



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA**

**CARACTERIZACIÓN DEL NICHOS ECOLÓGICO DEL COMPLEJO *Aspidoscelis
cozumela* (REPTILIA: TEIIDAE): IMPLICACIONES PARA LA SISTEMÁTICA Y
CONSERVACIÓN**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES - IZTACALA

DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA**

**CARACTERIZACIÓN DEL NICHU ECOLÓGICO DEL COMPLEJO *Aspidoscelis
cozumela* (REPTILIA: TEIIDAE): IMPLICACIONES PARA LA SISTEMÁTICA Y
CONSERVACIÓN**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES - IZTACALA
DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de mayo de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ ANÍBAL HELIOS** con número de cuenta **400053163** con la tesis titulada: **"Caracterización del nicho ecológico del complejo *Aspidoscelis cozumela* (Reptilia: Teiidae): implicaciones para la sistemática y conservación"**, realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ:**

Presidente:	DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Vocal:	DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN
Secretario:	DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Suplente:	DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Suplente	DR. JOSÉ ROGELIO CEDEÑO VÁZQUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 29 de julio de 2013.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por todas las facilidades y el apoyo otorgado.

Al CONACyT por el apoyo económico brindado para la realización de este proyecto (Beca número: 165067).

Al PAPIIT/DGAPA (IN224208, IN215011 y IN216912) por el apoyo económico.

Al COMECyT por la Beca-Tesis de Posgrado 2012 número 12BTD0016.

Al PAEP del posgrado de ciencias biológicas de la UNAM, por el apoyo para la asistencia a congresos y estancias académicas fundamentales para mi formación.

A los miembros del comité tutor, Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, Dr. Oswaldo Téllez Valdés y Dr. Atilano Contreras Ramos. Por su ayuda constante durante el proceso de esta investigación, así como por brindarme la confianza y compartirme su conocimiento y experiencia.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al comité de candidatura el Dr. Atilano Contreras, Dra. Norma Manríquez, Dr. Andrés García, Dr. Enrique Martínez y Dr. Jaime Zúñiga por su valiosa contribución para mejorar este trabajo.

A los miembros del jurado de tesis el Dr. Gustavo Casas Andreu, Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dra. Norma Manríquez Morán, Dr. Andrés García Aguayo y el Dr. José Rogelio Cedeño Vázquez, por sus valiosos comentarios para mejorar el escrito.

Al Dr. Robert Murphy por aceptarme en su laboratorio y la ayuda brindada.

Al Dr. Roberto Iglesias por el apoyo brindado en la Unidad Puerto Morelos, Quintana Roo, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM.

Al Dr. Adrián Nieto por recibirme amablemente en su laboratorio.

A la Dra. Norma Manríquez-Morán por su ayuda y sugerencias a lo largo del proyecto.

Al Dr. Martín García-Varela por la ayuda y orientación brindada para la culminación de la tesis.

A la Dra. María del Coro por el apoyo brindado para la asistencia a cursos especializados.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por el apoyo brindado durante el trabajo de campo, en particular Reserva de la Biósfera Sian Ka'an, Reserva de la Biósfera Banco Chinchorro y Parque Nacional Isla Contoy.

A las colecciones científicas: Colección Nacional de Herpetología UNAM, Museo de Zoología "Alfonzo Herrera" UNAM y el Museo de Zoología de El Colegio de la Frontera

Sur, Chetumal por brindar la información de localidades de registro de las especies objeto de la presente investigación.

A Víctor Jiménez, Eric Centenero, Rubén Díaz de la Vega, Eduardo González, Rafael Lara, Norma Manríquez, Pierre Charruau, Fausto Méndez, Mirna Vera, Saúl Domínguez, Luis Díaz y a todas las personas que ayudaron en la colecta de organismos y toma de datos.

A Rubí Mesa, Laura Márquez, Kristen Choffe y Amy Lathrop por enseñarme y ayudarme pacientemente en el laboratorio.

A Elizabeth Bastiaans y Christopher Blair por sus consejos y revisión de textos en inglés.

A Roció Acosta, Lilia Jiménez, Lilia Espinoza y María de Jesús Márquez por la ayuda y orientación en las múltiples dudas y papeleo administrativo.

A mis padres Rubén Díaz de la Vega y Clara Pérez, por el apoyo absoluto brindado a este estudio y a esta etapa de mi vida.

A Ixchel Saavedra por el apoyo incondicional brindado.

A mis compañeros y amigos Ixchel, Norberto, Rafael, Eric, Víctor, Daniel, Alejandro, José Ángel, Mauricio, Maibi, Hugo, Viky, Gabriela, Barbará, Brenda, Marco, Christian, Saúl, Genaro, Ramón, Pierre, Natalia, Mirna, Daniela, Beth, Christopher, Rubén, Rubí, Paty, Iago, Fausto, Yavira, Mónica y todos los que escapan de mi mente en este momento, por el apoyo, consejos y la tertulia.

DEDICATORIA

A mis padres Rubén Díaz de la Vega y Clara Pérez, por apoyarme siempre en los proyectos emprendidos y alentados por su ejemplo de constancia y perseverancia. Una vez más esto no sería posible sin su ayuda. Mi respeto, admiración y amor para ustedes.

A Ixchel por tu amor, apoyo y comprensión en todo momento.

A mi familia por la calidez de sus palabras.

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN.	5
OBJETIVOS	13
CAPÍTULO I	14
Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic <i>Aspidoscelis cozumela</i> complex (Squamata: Teiidae) and their parental species	
CAPÍTULO II	27
Does ecological niche conservatism explains diversification of parthenogenetic species? the study case of <i>Aspidoscelis cozumela</i> complex	
CAPÍTULO III.	56
Estrategias y gestiones enfocadas a la conservación de las lagartijas <i>Aspidoscelis maslini</i> y <i>Aspidoscelis cozumela</i>	
DISCUSIÓN	75
CONCLUSIONES	79
REFERENCIAS	81
ANEXOS.	88

RESUMEN

El nicho ecológico fundamental se define con base en las tolerancias intrínsecas de los individuos a los factores ambientales, en ausencia de las interacciones bióticas, las cuales determinan el intervalo de condiciones habitables donde los organismos sobreviven y se reproducen. El nicho fundamental de las especies bajo selección natural, puede cambiar lentamente en ambientes heterogéneos donde se predice el conservadurismo de nicho filogenético, por lo que las especies cercanamente emparentadas tienden a presentar conservadurismo del nicho a través de millones de años. El conservadurismo de nicho ecológico puede reflejarse también en preferencias o requerimientos fisiológicos necesarios para la supervivencia de las especies, tales como la termorregulación de los organismos ectotermos.

El complejo *Aspidoscelis cozumela* está formado por tres especies de lagartijas partenogenéticas, las cuales se originaron por medio de dos eventos independientes de hibridación (*A. maslini* y *A. rodecki*) entre las mismas especies gonocóricas (*A. angusticeps* y *A. deppii*). Posteriormente, la tercer especie (*A. cozumela*) fue separada con base en diferencias morfológicas y cariológicas, ya que se generó a través de una hembra de *A. maslini*. Las poblaciones de estas lagartijas están conformadas únicamente por hembras con reproducción clonal que habitan principalmente las playas con vegetación halófito de la península de Yucatán.

Se caracterizó el nicho ecológico de las especies del complejo *A. cozumela* con el objetivo de determinar la existencia de conservadurismo (o divergencia) de nicho entre diferentes linajes partenogenéticos con origen híbrido (*A. maslini* y *A. rodecki*), provenientes de las mismas especies parentales. Así también si existe conservadurismo de nicho ecológico, entre las especies generadas a partir del mismo linaje (*A. maslini* y *A. cozumela*), posterior a un evento de cladogénesis. *Aspidoscelis maslini* presenta el nicho ecológico más amplio así como la mayor distribución geográfica, a su vez el nicho ecológico de *A. cozumela* se limita a la isla Cozumel y a la región continental cercana. *A. rodecki* presenta el nicho ecológico más reducido del complejo, así también la menor área

de distribución calculada. Se determinó conservadurismo de nicho ecológico entre las especies provenientes de diferentes linajes (*A. maslini* y *A. rodecki*) y también entre las especies cercanamente emparentadas provenientes del mismo linaje (*A. maslini* y *A. cozumela*). Sin embargo, las especies genéticamente más alejadas y provenientes de diferentes eventos de hibridación no presentaron conservadurismo del nicho ecológico (*A. rodecki* y *A. cozumela*). El conservadurismo de nicho ecológico entre *A. maslini* y *A. rodecki* puede ser influenciado por la mayor capacidad de *A. maslini* de habitar diferentes ambientes, incluyendo las áreas restringidas y térmicamente estresantes que habita *A. rodecki*. Las especies partenogenéticas presentan requerimientos térmicos similares solo con una especie parental, y no se restringe a un sexo. Estos hallazgos apoyan el conservadurismo filogenético de rasgos fisiológicos basado en requerimientos y preferencias térmicas, así como la hipótesis de la variación congelada del nicho. Sin embargo, se determinaron preferencias y requerimientos térmicos diferentes entre los linajes de especies clonales (*A. maslini* y *A. cozumela* \neq *A. rodecki*). El conservadurismo filogenético de preferencias y requerimientos fisiológicos entre especies gonocóricas y clonales, apoya el origen híbrido de los linajes. A su vez las diferentes preferencias térmicas entre las especies partenogenéticas, expresa la diferenciación entre linajes y apoya la postura de mantenerlas como especies y linajes diferentes. El conservadurismo de nicho ecológico entre especies cercanamente emparentadas apoya la estrecha relación entre especies y la similitud de características fisiológicas y ecológicas compartidas.

Las áreas que presentaron mayor probabilidad de distribución calculadas por los modelos de nicho ecológico fueron visitadas. Se registró ampliación de distribución de *A. maslini* en la costa de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an y la tercera isla habitada por esta especie (Isla Tchal, Quintana Roo). Además, se registró la disminución de organismos y la extinción de poblaciones de *A. maslini* y *A. rodecki*, respectivamente. Las poblaciones son afectadas por la erradicación de la vegetación halófila y las edificaciones sobre las dunas. Estas alteraciones generan hábitats con bajas calidades térmicas provocando estrés térmico en los organismos que allí habitan. Se realizó la propuesta legal de inclusión de *A. maslini* (Amenazada) y *A. cozumela* (en Peligro de Extinción) en la lista de especies mexicanas protegidas con base en los requisitos establecidos por la NOM 059 y el MER.

ABSTRACT

The fundamental ecological niche is defined by the intrinsic tolerances of individuals to environmental factors, without biotic interactions. That determines the range of inhabitable conditions where the organisms are potentially able to survive and reproduce. The fundamental niche of the species under natural selection may change slowly in heterogeneous environments where predicts phylogenetic niche conservatism. Closely related species tend to have niche conservatism over millions years. The niche conservatism could also be reflected in necessary preferences or physiological requirements for the survival of the species.

Three species of parthenogenetic lizards conforms the *Aspidoscelis cozumela* complex. They were originated by two independent hybridization events (*A. maslini* and *A. rodecki*) between the same gonochoristics species (*A. angusticeps* and *A. deppii*). After this, based on morphological differences was separated the third species (*A. cozumela*). The lizard populations are formed only by females with clonal reproduction. Mainly inhabit the sandy beaches of the Yucatan Peninsula, excepting one population, there are not sympatric populations between clonal lineages or between the parent species.

The ecological niche of the species complex *A. cozumela* was characterized in order to determine the niche conservatism (or divergence) among hybrid parthenogenetic species arise from the same parental species (*A. maslini* and *A. rodecki*). Also if exist evidence of ecological niche conservatism between closely related species (*A. maslini* and *A. cozumela*). *Aspidoscelis maslini* presents broader ecological niche as well as geographical distribution, in turn the ecological niche of *A. cozumela* is restricted to Cozumel Island and the nearby mainland, this species is endemic to the island. *A. rodecki* presents the smaller ecological niche of the complex, also the lower calculated distribution range. Ecological niche conservatism among species from different lineages (*A. maslini* and *A. rodecki*) and also between closely related species from the same lineage (*A. maslini* and *A. cozumela*) was determined. However, genetically more distant species showed no ecological niche conservatism (*A. rodecki* and *A. cozumela*). Conservatism of ecological niche between *A.*

maslini and *A. rodecki* may be influenced by the higher capacity of *A. maslini* to inhabit different environments, including the restricted and thermally stressful areas that inhabit *A. rodecki*. Parthenogenetic species exhibit similar thermal requirements with a single parental species, and are not restricted to one gender. These findings support the phylogenetic conservatism of physiological traits based on thermal requirements and preferences, as well as the hypothesis of frozen niche variation. Nevertheless different preferences and thermal requirements among clonal lineages were determined. The phylogenetic conservatism of preferences and physiological requirements between clonal and gonochoristics species supports the hybrid origin of the lineages. Also the different thermal preferences between parthenogenetic species support differentiation between lineages and the different species hypothesis. In turn, the ecological niche conservatism among closely related species supports the closer relation between species and the similarity in their physiological and ecological characteristics.

