR-421. **Oaxaca (41): Chalchijapa, Región de los Chimalapas, Santa María Chimalapa** (21): Machos (11), ART-079, EPR-075, EPR-081, EPR-102, EPR-110, LCM-297, LCM-319, LCM-323, LCM-326a, LCM-326b, MZFC-11464; Hembras (10), ART-082, EPR-109, EPR-131, EPR-134, EPR-136, LCM-086(085?), LCM-288, LCM-325, LCM-327, MZFC-11463; *San Isidro La Gringa, Región de los Chimalapas, Santa María Chimalapa* (19): Machos (14), EPR-045, EPR-059, EPR-146, EPR-150, EPR-164, EPR-172, EPR-210, LCM-273, LCM-351, LCM-355, LCM-358, LCM-359, LCM-361, LCM-381; Hembras (5), EPR-167, EPR-227, LCM-276, LCM-354, LCM-369. *La Gloria, 12 km NE de Cuauhtémoc Guadalupe, Santa María Chimalapa* (1): Machos (1), RLR-493;

***Anolis tropidonotus* (108).- Campeche (2):** Ejido Narciso Mendoza (1): Machos (1), MZFC-10884; Zona Arqueológica de Calakmul (1): Machos (1), MZFC-10883; **Chiapas (90):** *Cerro La Campana, 2 km S del poblado del ejido Ribera Candelaria, San Fernando* (2): Machos (1), RLR-411, Hembras (1), RLR-422; *El pozo, 12 km NW de Berriozábal, Berriozábal* (1): Machos (1), MZ-ICACH 729; *Paraje Tacñé, Copainalá* (2): Machos (2), RLR-819, RLR-821; *1.7 km N del poblado del ejido Ribera San Jorge, San Fernando* (1): Hembras (1), RLR-372; *1 km N del poblado del ejido Cuauhtémoc, San Fernando* (6): Machos (5), RLR-459, RLR-461, RLR-462, RLR-463, RLR-465; Hembras (1), RLR-464; *Arroyo Simbac, 8 km N de Villa de Allende (=San Fernando), San Fernando* (6): Machos (5), IHNHERP-200, IHNHERP-201, IHNHERP-202, IHNHERP-203, IHNHERP-205 ; Hembras (1), IHNHERP-197; *Villa Allende (= San Fernando) some 18 km N of Tuxtla Gutierrez, San*