The higher probability distribution areas calculated by the ecological niche models were visited. Expansion of distribution was registered of *A. maslini* in the Sian Ka'an Biosphere Reserve and the third inhabit island by this species (Tchal Island, Quintana Roo). In addition there is register the diminishing of organisms and populations extinguishing of *A. maslini* and *A. rodecki* respectively. It is remarkable that the populations are affected by the eradication of halophyte vegetation and construction on the marine dunes. These alterations create habitats with low thermal qualities provoking thermal stress on organisms that inhabit those areas. We proposed the protection status categorization and the inclusion of *A. maslini* (Endangered) and *A. cozumela* (Critically Endangered) in the list of endangered protected Mexican species.

INTRODUCCIÓN

Nicho ecológico y conservadurismo

El nicho ecológico ha sido descrito desde diferentes puntos de vista, lo que ha generado también diversos conceptos. Grinnell (1917) plantea que cada especie tiene su propio perfil fisiológico, morfológico y conductual que lo hace adecuado para ocupar un espacio particular en donde se encuentran las condiciones necesarias para su supervivencia. Por lo que relaciona las variables abióticas con la distribución geográfica de las especies y considera el nicho ecológico como una característica del ambiente y no de sus ocupantes. A su vez Elton (1927) no considera los factores ambientales, y lo define como "*el rol funcional que desempeñan las especies en las redes tróficas y el impacto que provocan en el ambiente*". Sin embargo, tampoco considera el nicho ecológico como una característica de las especies ocupantes. Posteriormente, uno de los conceptos que recabó ideas previas y sentó las bases teóricas para el estudio y definición del nicho ecológico fue el propuesto por Hutchinson (1944, 1957), quien describe el nicho ecológico como la suma de todos los factores bióticos y abióticos que actúan sobre un organismo. Lo que nombró el espacio del hipervolumen n -dimensional, en el cual una especie es capaz de persistir y mantener tamaños de poblaciones estables. Él considera que las condiciones bajo las cuales las especies podrían vivir son generalmente más amplias que las condiciones en donde en realidad viven, esto se debe a las interacciones bióticas. Con lo cual diferenció dos conceptos de nicho, el nicho fundamental (en la ausencia de otras especies) y el nicho materializado (la parte del nicho fundamental efectivamente ocupado por una especie en la que está restringida por las interacciones interespecíficas), atribuyendo el nicho ecológico como una propiedad de la especie con la posibilidad de evolucionar.

De acuerdo con Soberón y Peterson (2005) el nicho ecológico de las especies está integrado por factores abióticos, bióticos, las aéreas accesibles para las especies y la capacidad evolutiva de las especies para adaptarse a nuevas condiciones. Esta estructuración del nicho ecológico permite determinar los alcances de los estudios y tener claro qué partes del nicho ecológico de una especie se están evaluando. La modelación del nicho ecológico de las especies es una herramienta utilizada para determinar áreas de

distribución potencial, conservadurismo (o divergencia) de nicho ecológico, delimitación de especies y algunos otros aspectos ecológicos. Los algoritmos que realizan modelos de nicho ecológico generalmente trabajan con factores abióticos, ya que solo utilizan información ambiental y referencias geográficas de localidades. Por lo tanto, se realizan modelos del nicho fundamental de las especies con base en localidades, las cuales presentan características de nicho materializado.

Muchos aspectos del nicho fundamental pueden ser conservados a través de largos periodos en escalas evolutivas. A esta tendencia de las especies a retener aspectos a lo largo del tiempo se le denomina conservadurismo del nicho ecológico (Wiens y Graham, 2005). Se consideran cuatro factores que pueden causar el conservadurismo de nicho, los cuales son: selección natural, flujo génico, pleiotropía y la falta de variabilidad genética (Wiens, 2004). La falta de variación genética puede ser importante en algunos casos, aunque no es la explicación universal, ya que existe evidencia de diferencias en los regímenes climáticos entre especies cercanamente emparentadas. Sin embargo, los rasgos fisiológicos como los límites de tolerancia térmica y a la desecación, así como las preferencias y requerimientos fisiológicos, que determinan el conservadurismo de nicho ecológico, están pobremente estudiados (Wiens y Graham, 2005). Por lo anteriormente expuesto, los estudios que contemplen las interacciones bióticas y las tolerancias fisiológicas a las condiciones abióticas, son complementos importantes para la modelación del nicho ecológico y la determinación del conservadurismo o la divergencia de éste.

Características de la partenogénesis

La reproducción sexual se ha considerado como uno de los procesos básicos de la vida, a pesar de esto muchos organismos se reproducen sin la unión de gametos por medio de diferentes modos de reproducción como son: asexual, clonal o hemiclinal (Suomalainen et al., 1976). La partenogénesis (parthenos: virgen, génesis: creación) en vertebrados ha resultado de gran interés debido a que los organismos se desarrollan en ausencia total del gameto masculino. La partenogénesis es el tipo de reproducción clonal en la cual los óvulos femeninos no dependen del esperma para llevar a cabo la reproducción. Los gametos sin reducción en la ploidía se producen sin recombinación (en algunos casos

puede haber recombinación sin efecto en la variabilidad genética) y dan origen a un clon de la madre (Lowe y Wright, 1966; Cole, 1975; Moritz et al., 1989). Debido a esto, las poblaciones están formadas únicamente por hembras que se reproducen en ausencia total de machos. Existen dos teorías principales del origen de organismos partenogenéticos. La primera y más común entre los reptiles clonales es el origen por hibridación entre dos especies gonocóricas (especies con sexos separados, que requieren de dos gametos para reproducirse) emparentadas (o no) que se encuentran en simpatría. Al reproducirse dichas especies dan origen a un híbrido diploide, el cual surge por una alteración en la meiosis que produce óvulos sin reducción en la ploidía (Lowe y Wright, 1966; Cole, 1975; Dawley, 1989; Moritz et al., 1989). Por otra parte, la teoría del origen espontáneo sugiere que debido a una mutación genética espontánea en el proceso de meiosis, resultan óvulos diploides y dan origen a un organismo partenogenético (Peccinini, 1971; Cuellar, 1974, 1977, 1987, 1994; Cuellar et al., 1995). Las poblaciones de especies partenogenéticas están formadas por hembras que producen organismos idénticos a las madres, sin embargo presentan niveles altos de heterocigocidad y cierto grado de diversidad genética, producida por recombinación (durante la meiosis) o mutaciones (posteriores al origen de la partenogénesis), los cuales son heredados a los descendientes (Manríquez- Morán, 2007).

Vandel (1928) estableció una relación entre la partenogénesis y la distribución específica de los organismos, ya que se han observado patrones de distribución diferentes entre los organismos partenogenéticos y las especies parentales que les dieron origen. Cullum (1997) atribuye el éxito de las especies unisexuales al vigor híbrido, debido a su origen, por ende el genotipo híbrido permite a los individuos tolerar mayor carga mutacional y beneficiarse adaptativamente de ésta (Wright, 1993). El vigor híbrido o heterosis parece darles ventajas sobre las especies parentales, ya que pueden explotar un intervalo de condiciones ambientales más amplio. Además de presentar ventajas en características de historia de vida como: fecundidad, viabilidad y tasas de crecimiento, también las presentan en atributos fisiológicos y adecuación (Vrijenhoek, 1989; Cullum, 1997; Hernández-Gallegos, 2004, Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013). Se les considera especies colonizadoras debido al potencial reproductor exitoso (ahorran la producción de machos) y con una sola hembra pueden desarrollar una población o incrementar la

densidad poblacional más rápido, en comparación con poblaciones de organismos gonocóricos (Pianka y Vitt, 2003). Los hábitats insulares, remotos o recién creados, además de aquellos donde los machos son escasos o los organismos de ambos sexos no arriban simultáneamente, han sido considerados como ideales para el establecimiento y formación de la partenogénesis. Sin embargo, algunos organismos partenogenéticos habitan áreas que no son marginales ni están perturbadas, lo cual se asocia con la habilidad superior de colonizar diversos hábitats, incluyendo los que presentan condiciones agrestes (Cuellar, 1994).

Así como se plantea la capacidad superior de los organismos con origen híbrido, también se ha propuesto que el efecto de la hibridación puede ser negativo, debido a que de los diferentes genomas parentales podrían ser incompatibles. Esto generaría inestabilidad en la coadaptación de los genes y la coevolución de los eventos encargados de controlar la evolución nuclear y de organelos. Tal es el caso de las mitocondrias, que son indispensables para las células eucariontes, que debido al origen híbrido y la incompatibilidad de genes pueden alterar su funcionamiento y limitar procesos fisiológicos (Rand, et al. 2004). Además, los ambientes son complejos y típicamente cambiantes a través del tiempo, incluyendo también las interacciones bióticas como depredadores, parásitos y competidores que se mantienen en un constante flujo (Pianka y Vitt, 2003). Estas condiciones cambiantes pueden representar una desventaja para las especies partenogenéticas frente a las especies gonocóricas, ya que la baja variabilidad genética limitaría la adaptación a los ambientes cambiantes por selección natural. Las limitantes fisiológicas pueden expresarse en características como son la resistencia o rendimiento locomotor, ámbito hogareño, eficiencia de la termorregulación, etc. (Avisé, 2008). Otro punto de tomarse en consideración es que los organismos partenogenéticos son genéticamente similares, por lo que la competencia intraespecífica debido a la dependencia de los mismos requerimientos es intensa (Case y Taper, 1986). La baja diversidad genética puede provocar una capacidad menor para permanecer en un mismo hábitat ante un cambio ecológico (Bell, 1982), por lo que la adecuación de estos organismos podría disminuir en cada generación por la acumulación de mutaciones, sin poderlas eliminar por recombinación (Lynch, et al. 1993; Muller, 1964). A su vez los organismos unisexuales

también podrían presentar requerimientos similares a los utilizados por las especies parentales, por ende la competencia interespecífica también podría ser intensa.

Complejo *Aspidoscelis cozumela*

La partenogénesis es un modo de reproducción común en diversos grupos de organismos, principalmente en invertebrados como gasterópodos, crustáceos, insectos, arácnidos, miriápodos, ácaros y rotíferos, pero poco observada en vertebrados (Cuellar, 1994). Este modo de reproducción solo se presenta en algunas especies de reptiles pertenecientes al orden Squamata. Los organismos partenogenéticos pueden ser obligados (telitokia) o facultativos como se ha observado en hembras de lagartijas y serpientes (Booth et al. 2011a, b; Booth et al. 2012; Chiszar et al. 1999; Lenk et al. 2005; Lara-Reséndiz et al., 2013). Desde 1958 que Darevsky registró la primer lagartija partenogenética, *Darevskia saxicola*, hasta la fecha se tienen registradas alrededor de 40 especies de reptiles partenogenéticos obligados, pertenecientes a 15 géneros: *Leiolepis* (Agamidae); *Brookesia* (Chamaeleonidae); *Hemidactylus*, *Hemiphylloactylus*, *Heteronotia*, *Lepeidodactylus* y *Nactus* (Gekkonidae); *Gymnophthalmus* y *Leposoma* (Gymnophthalmidae); *Darevskia* (Lacertidae); *Menetia* (Scincidae); *Cnemidophorus*, *Aspidoscelis* y *Teius* (Teiidae); *Ramphotyphlops* (Typhlopidae) (Adams et al., 2003; Darevsky, 1992; Nussbaum, 1980; Pianka y Vitt, 2003; Reeder et al., 2002; Vrijenhoek et al., 1989).

El género *Aspidoscelis* perteneciente a la familia Teiidae contiene el mayor número de especies partenogenéticas. Actualmente está constituido por 87 taxones de los grupos *A. deppii*, *A. sexlineata* y *A. tigris*, además de los grupos de las especies partenogenéticas que son: *A. cozumela* y *A. tessellata*, los cuales fueron constituidos con base en caracteres morfológicos externos, cariológicos y moleculares (Lowe et al., 1970; Reeder et al., 2002; Manríquez-Morán, 2002). Este género se distribuye desde Norteamérica (Estados Unidos) hasta Centroamérica (Costa Rica), ocupando ambientes templados y tropicales, distribuidos desde el nivel del mar hasta los 2650 m de altitud (Reeder et al., 2002; Wright, 1993; Vitt y Breitenbach, 1993; Sánchez-Herrera, 1980). Este género de lagartijas ovíparas se caracterizan por presentar cuerpo cilíndrico, esbelto y cola alargada, son forrajeros

activos de hábitos terrestres con temperatura corporal elevada (Colli et al., 2003; Pianka y Vitt, 2003; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013).

El complejo de lagartijas partenogenéticas *Aspidoscelis cozumela* se originó a partir de dos eventos de hibridación independientes entre las mismas especies gonocóricas, *A. angusticeps* y *A. deppii*. Estas especies pertenecen a grupos diferentes (*A. sexlineata* y *A. deppii*) y son las más alejadas filogenéticamente que han dado origen a organismos partenogenéticos mediante eventos de hibridación (Reeder et al., 2002; Manríquez-Morán, 2004). Cabe señalar que los eventos de hibridación no siempre originan especies clonales. Se propone que el primer evento de hibridación entre *A. angusticeps* (materna) y *A. deppii* originó a *A. maslini*, posteriormente en otro evento de hibridación entre poblaciones distintas de las mismas especies se originó *A. rodecki* (Taylor y Cooley, 1995a,b; Manríquez-Morán, 2002). La tercer especie, *A. cozumela*, fue separada de *A. maslini* por Taylor y Cooley (1995a) con base caracteres morfológicos. Diferencias de coloración, de cariotipos y el aislamiento geográfico, han apoyado la separación de las especies (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Moritz et al., 1992; Hernández-Gallegos et al., 1998; Manríquez-Morán et al., 2000; Taylor et al., 2005; Manríquez-Morán y Méndez-de la Cruz, 2008). De hecho *A. cozumela* se originó a partir de una hembra de *A. maslini* que presentó tres fisiones cromosómicas (Manríquez-Morán et al., 2000), por lo que el aislamiento geográfico y las diferencias cromosómicas apoyan la postura de considerarlo como un evento de cladogénesis.

El complejo *A. cozumela* habita en la Península de Yucatán, principalmente en zonas de dunas costeras del Mar Caribe y la vegetación halófila. Dos de estas especies (*A. cozumela* y *A. rodecki*) son microendémicas de México, mientras que *A. maslini*, además de habitar en Campeche y Quintana Roo en México, también se encuentra en pequeños parches de la selva del Petén en Guatemala y en los alrededores de Orange Walk en Belice (Lee, 1996; Campbell, 1998; Calderón-Mandujano et al., 2008; Köhler, 2008). La modificación ambiental provocada principalmente por el desarrollo turístico de la península de Yucatán y en particular en el litoral, ha propiciado la disminución crítica de las poblaciones de las lagartijas clonales. Además, dos de estas especies no se encuentran

dentro de la Norma Oficial Mexicana 059-2010 ni cuentan con categoría de protección. A pesar de que *A. cozumela* es endémica de una isla mexicana y la mayor parte de la distribución histórica y actual conocida de *A. maslini* se encuentra en México.

Planteamiento del problema

Debido al origen híbrido de las especies unisexuales, los posibles escenarios de los requerimientos fisiológicos son diversos, ya que la unión de dos genomas diferentes puede generar linajes con preferencias fisiológicas disimiles. Las especies partenogenéticas podrían presentar requerimientos fisiológicos similares a los de una especie parental, un intervalo entre estas o ser totalmente diferentes debido a la mezcla de genes. A pesar de originarse a través de las mismas especies parentales, pueden suceder eventos de cladogénesis debido a mutaciones postformacionales en las especies clonales (Echelle, 1990; Taylor y Cooley 1995a,b). Por otra parte, no se ha podido generalizar un beneficio (o desventaja) de la partenogénesis. Por lo que la caracterización del nicho ecológico de las especies unisexuales provee un panorama detallado de los ambientes que pueden ser colonizados por estos organismos, además de los requerimientos ambientales necesarios para su establecimiento. Además, la caracterización de los requerimientos fisiológicos y ecológicos ayudará a determinar los patrones evolutivos entre los organismos clonales y las especies parentales.

Las especies cercanamente emparentadas así como los linajes con orígenes similares tienden a presentar requerimientos ecológicos y fisiológicos similares, así como conservadurismo de nicho ecológico. Sin embargo, esto no ocurre en todos los linajes. En el caso de las especies del complejo *A. cozumela*, la determinación del conservadurismo (o diferenciación) en los requerimientos fisiológicos y el nicho ecológico, aportarán información que ayude al esclarecimiento y definición de las especies. Determinándolo a nivel general-ambiental y particular-fisiológico en un contexto evolutivo. A su vez, la estimación de áreas de distribución y la verificación en campo de la perturbación (principalmente antropogénica) de las poblaciones, determinarán la categoría adecuada de protección de las especies endémicas de la península de Yucatán.

Por lo tanto, el complejo *Aspidoscelis cozumela* es un buen modelo para determinar el conservadurismo (o divergencia) de nicho ecológico y de los requerimientos fisiológicos (térmicos) vitales de los ectotermos, entre las especies clonales y parentales. La información generada en este trabajo ayudará a evaluar el estado de perturbación de las poblaciones y el potencial riesgo de extinción de las especies. Con lo cual se generará la propuesta de inclusión de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* en la Norma Oficial Mexicana 059.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el nicho ecológico de las especies partenogenéticas del complejo *Aspidoscelis cozumela* determinando la existencia de conservadurismo (o divergencia) entre los requerimientos fisiológicos y ecológicos que presentan los organismos, estableciendo los patrones de distribución de las especies para la generación de propuestas para su protección legal.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar la existencia del conservadurismo (o divergencia) del nicho ecológico entre los taxones unisexuales del complejo *Aspidoscelis cozumela* con base en la caracterización del nicho ecológico.
2. Determinar los requerimientos y preferencias térmicas del complejo *Aspidoscelis cozumela* y las especies parentales, para establecer el conservadurismo (o la diferenciación) fisiológico entre especies filogenéticamente emparentadas.
3. Establecer los parámetros ambientales que determinan la distribución de las lagartijas del complejo *Aspidoscelis cozumela*, la ubicación de áreas de distribución potencial y la corroboración de las predicciones en la península de Yucatán, México.
4. Realizar propuestas de categorización y medidas de conservación necesarias de los taxones en la Norma Oficial Mexicana 059.
5. Apoyar alguna de las propuestas taxonómicas actuales del complejo *Aspidoscelis cozumela*. Con base en los requerimientos fisiológicos, preferencias térmicas y caracterización de nicho ecológico.

CAPÍTULO I

Conservatism of thermal preferences between
parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata:
Teiidae) and their parental species



Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata: Teiidae) and their parental species

Aníbal H. Díaz de la Vega-Pérez^{1,2}, Víctor H. Jiménez-Arcos^{1,2}, Norma L. Manríquez-Morán³ & Fausto R. Méndez-de la Cruz²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70515, C.P. 04510, México, D.F. México, ²Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C.P. 04510, México, D.F. México, ³Laboratorio de Sistemática Molecular, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Km. 4.5 Carr. Pachuca-Tulancingo. Col. Carboneras. C.P. 42184. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México

Closely-related species can exhibit similar thermal requirements despite inhabiting different environments. Hybrid species between them can exhibit a diversity of thermal requirements, or can be similar to parental species. In this study, we investigated thermal preference and efficiency in parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex lizards (*A. cozumela*, *A. rodecki*, *A. maslini*) and their parental species (*A. angusticeps* and *A. deppii*), to determine whether thermal preferences are conservative. We found that thermal preferences are similar among species and determined by phylogenetic relationships. *Aspidoscelis deppii* (paternal species), *A. cozumela* and *A. maslini* showed similar thermal preferences, whereas *A. rodecki* was similar to the maternal species (*A. angusticeps*). These results suggest that thermal preferences of parthenogenetic lineages match with one of the parental species and are not restricted to one gender. These findings support the “frozen niche variation” hypothesis.

Key words: *Aspidoscelis cozumela* complex, conservatism, parthenogenesis, thermal preferences

INTRODUCTION

Clonal reproduction, theoretically, may present disadvantages due to a number of factors, including higher accumulation of deleterious mutations, uniformity among descendants and the restricted potential of phenotypic evolution. Thus, clonal taxa have been considered as organisms with short geological lifespans (Leslie & Vrijenhoek, 1977; Bell, 1982; Spinella & Vrijenhoek, 1982; Maynard Smith, 1986; Lynch & Gabriel, 1990). However, all-female parthenogenetic lineages which arose through hybridization of two gonochoristic species represent a widespread and viable strategy used by different taxa during extended periods (Avice, 2008). Some unisexual vertebrates form abundant populations across wide geographical distributions, inhabiting different environmental conditions (Kearney et al., 2003; Fujita & Moritz, 2009).

Environmental characteristics determine behavioural and physiological traits of organisms (Sinervo et al., 2010). Ectotherms maintain a relatively constant body temperature (*T_b*) by thermoregulatory behaviour, which allows them to perform biological activities such as foraging, feeding, growth, predator evasion and reproduction (Vitt, 1974; Avery, 1982; Bartholomew, 1982; Huey, 1982). The *T_b* of ectothermic organisms such as lizards is the result of habitat use, foraging

and activity periods interacting with environmental temperature (Huey, 1982; Adolph, 1990; Hertz, 1992; Hertz et al., 1993; Andrews, 1998; Blouin-Demers & Nadeau, 2005; Medina et al., 2009). Intrinsic factors such as mass, body length, reproductive state and phylogeny may explain variation of *T_b* in lizards. For example, some phylogenetically closely related species exhibit similar *T_b* despite inhabiting different environments (Bogert, 1949; Schall, 1977; Rocha & Vrcibradic, 1996; Andrews, 1998). According to these studies, the thermal preferences of ectothermic species is evolutionary conserved (Adolph, 1990; Andrews, 1998; Menezes & Rocha, 2011).

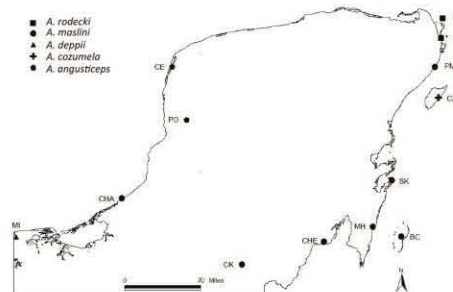


Fig. 1. Study populations of the *A. cozumela* complex and parental species.

Correspondence: Fausto R. Méndez-de la Cruz (faustor@ibiologia.unam.mx)

There are many reasons to expect that clonal organisms differ phenotypically from their parental species (Lynch, 1984; Kearney & Shine, 2004a). Parthenogenetic organisms are characterized by high heterozygosity, which may lead more broadly tolerant phenotypes, and multiple hybrid origins can provide a further source of clonal diversity (Kearney & Shine, 2004b). Parthenogenetic species provide an opportunity to evaluate the thermal conservatism in ectothermic species. The ability of parthenogenetic species to coexist with sexual species has been encapsulated in the Frozen Niche Variation (FNV) hypothesis. Because parthenogenetic species arise through hybridization between two sexual species, each clone has "frozen" a part of the genome from their ancestors, expressing similar ecological and/or physiological requirements (Vrijenhoek, 1979, 1984; Paulissen, 1988; Parker et al., 1989). Clones may therefore represent the genetic and phenotypic diversity of parental species (Vrijenhoek, 1984; Kearney et al., 2003). Interclonal selection may further favour local adaptation among clones with different physiological requirements or resource use (Vrijenhoek, 1984; Pagano et al., 2008). However, the hypothesis of thermal conservatism in selected temperature (*T_{sel}*) is not supported by some studies (Huey & Slatkin, 1976; Fuentes & Jaksic, 1979). The General Purposes Genotypes (GPG) hypothesis proposes that a hybrid genotype fits a broad ecological niche, and exhibits similar levels of fitness in parental and intermediate niches. These could be explained by heterosis resulting from hybridization, through the evolution of polyploidy, or through selection for generalist clones (Kearney et al., 2003). Consequently, clonal diversity declines and only the most generally adapted clones persist, causing divergence between phenotypes of parthenogenetic and gonochorist species (Pagano et al., 2008). However, clonal organisms may exhibit high levels of physiological variation, which provides an advantage when faced with environmental changes (Parker, 1979; Lynch, 1984; Paulissen, 1988). Both hypotheses predict a hybrid advantage similar to the general hybrid vigour scenario (Bulger & Schultz, 1979; Dohm et al., 1998).