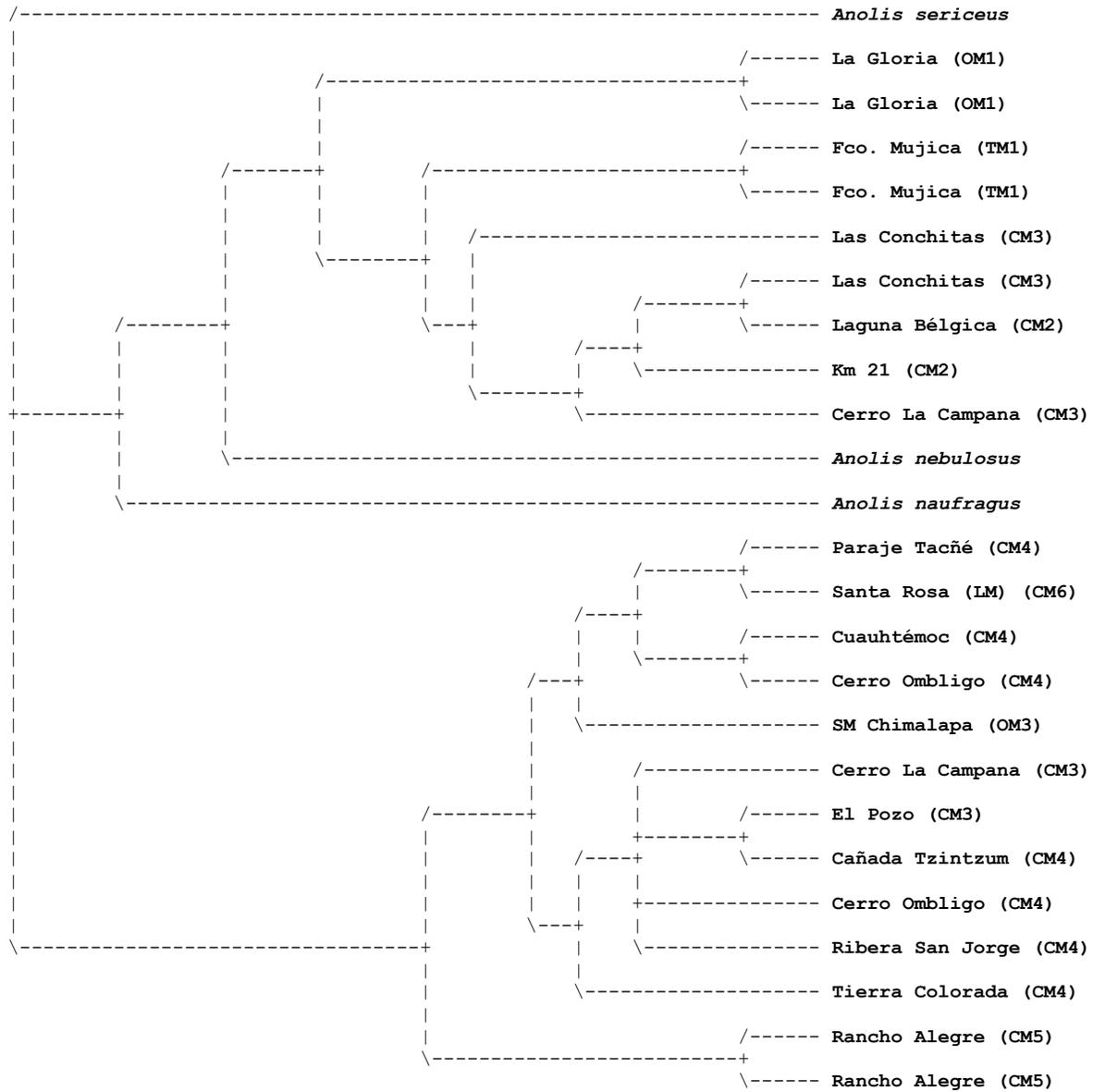
Fernando (2): Machos (2), IHNHERP-233, IHNHERP-234; *Cañada Tzintzum, 4 km N y 2.5 W de San Fernando, San Fernando* (10): Machos (4), RLR-471, RLR-472, RLR-475, MZ ICACH-730; Hembras (6), RLR-473, RLR-474, RLR-480, RLR-481, RLR-482, MZ ICACH-731; *Cerro Ombligo, 4.5 SW de San Fernando, San Fernando* (9): Machos (5), RLR-466, RLR-470, IHNHERP-64, IHNHERP-66, IHNHERP-67; Hembras (4), RLR-467, RLR-468, RLR-469, IHNHERP-65; *Rancho El Alteño, San Fernando* (7): Machos (4), RLR-763, RLR-885, RLR-887, RLR-888; Hembras (3), RLR-765, RLR-766, RLR-768; *Rancho Tzanet, 1 km E de Benito Juárez, San Fernando* (2): Machos (2), RLR-802, RLR-803; *Rancho La Merced, San Fernando* (13): Machos (6), RLR-858, RLR-860, RLR-863, RLR-864, RLR-865, RLR-866; Hembras (7), RLR-711, RLR-719, RLR-720, RLR-857, RLR-859, RLR-861, RLR-867; *Tierra Colorada, Tuxtla Gutiérrez* (9): Machos (6), RLR-845, RLR-849, RLR-850, RLR-853, RLR-854, RLR-855; Hembras (3), RLR-843, RLR-844, RLR-46; *Rancho El Canelar, 16 km al SE de Ocozocoautla, Ocozocoautla* (1): Machos (1), IHNHERP-277; *Rancho Alegre, km 87 carretera Tuxtla Gutiérrez-Villaflores, Villaflores* (18): Machos (9), RLR-425, RLR-426, RLR-427, RLR-430, RLR-435, RLR-436, RLR-484, RLR-488, MZFC-06528; Hembras (9), RLR-428, RLR-429, RLR-431, RLR-432, RLR-433, RLR-434, RLR-485, RLR-486, RLR-487; *Lagunas de Montebello, Independencia* (1), IHNHERP-1255; **Oaxaca** (7): *Km 51 carretera Tuxtepec-Oaxaca, Valle Nacional* (4): Machos (2), MZFC-04501-5, MZFC-04495; Hembras (2), MZFC-04501-2, MZFC-04501-4; *Río San Juan, 1 km W de Valle Nacional* (1): Machos (1), MZFC-04494; *Al Oeste del Cerro Baúl, 8.8 km S Rodolfo Figueroa* (1): Machos (1), MZFC-10562; *Arroyo Mono Blanco, Juchitán* (1): Machos (1), UIMNH-51348;