Previous studies on lizards of the family Teiidae revealed their ecology is influenced by environmental conditions (Pianka, 1970; Schall, 1977; Bergallo & Rocha, 1993; Magnusson, 1993; Menezes et al., 2000; Menezes & Rocha, 2011). Therefore, the study of parthenogenetic and parental gonochoristic species which inhabit different environments is an ideal model to determine how thermal preferences are influenced by ecological conditions and phylogenetic constraints. Lizards of the genus *Aspidoscelis* are actively foraging and oviparous, and typically characterized by high *T_b* between 36 and 41°C (Sievert & Paulissen, 1996; Pianka & Vitt, 2003; Winne & Keck, 2004; Woolrich-Piña et al., 2011). One third of all species of this genus are parthenogenetic (Wright, 1993; Reeder et al., 2002). The parthenogenetic *A. cozumela* complex originated from two independent hybridization events (*A. maslini* and *A. rodecki*) between phylogenetically separated sexually reproducing species: *A. angusticeps* (maternal species) and *A. deppii* (Fritts, 1969; Moritz et al., 1992; Reeder et al., 2002). The third parthenogenetic species from this complex (*A. cozumela*) was proposed by Taylor & Cooley (1995) based on morphological variation. *Aspidoscelis cozumela* could have arisen through three centrometric chromosome fissions of a female *A. maslini* (Manríquez-Morán et al., 2000). Cytological, morphological, colour-based and karyotypic evidence further support the species status (McCoy & Maslin, 1962; Fritts, 1969; Moritz et al., 1992; Hernández-Gallegos et al., 1998; Manríquez-Morán et al., 2000; Taylor et al., 2005; Manríquez-Morán & Méndez-de la Cruz, 2008). The parthenogenetic *A. cozumela* complex inhabits mainly halophytic vegetation along beaches of the Yucatán peninsula. *Aspidoscelis angusticeps* is found in continental and coastal areas of the peninsula, whereas *A. deppii* is widespread in south-western Mexico and Central America; in the Yucatán peninsula it inhabits a restricted area along the coast of the Gulf of Mexico as well as southern areas (Wright, 1993; Lee, 1996; Fig. 1).

The *A. cozumela* complex is characterized by low interspecific genetic variation (Moritz et al., 1992; Manríquez-Morán et al., 2000; Manríquez-Morán, 2002;

Table 1. Study populations and modes of reproduction.

Species	Site	Population	Code	Reproduction
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Campeche	Champotón	CHA	Parthenogenesis
	Campeche	Calakmul	CK	Parthenogenesis
	Quintana Roo	Mahahual	MH	Parthenogenesis
	Quintana Roo	Banco Chinchorro	BC	Parthenogenesis
	Quintana Roo	Chetumal	CHE	Parthenogenesis
	Quintana Roo	Puerto Morelos	PM	Parthenogenesis
	Quintana Roo	Sian Kaan	SK	Parthenogenesis
<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Quintana Roo	Isla Contoy	IC	Parthenogenesis
	Quintana Roo	Puerto Juárez	PJ	Parthenogenesis
<i>Aspidoscelis cozumela</i>	Quintana Roo	Isla Cozumel	CZ	Parthenogenesis
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Yucatán	Celestun	CE	Gonochorist
	Campeche	Pomuch	PO	Gonochorist
<i>Aspidoscelis deppii</i>	Tabasco	Miramar	MI	Gonochorist

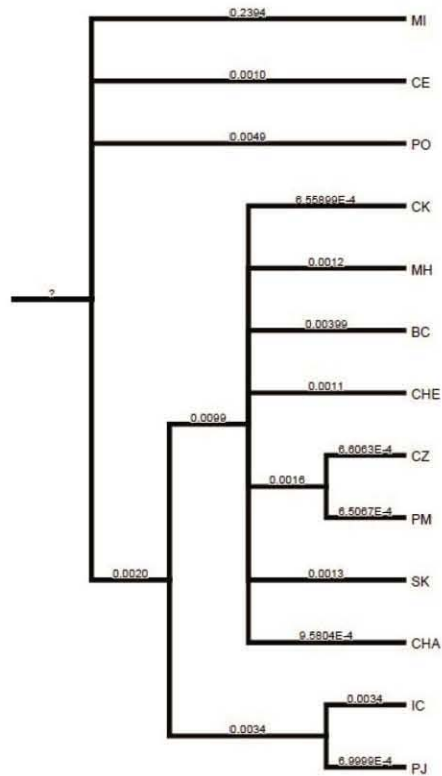


Fig. 2. Phylogeny of the study populations.

Hernández-Gallegos et al., 2003). Parthenogenetic lineages and their parental species inhabit different environments, which could substantially differ from each other in thermal quality. Therefore, the *A. cozumela* complex and its parental species are ideal to test the hypothesis that thermal preferences could be evolutionary conserved. The present study addresses the relationship between the thermal environment and thermal preferences of the *A. cozumela* complex and the parental species. We conducted a phylogenetically controlled analysis to i) determine the T_b s of the parthenogenetic species of the *A. cozumela* complex and their parental species, ii) describe how thermal efficiency is affected by thermal quality of the habitat and iii) quantify the influence of the parental species' thermal preferences on clonal lineages.

MATERIALS AND METHODS

Thermal efficiency and field methods

We studied 13 populations (Table 1) over five years (2008 to 2012) during the spring and summer seasons. We sampled all populations three times over a period of five days, excepted for Pomuch (PO), Miramar (MI), and Celestun (CE) which were visited for a 10 day period. Most studied populations inhabit sandy beaches and dunes with halophytic vegetation, whereas three populations (Chetumal: CHE, Calakmul: CK, Pomuch: PO) were studied in rainforest environments (Lee, 1996). We

collected lizards during the activity period (1000–1700 hours) and measured T_b directly from the cloaca with a quick reading thermometer (Miller-Weber, precision 0.1°C) immediately after capture (Mathies & Andrews, 1995; Andrews et al., 1999). We also measured substrate temperature (T_s , in shaded substrates occupied by the lizard) and air temperature (T_a , in shaded areas 1 cm above the ground where the lizard was caught). To obtain operative temperatures (T_e) we used five copper models which were similar in size and shape to the lizards (Hertz et al., 1993). We connected the copper models to data loggers which registered the temperature each 15 minutes during the activity period (1000–1700 approximately) on at least 10 days (the same days during which lizards were caught) for each population. We placed the models in areas where lizards were observed foraging, to obtain the thermal characteristics of the habitat sand (direct sun), halophyte vegetation (partial shade) and under the palms or vegetation (shade). We calibrated them in the laboratory and under field conditions to confirm that the models match with thermal responses of restrained lizards under simulated and field conditions (Appendix 1).

In order to obtain selected temperatures (T_{sel}) and selected temperature intervals (T_{set}), we transported all collected lizards to a room with controlled temperature (25°C) followed by exposing them to a thermal gradient (25°C–50°C) which was generated in polycarbonate box (Appendix 2). We used T_b , T_e and T_{sel} to calculate thermoregulatory precision indexes (\bar{a}_b), habitat thermal quality (\bar{a}_e), the thermoregulatory efficiency index (E) according to the protocol of Hertz et al. (1993), and the effectiveness thermoregulation index ($B-W$) proposed by Blouin-Demers and Weatherhead (2001, see also Appendix 3). All lizards were released at their place of capture after the experiments.

Statistical analysis

We performed multiple regressions to evaluate the relationships among T_a , T_s and T_b . The species share common ancestry and cannot be regarded as statistically independent (Felsenstein, 1985). To determine whether thermal preferences vary with thermal environment or whether they are conserved, we therefore performed Pearson correlations between T_{sel} and T_b against T_e incorporating phylogenetic independent contrasts (PIC) using the module PDAP: PDTREE in MESQUITE 2.75 (Midford et al., 2005; Maddison & Maddison, 2009). Phylogenetically controlled analyses were developed based on published phylogenies (Manríquez-Morán, 2002), to which we added more populations to obtain an *ad hoc* tree (Fig. 2). We used ND4 and CytB genes to establish these phylogenetic relationships. After the PIC test we determined levels of similarity in T_b and T_{sel} . To test for differences among species we used ANOVA, and to test for differences among populations we used non-parametric Kruskal-Wallis tests followed by *post-hoc* Tukey tests. JMP® and Sigma Plot 10® were used. The significance value for all the statistical tests was $p < 0.05$ (Sokal & Rohlf, 2000); data are presented as mean ± standard error and temperature intervals.

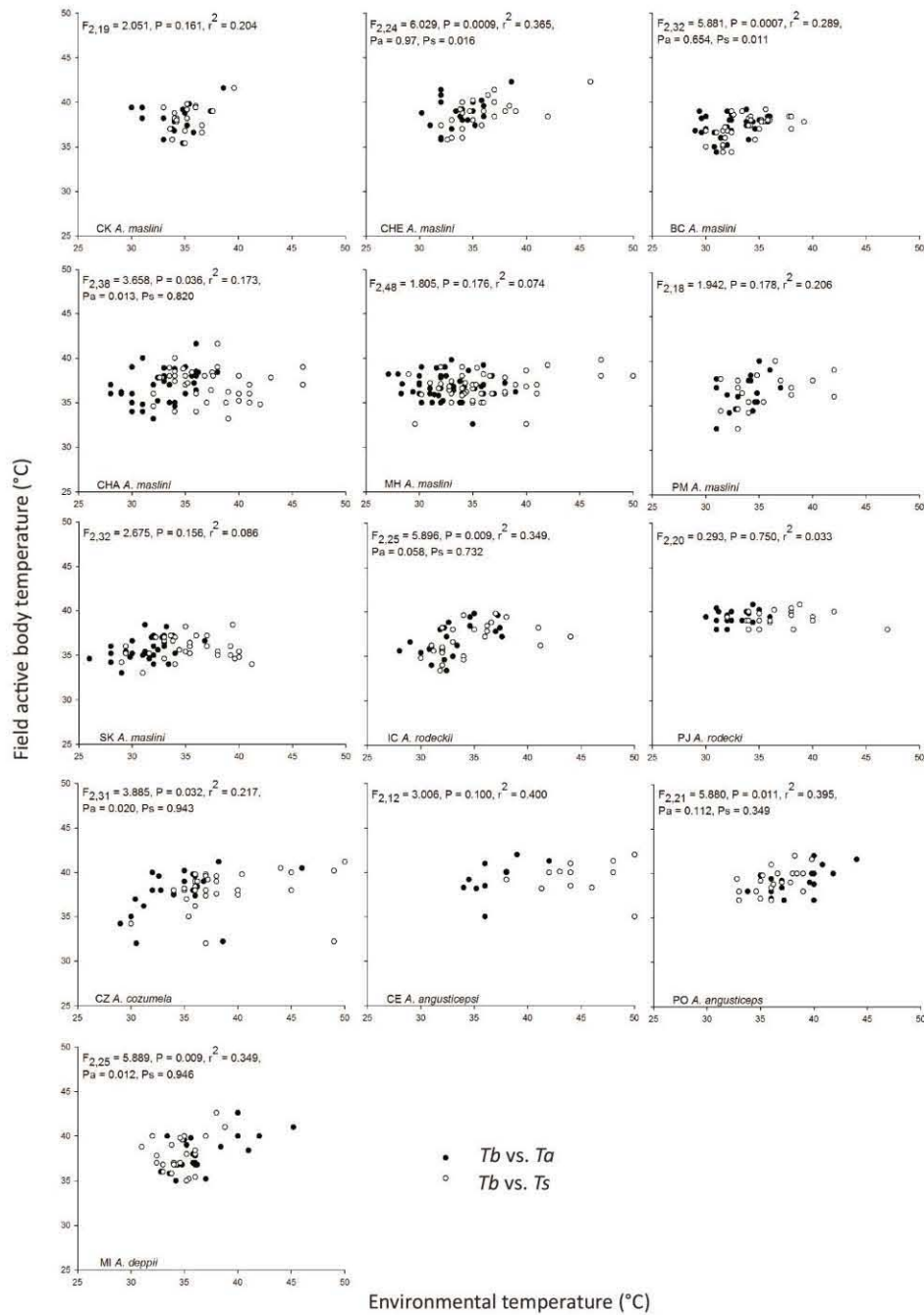


Fig. 3. Multiple regression of field body temperature (*Tb*) against air and substrate temperature (*Ta* and *Ts*) in separate populations.

RESULTS

The *Tb* of parthenogenetic and parental populations ranged from 35.7°C (SK, *A. maslini*) to 39.4°C (CE, *A. angusticeps*). The *Tb* of seven populations belonging to five species were determined by environmental temperature (Fig. 3), and we subsequently determined

the environmental influence variable for each population (*Ta*: CHE and BC; *Ts*: CHA, IC, CZ, MI and PO).

The PIC approach suggests that *Tb* and *Tsel* of parental and parthenogenetic species are not significantly correlated with *Te* (Fig. 4), and that they are independent of environmental temperatures (*Tb vs. Te*: $r_{11}=0.2336$, $p=0.442$ and *Tsel vs. Te*: $r_{11}=0.1647$, $p=0.5907$).

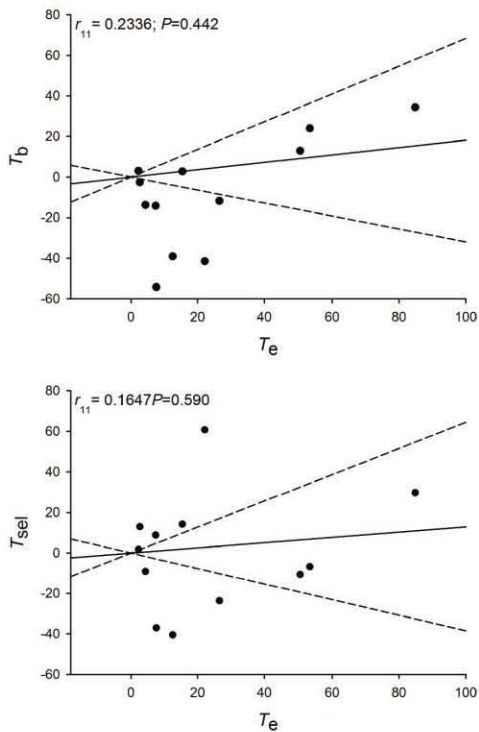


Fig. 4. Relationships between T_b and T_e , T_{sel} and T_e using phylogenetically independent contrasts.

Aspidoscelis angusticeps showed the highest mean T_b (39.30 ± 0.32 °C), which was different from all other species ($F_{351,4} = 11.736$, $p < 0.05$), followed by *A. cozumela* (38.04 ± 0.33 °C), *A. deppii* (37.94 ± 0.37 °C), *A. rodecki* (37.89 ± 0.27 °C) and *A. maslini* (37.12 ± 0.12 °C) which were not significantly different from each other (detailed data not shown). *Aspidoscelis rodecki* (37.40 ± 0.16 °C) and *A. angusticeps* (37.34 ± 0.16 °C) had the highest T_{sel} , which was significantly different ($F_{298,4} = 21.87$, $p < 0.05$) from the other three species (*A. deppii*: 35.77 ± 0.18 °C, *A. maslini*: 35.41 ± 0.08 °C, *A. cozumela*: 35.15 ± 0.21 °C).

Significant differences were found among all T_b s ($H = 114.39$, $df = 12$, $p < 0.05$). CE, PO and PJ presented the highest T_b , whereas SK, PM, MH and IC presented the lowest mean T_b . According to the post-hoc tests the populations of *A. angusticeps* (CE and PO) were not significantly different from each other, presenting the highest T_b means among all studied populations (Table 2). We found significant differences in T_b between the *A. rodecki* populations, with PJ presenting one of the highest temperatures. Also populations of *A. maslini* differed from each other, with CHE and CK being highest. The populations of *A. cozumela* and *A. deppii* were similar and close to the high temperature populations of *A. maslini* (Fig. 5).

We found significant differences in T_{sel} among populations ($H = 116.57$, $df = 12$, $p < 0.05$); T_{sel} ranged from 34.8 °C (SK) to 38.8 °C (PJ). The populations with higher thermal preference were PJ (*A. rodecki*), PO (*A.*

angusticeps), PM (*A. maslini*) and CE (*A. angusticeps*). The T_{sel} means of the *A. rodecki* populations differed significantly from one another and from *A. angusticeps* populations, although the means of both species were higher than those of the other studied species. *Aspidoscelis maslini* populations were characterized by similar T_{sel} means, except for two populations (PM and CK) which were significantly higher. The *A. cozumela* and the *A. deppii* populations were characterized by a similar T_{sel} , which was also similar to most of the *A. maslini* populations.

T_e was significantly different between all study areas ($H = 394.3$, $df = 12$, $p < 0.05$). Populations of *A. angusticeps* inhabit the areas with the highest T_e , without significant differences between them. The *A. rodecki* populations are exposed to low T_e values. T_e significantly differed between *A. maslini* populations. T_e values for *A. cozumela* and *A. deppii* were similar than some *A. maslini* populations (CHA, PM, CK and SK).

We found significant differences in \bar{d}_b across all populations ($H = 74,733$, $df = 12$, $p < 0.05$). The *A. maslini* populations significantly differed from BC and SK. Similar results were observed for *A. rodecki* and for *A. angusticeps* (Table 2).

The environment inhabited by the five studied species significantly differed in \bar{d}_e from each other ($H = 31.138$, $df = 12$, $p < 0.05$). PJ was characterized by the highest \bar{d}_e value, followed by CE and CHE. CZ showed the best thermal quality among all sites, followed by PO, MH and MI. Environments inhabited by *A. maslini* differed significantly from each other. The environments of *A. rodecki* and *A. angusticeps* also showed differences in \bar{d}_e among populations. The environment of *A. deppii* presented less than 3 °C of the \bar{d}_e index.

We identified four groups of populations with similar \bar{d}_e : CZ, PO, MH and MI (≈ 2); CK, BC, PM and IC (≈ 3); SK, CHA, and CHE (≈ 4); CE and PJ (> 5). In the first group, MH had the highest thermal accuracy followed by PO; CZ had the lowest \bar{d}_e index of all populations. In the second group, all populations except BC exhibited low \bar{d}_b indexes; IC had the lowest thermal quality with however the highest precision. The \bar{d}_b of the third group

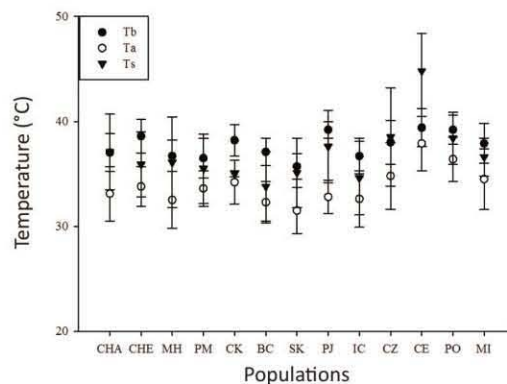


Fig. 5. Mean and standard error of field active body temperature and environmental temperature in the habitat of populations of the *A. cozumela* complex.

increased with $\overline{d_e}$, and in the last group we found the most thermally precise population (PJ) despite having the worst $\overline{d_e}$.

Individuals of the *A. maslini* populations had *E* values ranging from 0.50 in BC to 0.96 in SK; both populations of *A. rodecki* had high *E* indexes (PJ: 0.98 and IC: 0.88). *Aspidoscelis cozumela* had the lowest *E* value in the study. However, both parental species had *E* values below 0.68 (Fig. 6) the lowest values apart from CZ and BC (Table 2).

All populations of *A. rodecki* had high *B-W* values, with indices of thermal stress similar to the three populations of *A. maslini* that inhabit the shore and jungle areas (SK, CHA and CHE). For *A. angusticeps*, CE which inhabits the coastal area had high *B-W*, whereas PO had low *B-W* values. The lowest *B-W* of the study (less than 0.5°C) was observed for *A. cozumela*; *A. deppii* was also characterized by a low *B-W* (Table 2).

DISCUSSION

The parthenogenetic lizards of the *A. cozumela* complex and their parental gonochoristic species are exposed

to high temperatures which provide them the thermal energy for activity (Bowker, 1993). Members of the *A. cozumela* complex and their parental species obtain *T_b* by direct (sun) and indirect basking (substrate contact), and we obtained similar *T_b*s (35.7°C–39.4°C) than a previous study (Woolrich-Piña et al., 2011). Overall high *T_b*s represent their high metabolic requirements (Anderson & Karasov, 1981; 1988; Karasov & Anderson, 1984; Verwaijen & Van Damme, 2007; 2008).

Previous studies showed that environmental temperatures are correlated with *T_b* in *Aspidoscelis* (Vitt et al., 1993; Stevens, 1980; 1982; Paulissen, 1999; Güizado-Rodríguez & Casas-Andreu, 2007; Navarro-García et al., 2008; Woolrich-Piña et al., 2011). We showed that most studied species were affected by *T_s*, likely due to heat conduction from the substrate. However, other studies failed to find relationships between *T_b* and environmental temperatures in *Aspidoscelis* (Casas-Andreu & Gurrola-Hidalgo, 1993; Balderas-Valdivia & Ramírez-Bautista, 2002). The influence of *T_a* and *T_s* could vary among populations. Thermoregulatory strategies as well as thermal habitat resources determine *T_b*, which

Table 2. Mean and standard error of field active body temperature (*T_b*), microhabitat air temperature (*T_a*), microhabitat substrate temperature (*T_s*), operative model temperature (*T_e*) and laboratory selected temperature (*T_{set}*). Interval of the selected temperature between inferior (Inf.) and superior (Sup.) interquartil *T_{set}*. $\overline{d_b}$: Thermal precision; $\overline{d_e}$: quality of the environment; *E*: efficiency Hertz index; *B-W*: Blouin-Demers and Weatherhead effectiveness thermoregulation index; Pop: Population.

Species	Pop	<i>T_b</i>	<i>T_a</i>	<i>T_s</i>	<i>T_e</i>	<i>T_{set}</i>	<i>T_{set}</i>		$\overline{d_b}$	$\overline{d_e}$	<i>E</i>	<i>B-W</i>
							Inf.	Sup.				
<i>A. maslini</i>	CHA n=38	37.0±1.8	33.1±2.6	37.1±3.6	38.3±6.0	35.3±2.2	34	37	0.77	4.13	0.81	3.36
	CHE n=24	38.6±1.6	33.8±1.9	35.9±3.1	39.6±6.6	35.6±2.6	34.2	37.8	1.23	4.51	0.72	3.27
	MH n=48	36.7±1.5	32.5±2.7	36.1±4.3	35.2±4.8	35.1±2.2	34	36.8	0.60	2.58	0.76	1.98
	PM n=18	36.5±1.9	33.6±1.7	35.5±3.3	38.8±5.4	37.3±1.7	36.4	38.8	0.77	3.47	0.77	2.69
	CK n=19	38.2±1.5	34.2±2.1	35.2±0.3	38.9±5.5	36.4±1.8	35	38	0.69	3.27	0.78	2.58
	BC n=39	37.5±1.3	32.0±2.0	33.6±3.3	36.6±5.3	35.0±1.7	34	36	1.71	3.44	0.50	1.73
	SK n=32	35.7±1.2	31.5±2.2	35.1±3.3	38.4±6.3	34.8±3.0	33	36.8	0.14	4.05	0.96	3.92
<i>A. rodecki</i>	PJ n=20	39.2±0.8	32.8±1.6	37.6±3.5	34.9±6.4	38.8±1.6	38	40	0.08	6.01	0.98	5.93
	IC n=25	36.7±1.7	32.6±2.7	34.6±3.5	35.7±6.1	36.2±2.0	35	37.8	0.45	3.94	0.88	3.49
<i>A. cozumela</i>	CZ n=31	38.0±2.1	34.8±3.2	38.5±4.7	38.0±3.4	35.1±2.3	34	37	1.66	2.02	0.17	0.36
<i>A. angusticeps</i>	CE n=12	39.4±1.8	37.9±2.6	44.8±3.6	39.7±6.0	36.6±1.9	36	38	1.80	5.12	0.64	3.32
	PO n=21	39.2±1.4	36.4±2.1	38.4±2.5	39.9±3.8	37.6±1.7	36.5	39	0.66	2.12	0.68	1.46
<i>A. deppii</i>	MI n=25	37.9±1.9	36.6±2.9	34.5±1.8	38.6±5.0	35.7±2.3	34.1	37.6	0.96	2.93	0.66	1.96

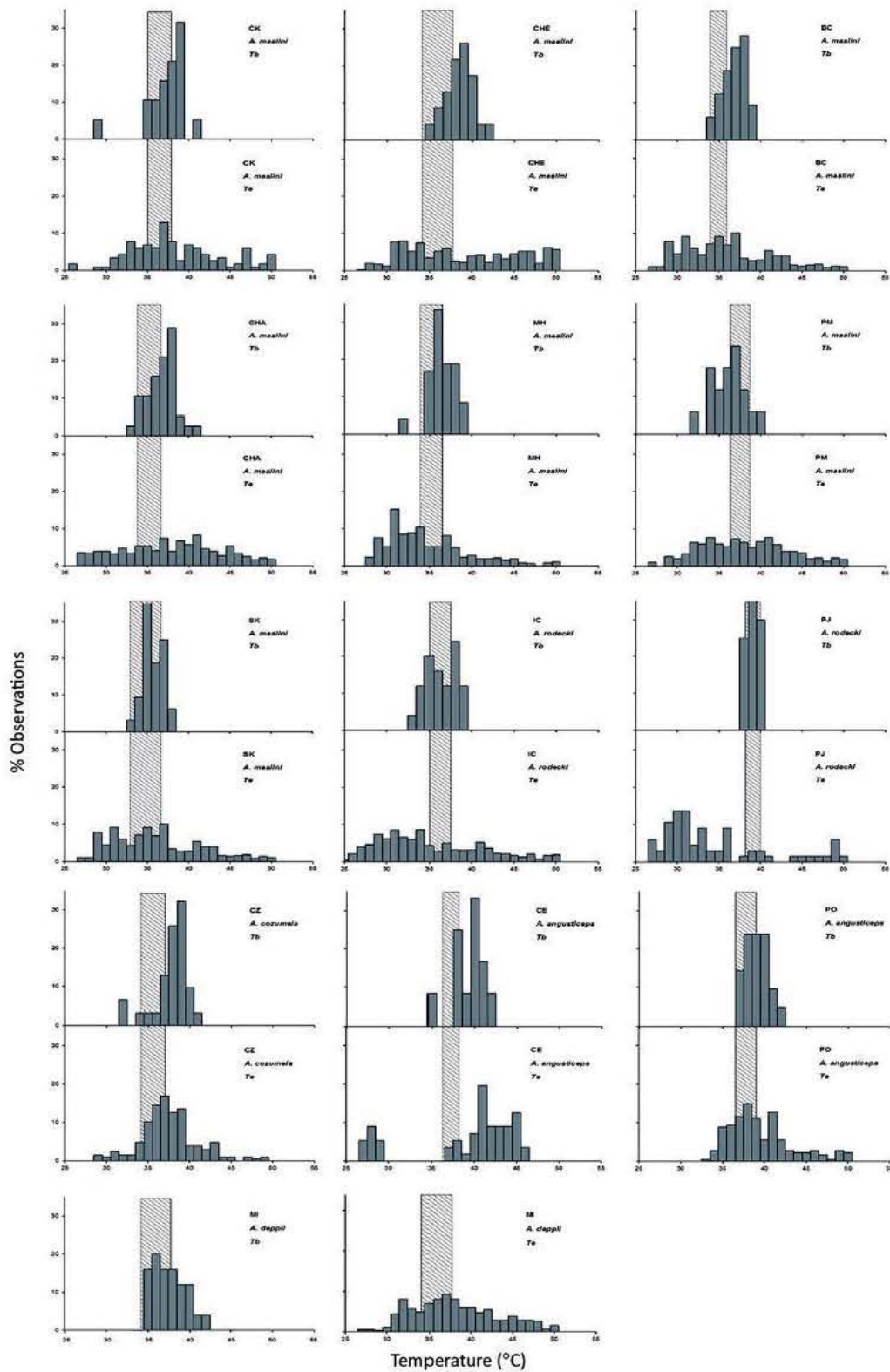


Fig. 6. Distribution of the field T_b and T_e in the microhabitat. The shaded area represents the interval of the selected temperatures T_{set} .

needs to be adequate for physiological processes to ensure population survival.