Quintana Roo (2): *A 9 km al W de la R. de Bacalar* (1): Machos (1), MZFC-07866; *Chancá Veracruz, Felipe Carrillo Puerto* (1): Hembras (1), MZFC-03374; **Veracruz** (7): *Cuatlapan, Cuatlapan* (1): Machos (1), MZFC-13872; *Zona de Barrientos, Cerro Chicahuaxtla,*

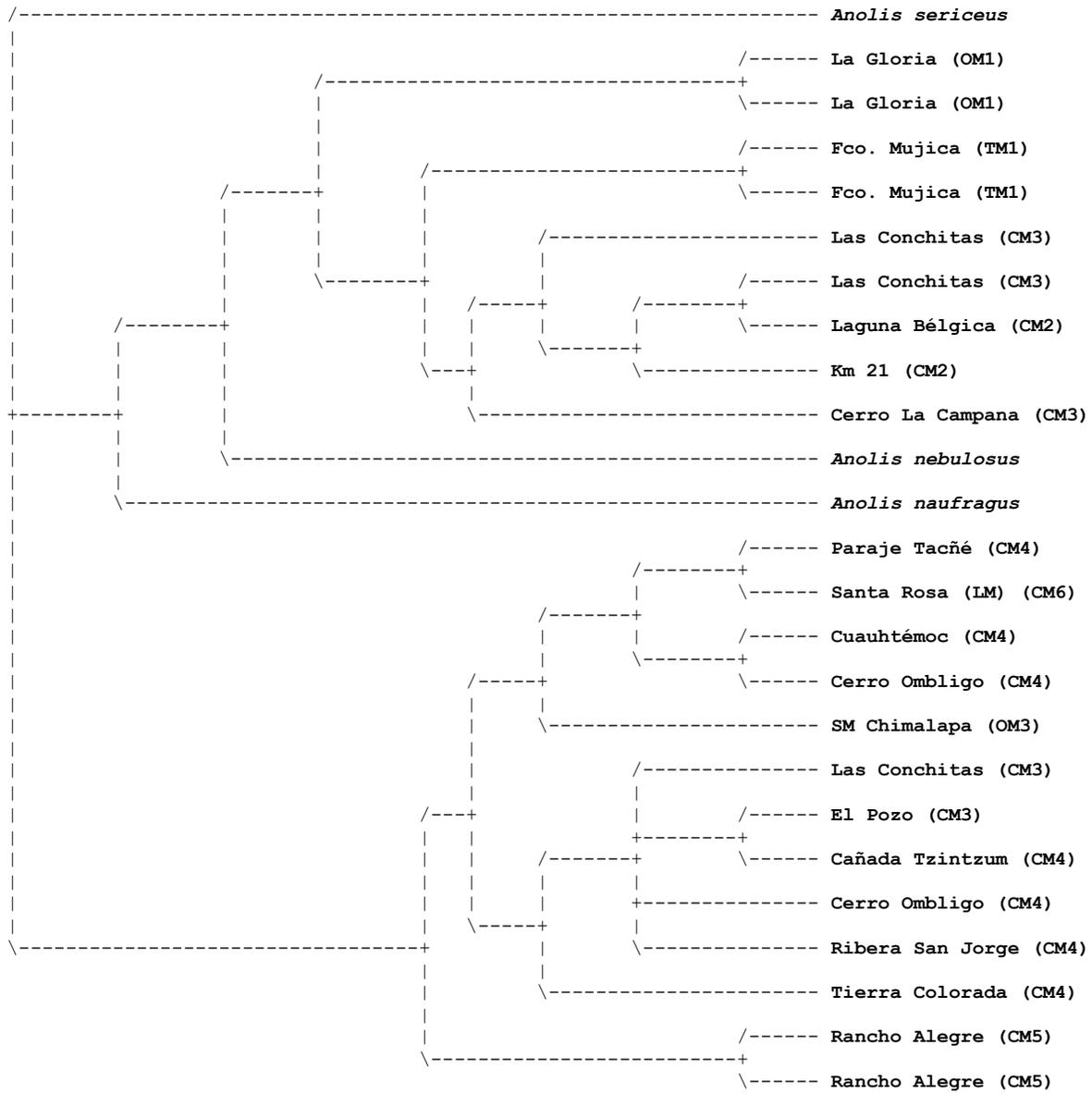
Cuatlapan (3): Machos (2), MZFC-06969, MZFC-06967; Hembras (1), MZFC, 06968; *Xico*,
Xico (2): Machos (1), MZFC-11333; Hembras (1), MZFC-11334; *Barranca Metlac, bajo el*
puente, Fortín (1): Hembras (1), MZFC-08440.