Lizards should select sites with appropriate thermal quality to avoid high energetic costs (Menezes & Rocha, 2011), and when this is not possible results in thermally stressed populations (Hardie & Hutchings, 2010; Sinervo et al., 2010). Populations of the *A. cozumela* complex and the parental species presented different thermal efficiency indexes, associated with the thermal quality of each area and the lizard's thermoregulatory precision. Some populations of *A. maslini*, *A. rodecki* and *A. angusticeps* are thermally stressed (PJ, CE, CHE, CHA, SK and IC), inhabiting environments with low thermal quality and high *B-W* indices. PJ is the thermally most stressed population of the study ($E=0.98$, $B-W=5.93$), coinciding with the smallest area it inhabits (500 m² surrounded by buildings). However, IC and SK, also inhabiting protected areas, are characterized by low thermal quality.

The rainforest populations of *A. maslini* (CK and CHE) were characterized by the highest T_e and T_b means. T_e means are similar to *A. angusticeps*, suggesting that *A. maslini* may inhabit areas with similar thermal characteristics. In fact, *A. maslini* and *A. angusticeps* occur in sympatry at CHE. Mean temperatures of *A. angusticeps* from CHE ($n=7$, $T_b=39.2^\circ\text{C}$, $T_e=38.6^\circ\text{C}$, $T_{sel}=36^\circ\text{C}$, $\bar{d}_b=2.66$, $\bar{d}_e=4.2$) were similar to CE and PO, and represented the lowest thermal efficiency index of all parental species ($E=0.36$, $B-W=1.54$), indicating a suitable thermal environment. Individuals of *A. maslini* inhabiting the same area were characterized by a high thermal efficiency index ($E=0.72$, $B-W=3.27$) suggesting they require additional effort to thermoregulate.

Lizards of the *A. cozumela* complex depend on an external source of heat, with thermal preferences being conservative traits among parthenogenetic and parental species. *Aspidoscelis maslini*, *A. cozumela* and *A. deppii* showed similar thermal preferences, whereas *A. rodecki* and *A. angusticeps* had higher requirements, consistent with the FNV hypothesis. Although the same parental species hybridize to form a parthenogenetic species, thermal preferences can be based on the maternal or the paternal species. The similarity of thermal preferences between *A. maslini* and *A. cozumela* coincides with their origin from the same hybridization event (*A. cozumela* is suggested to have its origin from *A. maslini*, Manríquez-Morán, 2002). This coincides with previous studies, which report a close relationship between both species at the molecular level (Moritz et al., 1992; Manríquez-Morán, 2002; Hernández-Gallegos et al., 1998; Manríquez-Morán, 1998). These results also agree with previous work on *Aspidoscelis* and *Cnemidophorus* which described thermal conservatism between related species despite inhabiting different geographical areas (Milstead, 1957; Hardy, 1962; Medica, 1967; Pianka, 1970; Schall, 1977; Bowker & Johnson, 1980; Avery, 1982; Stevens, 1982; Winne & Keck, 2004; Menezes & Rocha, 2011). The lizards counteract the adverse thermal conditions by thermoregulatory behaviour and can occupy habitats that the parental species do not inhabit.

The physiological preferences between parental and parthenogenetic species can be reflected in thermal

efficiency as well as in geographical distributions. The similarity in thermal preference between *A. angusticeps* and *A. rodecki* could limit the distribution of parthenogenetic lineages, as populations are only found in northern areas of the Yucatán peninsula. On the other hand, *A. angusticeps* inhabits a wide area where thermal conditions are more optimal (PO: $\bar{d}_e=2.12$) than in coastal areas (CE: $\bar{d}_e=5.12$). The difference in thermal quality is also reflected in *B-W*. Competition for thermal resources and a younger origin (Manríquez-Morán, 2007; Manríquez-Morán & Méndez-de la Cruz, 2012) could determine the distribution of *A. rodecki*.

The *A. cozumela* complex inhabits zones characterized by the influence of hurricanes (Pielke et al., 2003). Hurricanes rearrange the structure of vegetation, and affect many basic processes influencing animal population size and species composition (Waide, 1991). Parthenogenetic species are considered as good colonizers of unstable environments where parental species are unable to survive (Parker, 1979; Lynch, 1984; Paulissen, 1988; Wright & Vitt, 1993). The three species of the *A. cozumela* complex may be considered as a case where hybrid origin benefits survival under adverse environmental conditions. This capability to inhabit different environments could also be explained by the GPG hypothesis and heterosis. Populations of *A. maslini* (CHE and CK) inhabiting similar thermal quality environments than *A. angusticeps* exhibit similar thermal precision and *B-W* indexes. *Aspidoscelis rodecki* is protected by Mexican law and categorized as Near Threatened by the IUCN, and anthropogenic disturbance currently poses a severe threat to *A. rodecki* populations trapped in thermally adverse environments.

To summarize, the similarities in physiological preferences between *A. cozumela* complex lizards and their parental species support conservatism in thermal preferences in accordance with the FNV hypothesis. The parthenogenetic *A. cozumela* complex successfully inhabits a wide range of environmental conditions, occupying areas where the parental species are absent. Hybrid vigour in combination with thermoregulation seems to facilitate survival in otherwise suboptimal environmental conditions.

ACKNOWLEDGEMENTS

Ruben Díaz de la Vega-Casasola, Eric Centenero-Alcalá and Rafael Lara-Resendiz provided field assistance. Thanks to Saul López-Alcaide for help in the statistical analysis. Funding for the field work came from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (scholarship number: 165067) and PAPIIT IN215011. Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, of the Universidad Nacional Autónoma de México. We thank CONANP for allowing fieldwork in natural protected areas and SEMARNAT for the collecting permits. This article is a requirement for obtaining a PhD degree. We also thank the anonymous reviewers of this manuscript, the comments resulted in substantial improvements.

REFERENCES

- Adolph, S.C. (1990). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71, 315–327.
- Anderson, R.A. & Karasov, W.H. (1981). Contrast in energy intake and expenditure in sit and wait and widely foraging lizards. *Oecologia* 49, 67–72.
- Anderson, R.A. & Karasov, W.H. (1988). Energetics of the lizard *Cnemidophorus Tigris* and life history consequences of food-acquisition mode. *Ecological Monographs* 58, 79–110.
- Andrews, R.M. (1998). Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology* 263, 329–334.
- Andrews, R.M., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Rodríguez-Romero, F. (1999). Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 34, 93–100.
- Avery, S.C. (1982). Field studies of body temperatures and thermoregulation. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Gans, C. & Pough, F.H. (eds). Academic press, New York.
- Avise, J.C. (2008). *Clonality: The genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals*. Oxford University Press, New York.
- Balderas-Valdivia, C. & Ramírez-Bautista A. (2002). *Cnemidophorus lineatissimus*. pp. 281–284. In: Noguera, F.A., Vega-Rivera, J.H., García-Aldrete, A. & Quesada-Avedaño, M. (eds.), *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bartholomew, G.A. (1982). Physiological control of temperature. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Gans, C. and Pough, F.H. (eds). Academic press, New York.
- Bell, G. (1982). *The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality*. University of California Press, Berkeley.
- Bergallo, H.G. & Rocha, C.F.D. (1993). Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics in Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 14, 312–315.
- Blouin-Demers, G. & Weatherhead, P.J. (2001). Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82, 3025–3043.
- Blouin-Demers, G. & Nadeau P. (2005). The cost benefit of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86, 560–566.
- Bogert, C.M. (1949). Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3, 195.
- Bowker, R.G. (1993). The thermoregulation of the lizards *Cnemidophorus exsanguis* and *C. velox*: some consequences of high body temperature. In: *Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. Wright, J.W. & Vitt, L.J. (eds). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Bowker, R.G. & Johnson, O.W. (1980). Thermoregulatory precision in three species of whiptail lizards (Lacertilia: Teiidae). *Physiological Zoology* 53, 176–185.
- Bulger, A.J. & Schultz, R.J. (1979). Heterosis and interclonal variation in thermal tolerance in unisexual fishes. *Evolution* 33, 848–859.
- Casas-Andreu, G. & Gurrola-Hidalgo, M.A. (1993). Comparative ecology of two species of *Cnemidophorus* in coastal Jalisco, México. pp. 133–150. In: Wright, J.W. & Vitt L.J. (eds.), *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. The Oklahoma Museum of Natural History, Norma, Oklahoma.
- Dohm, M.R., Garland, T. Jr., Cole, C.J. & Townsend, C. (1998). Physiological variation and allometry in western whiptail lizards (*Cnemidophorus tigris*) from a transect across a persistent hybrid zone. *Copeia* 1998, 1–13.
- Dzialowski, E. (2005). Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30, 317–334.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783–791.
- Fritts, T.H. (1969). The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia* 1969, 519–535.
- Fuentes, E.R. & Jaksic, F.M. (1979). Activity temperatures of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. *Copeia* 1979, 546–548.
- Fujita, M.K. & Moritz, C. (2009). Origin and evolution of parthenogenetic genomes in lizards: current state and future directions. *Cytogenetic and Genome Research* 127, 261–272.
- Güizado-Rodríguez, M.A. & Casas-Andreu, G. (2007). Ecología térmica de *Aspidoscelis lineatissima* (Reptilia: Teiidae) en Chamela, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 15, 31–39.
- Hardie, D.C. & Hutchings, J.A. (2010). Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews* 18, 1–20.
- Hardy, D.F. (1962). Ecology and behavior of the six-lined racerunner, *Cnemidophorus sexlineatus*. *University of Kansas Science Bulletin* 43, 3–73.
- Hernández-Gallegos, O., Manríquez-Morán, N.L., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Cuellar, O. (1998). Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatán Peninsula of México. *Biogeographica* 74, 117–124.
- Hernández-Gallegos, O., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Cuellar, O. (2003). Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from Yucatán Peninsula. *Journal of Herpetology* 37, 527–532.
- Hertz, P.E. (1992). Temperature regulation in Puerto Rican *Anolis* lizards: a field test using null hypotheses. *Ecology* 73, 1405–1417.
- Hertz, P.E., Huey, B.R. & Stevenson, R.D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142, 796–818.
- Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Gans, C. and Pough, F.H. (eds). Academic press, New York.
- Huey, R.B. & Slatkin, M. (1976). Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51, 363–384.
- JMP, Version 10. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989–2007.
- Karasov, W.H. & Anderson, R.A. (1984). Interhabitat differences in energy acquisition and expenditure in a lizard. *Ecology*

- 65, 235–247.
- Kearney, M., Moussalli, A., Strasburg, J., Lindenmayer, D. & Moritz, C. (2003). Geographic parthenogenesis in the Australian arid zone: I. A climatic analysis of the *Heteronotia binoei* complex (Gekkonidae). *Evolutionary Ecology Research* 5, 953–976.
- Kearney, M. & Shine, R. (2004a). Developmental success, stability, and plasticity in closely related parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia*, Gekkonidae). *Evolution* 58, 1560–1572.
- Kearney, M. & Shine, R. (2004b). Morphological and physiological correlates of hybrid parthenogenesis. *The American Naturalist* 164, 803–813.
- Lee, J.C. (1996). *The amphibians and reptiles of the Yucatán peninsula*. Cornell University Press. Ithaca USA. pp 500.
- Leslie, J.F. & Vrijenhoek, R.C. (1977). Genetic analysis of natural populations of *Poeciliopsis monacha*: Allozyme inheritance and pattern of mating. *Journal of Heredity* 68, 301–306.
- Lynch, M. (1984). Destabilizing hybridization, general-purpose genotypes and geographic parthenogenesis. *The Quarterly Review of Biology* 59, 257–290.
- Lynch, M., & Gabriel, W. (1990). Mutation load and the survival of small populations. *Evolution* 44, 1725–1737.
- Maddison W.P. & Maddison D.R. (2009). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*, Version 2.72. (Available at: <http://mesquiteproject.org>)
- Magnusson, W.E. (1993). Body temperatures of the field-active Amazonian savanna lizards. *Journal of Herpetology* 27, 53–58.
- Manríquez-Morán, N.L. (1998). *Origen, histocompatibilidad y ciclo reproductor de la lagartija partenogenética Cnemidophorus cozumela (Reptilia: Teiidae)*. Masters Thesis. México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Manríquez-Morán, N.L. (2002). *Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo Cnemidophorus cozumela (Reptilia: Teiidae)*. PhD thesis. México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Manríquez-Morán, N.L. (2007). Diversidad clonal en los lacertilios unisexuales del género *Aspidoscelis*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 15, 1–12.
- Manríquez-Morán, N.L. & Méndez-de la Cruz, F.R. (2008). Genetic homogeneity between two populations of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis cozumela*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79, 421–426.
- Manríquez-Morán, N.L. & Méndez de la Cruz F.R. (2012). Origin and clonal diversity of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): chromosomal evidence. *Phyllomedusa* 11, 29–35.
- Manríquez-Morán, N.L., Villagrán-Santa Cruz, M. & Méndez-de la Cruz, F.R. (2000). Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology* 34, 634–637.
- Mathies, T. & Andrews, R.M. (1995). Thermal and reproductive ecology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implication for the elevation of viviparity. *Oecologia* 104, 101–111.
- Maynard Smith, J. (1986). *The Problems of Biology*, Oxford University Press.
- McCoy, C.J. & Maslin, T.P. (1962). A review of the lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. *Copeia* 1962, 620–627.
- Medica, P.A. (1967). Food habits, habitat preference, reproduction, and diurnal activity in four sympatric species of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in South Central New Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 66, 251–276.
- Medina, M., Gutiérrez, J., Scolaro, A. & Ibarguengoytia, N. (2009). Thermal responses to environmental constraints in two populations of the oviparous lizard *Liolaemus bibronii* in Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 34, 32–40.
- Menezes, V.A., Rocha, C.F.D. & Dutra, G.F. (2000). Termorregulacao no lagarto partenogenético *Cnemidophorus nativo* (Teiidae) em uma área de restinga do nordeste do Brasil. *Revista de Etologia* 2, 103–109.
- Menezes, V.A. & Rocha, C.F.D. (2011). Thermal ecology of five *Cnemidophorus* species (Squamata: Teiidae) in east coast of Brazil. *Journal of Thermal Biology* 10, 10–16.
- Midford P.E., Garland, T. Jr., Maddison, W.P. (2005). *PDAP package of Mesquite*, PDAP: PDTREE release November 2011. (Available at: <http://mesquiteproject.org>)
- Milstead, W.W. (1957). Observations on the natural history of four species of whiptail lizard, *Cnemidophorus* (Sauria, Teiidae) in Trans-Pecos Texas. *Southwestern Naturalist* 2, 105–121.
- Moritz, C., Wright, J.W., Singh, V. & Brown, W.M. (1992). Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The cozumela species group. *Herpetologica* 48, 417–424.
- Navarro-García, J.C., García, A. & Méndez de la Cruz, F.R. (2008). Estacionalidad, eficiencia termorreguladora de *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: Teiidae) y la calidad térmica del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79, 413–419.
- Pagano, A., Lesbarreres, D., O'Hara, R., Crivelli, A., Veith, M., Lode, T. & Schemeller, D.S. (2008). Geographical and ecological distribution of frog hemiclones suggest occurrence of both “General-Purpose Genotype” and “Frozen Niche Variation” clones. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46, 162–168.
- Parker, E.D. (1979). Phenotypic consequences of parthenogenesis in *Cnemidophorus* lizards. I. Variability in parthenogenetic and sexual populations. *Evolution* 33, 1150–1166.
- Parker, E.D., Walker, J.M. & Paulisson, M.A. (1989). Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. In: *Ecology and Evolution of unisexual vertebrates*. Dawley, R. & Bogart, J.P. (eds.) 72–86. Albany, NY: Bulletin 466, New York State Museum.
- Paulissen, M.A. (1988). Ontogenetic comparison of body temperature selection and thermal tolerance of *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology* 22, 473–476.
- Paulissen, M.A. (1999). Thermal biology of the parthenogenetic whiptail lizards of the *Cnemidophorus laredoensis* complex (Sauria: Teiidae) in southern Texas. *Texas Journal of Science* 51, 37–48.
- Pianka, E.R. (1970). Comparative autecology of the lizard

- Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51, 703–720.
- Pianka, E.R. & Vitt, L.J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley, California.
- Pielke, R.A. Jr. Rubiera, J., Landsea, C., Fernández, M.L. & Klein, R. (2003). Hurricane vulnerability in Latin America and the Caribbean: normalized damage and loss potentials. *Natural Hazards Review* 4, 101–114.
- Reeder, T.W., Cole, C.J. & Dessauer, H.C. (2002). Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and a review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365, 1–61.
- Rocha, C.F.D. & Vrcibradic, D. (1996). Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya agilis* and *Mabuya macrorhyncha*) in a Brazilian restinga habitat. *Australian Journal of Ecology* 21, 110–113.
- Schall, J.J. (1977). Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 33, 261–272.
- Sievert, L.M. & Paulissen, M.A. (1996). Temperature selection and thermoregulatory precision of bisexual and parthenogenetic *Cnemidophorus* lizards from southern Texas, U.S.A. *Journal of Thermal Biology*, 21, 15–20.
- SigmaPlot (Systat Software, San Jose, CA)
- Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., Dela Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Duarte Rocha, C.F., Ibarguengoytia, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J. & Sites, J.W. Jr. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328, 894–899.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (2000). *Biometry*. W.H. Freeman and Company.
- Spinella, D.G. & Vrijenhoek, R.C. (1982). Genetic dissection of clonally inherited genomes of *Poeciliopsis*: II. Investigation of a silent carboxylesterase allele. *Genetics* 100, 279–286.
- Stapley, J. (2006). Individual variation in preferred body temperature covaries with social behaviours and colour in male lizards. *Journal of Thermal Biology* 31, 362–369.
- Stevens, T.P. (1980). Notes on thermoregulation and reproduction in *Cnemidophorus flagellicaudus*. *Journal of Herpetology* 14, 417–418.
- Stevens, T.P. (1982). Body temperatures of montane *Cnemidophorus inornatus* (Reptilia: Teiidae). *Southwestern Naturalist* 27, 232–234.
- Taylor, H.L. & Cooley, C.R. (1995). A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica* 51, 67–76.
- Taylor, H.L., Walker, J.M., Cordes, J.E. & Manning, G.J. (2005). Application of the evolutionary species concept to parthenogenetic entities: Comparison of postformational divergence in two clones of *Aspidoscelis tessellata* and between *Aspidoscelis cozumela* and *Aspidoscelis maslini* (Squamata: Teiidae). *Journal of Herpetology* 39, 266–277.
- Verwajen, D. & Van Damme, R. (2007). Correlated evolution of thermal characteristics and foraging strategy in lacertid lizards. *Journal of Thermal Biology* 32, 388–395.
- Verwajen, D. & Van Damme, R. (2008). Wide home ranges for widely foraging lizards. *Zoology* 111, 37–47.
- Vitt, L.J. (1974). Body temperatures of high latitude reptiles. *Copeia* 1974, 255–256.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. & Durtsche, R.D. (1993). Ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus deppii* on a tropical beach. *Canadian Journal of Zoology* 71, 2391–2400.
- Vrijenhoek, R.C. (1979). Factors affecting clonal diversity and coexistence. *American Zoologist* 19, 787–797.
- Vrijenhoek, R.C. (1984). Ecological differentiation among clones: the frozen niche variation model, pp. 217–231. In: *Population Biology and Evolution*. Wöhrmann, K. & Loeschcke, V. (eds). Springer-Verlag, Heidelberg.
- Waide R.B. (1991). Summary of the Response of Animal Populations to Hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23, 508–512.
- Winne, C.T. & Keck, M.B. (2004). Daily activity patterns of Whiptail Lizards (Squamata: Teiidae: *Aspidoscelis*): a proximate response to environmental conditions or an endogenous rhythm? *Functional Ecology* 18, 314–321.
- Woolrich-Piña G.A., Smith G.R. & Lemos-Espinal J.A. (2011). Body temperatures of two species of *Aspidoscelis* from Zapotitlan Salinas, Puebla, Mexico. *Herpetology Notes* 4, 387–390.
- Wright, J.W. (1993). Evolution of lizards of the genus *Cnemidophorus*. In: *Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. Wright, J.W. & Vitt, L.J. (eds). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Wright, J.W. & Vitt, L.J. (1993). *Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.

Accepted: 20 February 2013

APPENDIX

Appendix 1.

We calibrated the models in laboratory and field conditions. We placed three live lizards and three copper models in a controlled temperature room for three days, taking temperatures every 30 minutes between the active period in the wild (1000–1400 hours). We suspended three 100 W bulbs 50 cm above the substrate to provide a heat source. A fan with constant flow provided cold air (20°C). The voltage of the bulb was varied during the day to produce different heat loads simulating ambient conditions (Hertz, 1992). We found no significant difference between the copper models and live lizards ($t=-0.52$; $df=25$; $p>0.05$). Eighty-five percent of the comparisons between copper model temperatures and lizard T_b differed by less than 1°C. The regression between the T_b of lizards and copper model temperatures was significant ($r^2=85.2$; $n=26$; $p<0.05$). In a second validation experiment, we placed three copper models in the field (BC) with three live lizards at three different environment conditions (sun, middle light and shade). T_b and internal copper model temperature were recorded every 30 minutes during one day (1000–1500 hours). We found no significant difference between T_b and copper model temperatures ($t=1.63$; $df=19$;

$p > 0.05$), but the regression was significant ($r^2 = 90.83$; $n = 20$; $p < 0.05$). Based on the laboratory and field tests, we concluded that the models are a sufficient mimic of the thermal responses of restrained lizards under simulated and field conditions (Dzialowski, 2005).

Appendix 2.

Lizards were exposed to a thermal gradient (25°C to 50°C), within a polycarbonate box (1 m wide x 1.5 m long x 40 cm high). We placed six 150W light bulbs at 50 cm height above one of the gradient ends and two 150 W light bulbs in the middle of the gradient at a height of 70 cm. The other end was left without a heat source in order to generate the thermal gradient. We placed beach sand in the thermal gradient as a substrate, in addition to palm leaves as a shelter, mealworms to induce forage activity of the lizards (we fed the lizards before the test) and small containers with water. This experimental setup simulated the lizards' natural environment, decreasing the stress provoked by the enclosure and allowing them to thermoregulate. Lizards were given one hour to become acclimatized and were captured hourly to measure T_{sel} . This experiment was carried out during the activity period observed in the field (1000 to 1700 hours). We completed all laboratory tests within one or two days after capture (Hertz et al., 1993; Mathies & Andrews, 1995; Stapley, 2006). We obtained the selected temperature intervals (T_{set}) by calculating the interquartile range of all the data of each population.

Appendix 3.

If T_b or $T_e < T_{sel}$, then $db = T_b - T_{sel}^{(low\ limit)}$ and $de = T_e - T_{sel}^{(low\ limit)}$. However, if T_b or $T_e > T_{sel}$, then $db = T_b - T_{sel}^{(high\ limit)}$ and $de = T_e - T_{sel}^{(high\ limit)}$, respectively. When T_b or T_e values were in the 50% of the T_{sel} central interval, then db and de equalled zero. We calculated the mean of all the differences in order to obtain \bar{d}_b and \bar{d}_e . Values of \bar{d}_b and \bar{d}_e equal or close to zero indicate that environments are thermally ideal, while values higher than zero indicating low thermal accuracy and quality. We therefore calculated thermoregulatory efficiency (E) using the equation $E = 1 - (\bar{d}_b / \bar{d}_e)$. The thermal efficiency index ranges from one to zero. A value close to unity means the individuals within the population are active thermoregulators. Therefore, available environmental temperatures do not meet their thermal preferences, resulting in thermal stress. An E index equal or close to zero indicates that the organisms do not require an extra effort to reach their ideal temperature, because thermal quality of the habitat is favourable and satisfies the thermal preference of the lizard (Hertz et al., 1993).