Anexo III. Topologías de los tres árboles más parsimoniosos.

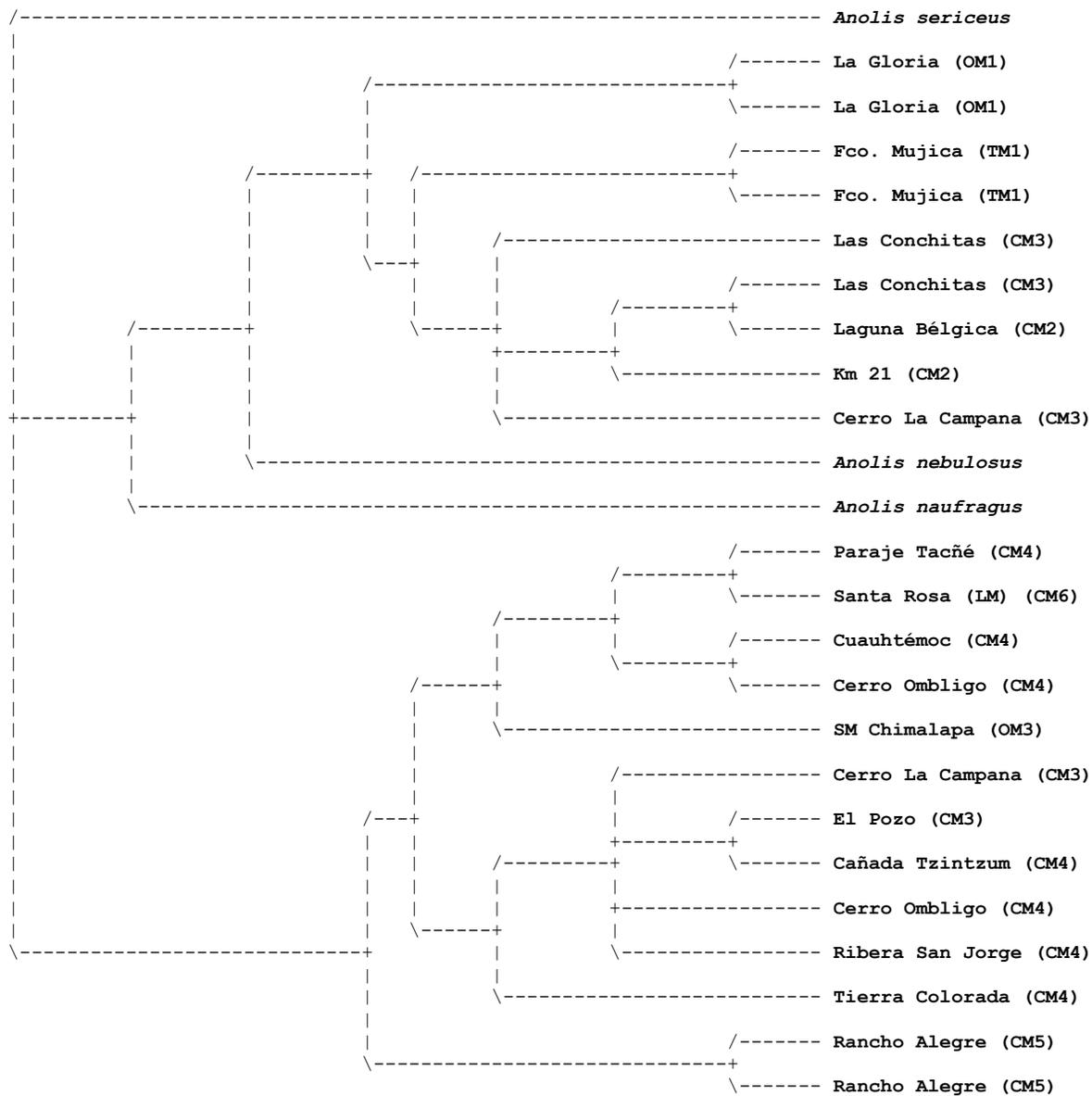
Árbol No. 1.



Árbol No. 2.



Árbol No. 3.



Anexo IV. Protocolos para la extracción, amplificación y purificación del mtDNA.

Extracción (Fetzner, 1999):

- 1). Una pequeña pieza de tejido (cortada) es colocada en 900 μ l de Buffer de Lysis (10mM Tris-base, 10 mM EDTA, 2% de dodecil sulfato de sodio (SDS), pH 8.0) con 9 μ l de proteinasa K (20mg/ml). La muestra es mezclada y se coloca en un estufa (heat block) ó en baño maría a 55 °C por varias horas, mezclando ocasionalmente en las primeras horas.
- 2). La muestra es removida y se deja a temperatura ambiente durante 15 minutos. Agregar 4 μ l de RNAsa (10 mg/ml). Agitarla gentilmente y dejarla en baño maría a 37 °C durante una hora.
- 3). La muestra se deja a temperatura ambiente y se le agregan 300 μ l de acetato de amonio. Se agita con el vortex durante 10 segundos y se coloca en hielo durante 10-15 minutos.
- 4). La muestra es removida y centrifugada a velocidad máxima (13-14k rpm) durante tres minutos.
- 5). Transferir el sobrenadante a un tubo Eppendorf nuevo. Centrifugar nuevamente durante tres minutos a velocidad máxima.
- 6). Transferir el sobrenadante a un nuevo tubo de 2-ml conteniendo 900 μ l de isopropanol, agitar gentilmente. La muestra puede ser colocada a -20 °C durante la noche.
- 7). Centrifugar la muestra a velocidad máxima y eliminar el sobrenadante. Agregar 500-700 μ l de alcohol al 70% para lavar la muestra. Centrifugar durante dos minutos, eliminar el sobrenadante (alcohol) y los restos con una pipeta. La muestra se coloca en una estufa (vacuum concentrator) durante 10 minutos para eliminar todo el alcohol.
- 8) La muestra de DNA es resuspendida en 30-100 μ l de buffer TE (10 mM Trisma-base, 0.1 MM EDTA, pH 8.0), dependiendo del tamaño de la muestra. También puede resuspenderse la muestra en 30-50 μ l de dH₂O, agitar ligeramente con el vortex y guardarse a -20 °C.

Método de Extracción Básico (modificado de Hillis et al., 1996):

- 1) Si no es posible disgregar fácilmente la muestra de tejido, se muele en un mortero hasta obtener un polvo fino. (Nota: sea muy cuidadoso mientras pulveriza el tejido ya que pueden romperse el mortero y la mano del mortero, en virtud del intenso frío). En ningún momento permita que se derrita el polvo.
- 2) Coloque 100 mg del tejido pulverizado en un tubo de microcentrifuga (o llénelo hasta 1/3 de su capacidad). El polvo restante puede almacenarse a -80°C hasta que se necesite nuevamente. Para tejidos limpios, tales como el muscular, pueden ser innecesarios los pasos 1 y 2.
- 3) Agregar al tubo:
 - 700 μl de STE buffer.
 - 25 μl de 10 mg/ml de proteinasa K.
 - 75 ml de SDS al 20 %.
- 4) Mezclar bien e incubar durante dos horas a 55°C en baño maría.
- 5) Mezclar ocasionalmente durante la incubación para mantener suspendido el tejido.
- 6) Agregar un volumen igual de PCI (700 μl) de la capa inferior. Cerrar los tubos y agitar por 5 minutos. PCI (Fenol-Cloroformo-Alcohol Isoamilico).
- 7) Centrifugar por 5 minutos a 14, 000 rpm. Al mismo tiempo, etiquetar todos los tubos para el siguiente paso.
- 8) Tomar la capa superior (fase acuosa) y colocarla en un tubo nuevo. Proceder con cuidado para no perturbar los restos celulares de la interfase.
- 9) Re-extraer la fase acuosa con PCI (repetir los pasos 6-8).
- 10) Añadir 700 μl de PCI.

- 11) Agitar por 5 minutos.
- 12) Centrifugar por 5 minutos a 14, 000 rpm. Preparar tubos nuevos.
- 13) Tomar la capa superior (acuosa) y transferir a un tubo nuevo. Proceder con cuidado para no perturbar los restos celulares de la interfase.
- 14) Re-extraer la fase acuosa con CI (repetir los pasos 10-12). Se reduce a 3 minutos el tiempo de agitación y centrifugación. CI (Cloroformo-Alcohol Isoamílico).
 - Añadir 700 μ l de cloroformo-alcohol Isoamílico.
 - Agitar por 3 minutos (si la capa no está limpia repetir el paso 10).
 - Centrifugar por 3 minutos a 14, 000 rpm.
 - Tomar la capa superior (cuidadosamente) y colocarla en un tubo nuevo.
 - Observar el volumen obtenido.
- 15) Añadir 1/10 del volumen de acetato de sodio 3 M y 2 veces el volumen de etanol 95% (-20° C).
- 16) Voltar los tubos (no agitar) dos o tres veces. Precipitar el DNA a -20° C durante toda la noche.
- 17) Centrifugar el precipitado en una centrífuga fría a 14, 000 rpm por 15 minutos.
- 18) Tirar el líquido (el DNA se adhiere al fondo).
- 19) Añadir aproximadamente 1000 μ l de etanol frío (95%) y eliminarlo.
- 20) Secar durante 15' ó 20'.

Amplificación. Reacción en cadena de la polimerasa (PCR):

- 1) Para preparar la mezcla madre añadir a un tubo los dos primers, los dNTP's, el buffer, el MgCl₂ y la Taq polimerasa.
- 2) Repartir aproximadamente 5.8 µl de la mezcla de cada uno de los tubos de reacción.
- 3) Agregar el DNA molde a cada tubo.
- 4) Agregar el agua destilada y mezclar.
- 5) Colocar los tubos en el termociclador.

Purificación (utilizando el Kit de QIAGEN):

- 1). Preparar el calentador para baño maría a 50 °C.
- 2). Pesar los trozos de gel.
- 3). Añadir 3000 µl X W* de buffer QG. W*= Peso del trozo más pesado.
- 4). Incubar a 50 °C durante 10 minutos.
- 5). Añadir W* X 1000 µl de isopropanol al 100%, mezclar con vortex.
- 6). Mezclar la mezcla en la columna. Centrifugar un minuto (13000 rpm) y tirar el líquido.
- 7). Añadir a la columna 500 µl de buffer QG. Centrifugar un minuto y desechar el líquido.
- 8). Añadir 750 µl de buffer PE, esperar cinco minutos, centrifugar un minuto y desechar el líquido.
- 9). Nuevamente centrifugar un minuto para eliminar todo el líquido.
- 10). Cambiar la columna a un tubo limpio rotulado. Añadir 30-50 µl de dH₂O al centro de la membrana de la columna. Dejar reposar un minuto y centrifugar un minuto.
- 11). Guardar la muestra a -20 °C.

Protocolo de purificación (PEG).

- 1) Añadir el producto de la PCR un volumen igual de PEG 20 %, NaCl 2.5 M.
- 2) Incubar por 10 minutos a 37 °C.
- 3) Centrifugar por 15 minutos a 14000 rpm.
- 4) Eliminar el sobrenadante.
- 5) Añadir 150 µl de etanol al 80 %. Lavar y centrifugar por 7 minutos a 14000 rpm.
- 6) Remover el sobrenadante.
- 7) Añadir 150 µl de etanol al 95 %. Lavar y centrifugar por 7 minutos a 14000 rpm.
- 8) Remover el sobrenadante y secar el botón (55 °C) por 20 minutos.
- 9) Resuspender en 15 µl de agua e incubar a 37 °C por 10-20 minutos para ayudar a resuspender.
- 10) Correr el gel con un microlitro.

Purificación (utilizando la técnica de Sephadex):

- 1) Colocar la tapa a la columna.
- 2) Agregar 750 µl de Sephadex.
- 3) Mover la tapa de la columna para quitar las burbujas del fondo.
- 4) Quitar la tapa de la columna y una vez que comience a gotear, colocarla en el tubo colector.
- 5) Centrifugar 2 minutos a 2800 rpm.
- 6) Rotular tubos de 1.5 ml con los datos de las muestras.
- 7) Una vez que estén listas las columnas, colocarlas en los tubos rotulados (1.5 ml) y vaciar la muestra justo en el centro de la columna de Sephadex.
- 8) Centrifugar 4 minutos a 2800 rpm.

9) Secar en un concentrador de DNA por aproximadamente 10 minutos.