The Blouin-Demers and Weatherhead (2001) index ($B-W$) is defined as the difference between \bar{d}_b and \bar{d}_e to quantify the degree of departure from perfect thermo-conformity. A negative value represents the avoidance of thermally favourable habitats, zero represents perfect thermo-conformity, and a positive value represents animals which thermoregulate.

CAPÍTULO II

Does ecological niche conservatism explains diversification
of parthenogenetic species? the study case of *Aspidoscelis*
cozumela complex.

(Artículo enviado a la revista Zoological Science)

Does ecological niche conservatism explains diversification of parthenogenetic species? A case study of the *Aspidoscelis cozumela* complex

Díaz de la Vega-Pérez Aníbal H.^{1,4*} Téllez-Valdés Oswaldo², Martínez-Méndez Norberto³
and Méndez-de la Cruz Fausto R.⁴

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, México, D. F. México.

²Laboratorio de Recursos Naturales, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

³Maestría en Biociencias, Laboratorio de Ictiología y Limnología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, C.P. 11340, México, D. F.

⁴Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, México, D. F. México.

*anibal.helios@gmail.com

ABSTRACT

Species' geographic distributions are influenced by ecological, evolutionary and physiological factors, as well as by the species' vagility and reproductive mode. In general, the ecological requirements of closely related lineages are similar; therefore, distantly related lineages are likely to present different ecological and physiological requirements. Parthenogenetic species which originated by hybridization are generally considered as colonizing species that invade disturbed and isolated environments. The *Aspidoscelis cozumela* complex consists of three species (*A. cozumela*, *A. maslini* and *A. rodecki*) generated by two independent hybridization events between the same parental species and one post-formational cladogenesis event. We determined that these three parthenogenetic species share similar but not identical ecological niches. *A. maslini* presents the widest ecological niche, encompassing those of *A. cozumela* and *A. rodecki*. These last species are not ecologically equivalent, but rather ecologically divergent lineages. These results suggest ecological niche conservatism between *A. maslini* and *A. cozumela* and support

affinity between them. The parthenogenetic lizards have to be concerned and establish protection laws.

Key words: Ecological niche, conservatism, parthenogenesis, distribution, conservation.

INTRODUCTION

Ecological, evolutionary and physiological requirements are some factors that determine the geographic distribution of the species, because the organisms are exposed to the environmental factors (Brown, 1995; Holt, 2003). In particular, physiological environmental tolerance is correlated with a species' distribution (Soberón, 2007; Costa and Schlupp, 2010). According to Soberón and Peterson (2005), a species' ecological niche is determined by abiotic conditions, biotic interactions and the species' dispersal capability. Moreover, historical factors and the species' evolutionary adaptability to new environmental conditions also should influence its geographic distribution (Soberón and Peterson, 2005; Wiens and Graham, 2005). Biotic interactions such as parasite/host relationship, the origin of a species (e.g. hybridization) and the species' reproductive mode influence the distribution range and the ecological niche (Vrijenhoek, 1979; 1984; Costa and Schlupp, 2010). For example, gonochoristic species need two individuals (male and female) to reproduce and establish a new population. The same statement applies for hybridogenetic and gynogenetic species that are sperm-dependent unisexual organisms (parental sperm). In contrast, single females of parthenogenetic species can colonize new territories or found populations (Cuellar, 1977; Moore, 1984; Soumalainen et al., 1987; Kawecki, 1988; Avise, 2008), as all females are reproductively independent organisms in these species. Parthenogenetic species often successfully occupy disturbed, marginal and ecotonal areas where gonochoristic species are less competitive (Cuellar, 1979; Kearney et al., 2003). Also Vandel (1928) described the habitats of parthenogenetic organisms as isolated places (insular) and new-formed. These characteristics could be adequate to promote the establishment of parthenogenetic organisms, considering that avoiding the competition with their parental species, after the origin of clonal organisms, is one of the premises for the establishment of this reproductive mode. Although parthenogenetic organisms do not exclusively inhabit disturbed places, their greater ability to colonize

diverse habitats and environments allows them to take advantage of even those that are harsh (Cuellar, 1994).

Recently diverged taxa could be ecologically different, supporting the idea that they are separately evolved lineages. However, the evidence supporting the conservatism of ecological niche characteristics across evolutionary time suggests that species often evolve in allopatry under similar ecological conditions via range expansion (Price, 2008; Wooten and Gibbs, 2011). In accordance with this proposed mechanism, closely related species often share ecological requirements. In fact, some sister groups of species exhibit conservatism of their ecological niche through millions of years, indicating that the speciation process occurred on geographic scales, not at the ecological level (Peterson et al., 1999). In the case of hybrid origin species (that is the case of most parthenogenetic species) arising from the same parental species each hybridization event could generate species with particular capabilities or physiological requirements (Vrijenhoek, 1989; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013) as well as a different ecological niche.

Ecological niche modeling generates spatial predictions of a species' suitable habitat, based on environmental data and information on occurrence locations (Soberón and Peterson, 2005; Rissler and Apodaca, 2007; Soberón, 2007; Costa and Schlupp, 2010). Also, this tool has been used to identify potential distribution areas (Soberón and Peterson, 2005), to establish relationships between species (Kumar and Stohlgren, 2009), find unknown species or populations, and determine the ecological niche conservatism (or divergence) among related species (Peterson et al., 1999; Graham et al., 2004; Raxworthy et al., 2007).

We used ecological niche modeling to determine the similarity of the ecological niche and probable distribution areas of three parthenogenetic lizards belonging to the *Aspidoscelis cozumela* complex. The genus *Aspidoscelis* presents the highest number of parthenogenetic species in reptiles, and three of them belong to *A. cozumela* complex that inhabits the Yucatan Peninsula (Wright and Lowe, 1968; Maslin, 1971; Moritz et al., 1992). Two independent hybridization events between different populations of *A. angusticeps* (maternal species) and *A. deppii* (parental species belongs to different groups) gave rise to *A. maslini* and *A. rodecki* (Fritts, 1969; Moritz et al., 1992). Later, *A. cozumela* arose from an *A. maslini* female and differs in karyotype from its ancestor (Manríquez-Morán et al.,

2000). Taylor and Cooley (1995) proposed the separation of *A. cozumela*, the third parthenogenetic species for this complex, based on morphological variation. Cytological, morphological, and coloration differences, as well as geographical isolation, support the separation of these species (McCoy and Maslin, 1962; Fritts, 1969; Moritz et al., 1992; Hernández-Gallegos et al., 1998; Manríquez-Morán et al., 2000; Taylor et al., 2005; Manríquez-Morán and Méndez-de la Cruz, 2008). The species of the *A. cozumela* complex came from two different lineages and are exposed to post-formational mutations that resulted in cladogenesis. However, they could present similar ecological niches because they have similar origin, share the same parental species and are genetically close to each other, showing low interspecific genetic variation (Moritz et al., 1992; Manríquez-Morán et al., 2000; Manríquez-Morán, 2002; Hernández-Gallegos et al., 2003). Also, *A. cozumela* originated from *A. maslini* (Moritz et al., 1992; Manríquez-Morán et al., 2000; Manríquez-Morán, 2002; Hernández-Gallegos et al., 2003) which suggests that its ecological niche should be conserved.

The species of the *A. cozumela* complex inhabit principally on beaches (sand dunes with halophyte vegetation) and some subdeciduous rainforest on the Yucatan Peninsula (Cuellar, 1994; Lee, 1996). The distribution of this complex is associated to one of the main touristic centers of Mexico on the Caribbean shoreline. Although this area represents one of the largest tourism incomes for the country, development for tourism unfortunately generates deleterious processes such as changing natural ecosystems, diminishing resources and provoking ecological disturbances (Cordoba-Ordoñez and García-de Fuentes, 2003). The construction of infrastructure on the sand dunes and the eradication of the halophyte vegetation modify the natural characteristics, which are indispensable for thermoregulation, refuge, feeding and oviposition (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Hernández-Gallegos, 2004; Lee, 1996) of parthenogenetic lizards and other organisms that inhabit those areas. Most populations of the *A. cozumela* complex inhabit disturbed sites, and we have witnessed their abundance decline during the last 15 years (Méndez-de la Cruz and Díaz de la Vega-Pérez, unpublished data). *A. cozumela* and *A. rodecki* are endemic to Mexico and most of the current distribution of *A. maslini* occurs in this country; however, only *A. rodecki* is protected by Mexican law. Knowledge of the *A.*

cozumela complex's distribution is important to determine the populations' status and risk of extinction.

Ectotherms are good models to determine the impact of environment and geography on lineage formation (or differentiation), because of their strong responses to environmental factors (Pyron and Burbrink, 2009). In this study we 1) determined if there exists ecological niche conservatism (or divergence) among the parthenogenetic species using predicted habitat suitability as a proxy for ecological niche, 2) identified potential distribution areas of the *A. cozumela* complex species and 3) proposed the appropriate protection status for the three currently established species based on distribution areas. This knowledge will give us an opportunity to try to decrease the pressure exerted on these unique organisms by anthropogenic and natural coastline modification.

MATERIALS AND METHODS

Occurrence data

We constructed a database including 184 single species-locality records (longitude, latitude and elevation) to generate models. This records were gathered from scientific collections (Colección Nacional de Herpetología UNAM, Museo de Zoología “Alfonzo Herrera” UNAM and Museo de Zoología de El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal), websites of geographic records (HerpNet: www.herpnet.org; GBIF: www.gbif.org), specialized publications (Manríquez-Morán, 2002; Hernandez-Gallegos, 2004; Lee, 1996; Calderón-Mandujano et al., 2008), and mainly from geographic references of field capture locations. We used these records to generate ecological niche models for each species.

Environmental variables and niche modeling

The digital bioclimatic layers were interpolated from the monthly mean values of 6200 meteorological stations from South USA, all of Mexico and Northern Central America to a spatial resolution of 1 km² (Téllez-Valdés et al., 2011). Since some of the distributional areas were restricted, we decided to use higher spatial resolution layers and these were downscaled to a 1 ha (90 x 90 m) using the program ANUCLIM 5.1 (Houlder et al., 1999). Bioclimatic profiles for each one of the localities where each one of the species was recorded were generated using BIOCLIM 5.1 (Nix, 1986 in Villaseñor and Téllez-Valdés,

2004). The profiles included 19 bioclimatic and four topographic parameters (Nix, 1986; Téllez-Valdés et al., 2011; Villaseñor and Téllez-Valdés, 2004), and were used to build a matrix up. The matrix was processed to conduct a principal component analysis (PCA) to reduce the universe of explanatory variables and identify those that explain higher values of variance and select in consequence those with higher percentage of importance. We selected the variables from two sources, first from the PCA those from the first three axes to determine their importance for the species; and second, from a jackknife analysis of each species' model provided by Maxent 3.3.3.e (Phillips et al., 2006), because this program also helps to determine the influence of each variable on the species distribution (Benito and Peñas, 2007; Rissler and Apodaca, 2007; Kamilar and Muldoon, 2010). We carried out a correlation test using the program ENMTools 1.3 before construction of the ecological niche models to determine multicollinearity ($r > 0.75$) among the 23 variables to avoid upper adjustment of the model, reduce redundant information and avoid produce inaccurate results in the ecological niche models (ENM). Only one variable from the sets of highly correlated variables was included in the model, based on the biological relevance of the species distribution and higher percentage of importance according the PCA (Kumar and Stohlgren 2009; Costa and Schlupp 2010; Debandi, et al. 2012). At the end we developed the ENM with the same selected climatic and topographic variables for the three species.

The ecological niche models of the *A. cozumela* complex were generated with Maxent 3.3.3.e (Phillips et al., 2006). This algorithm combines presence points and digital layers and calculates the environmental niche of the species by looking for the probability distribution based on maximum entropy (Phillips et al., 2004; Rissler and Apodaca, 2007). Since all of the species are restricted to the Yucatan Peninsula, we used an environmental background (M) according to the proposal of the BAM diagram of Soberón and Peterson (2005) restricted to this area. To generate models, we used the default settings of Maxent and held back 25% of the data to test the model. We used the same climatic and topographic variables to generate 100 bootstrapped models for each species with random seed (permitting the initial conditions to change for each run). After generating these models, we selected the consensus niche model (provided by Maxent) of each one of the species of the *A. cozumela* complex. The consensus niche models were projected in

ArcView 3.3 to create a binary predicted model. The overlap of suitable predicted areas was calculated between species by counting the number of 1 Ha cells predicted as suitable for both lineages (Pyron and Burbrink, 2009).

Model evaluation

We used the receiver operating characteristics (ROC) plot and AUC (area under the curve, training and test) as methods to evaluate the model performance; both of them are provided by Maxent program (Fielding and Bell, 1997, Kumar and Stohlgren, 2009). The ROC plot used sensitivity values and the AUC calculates a value usually ranging from 0.5 (values below this range indicating a model that is worse than random) to 1.0 (perfect prediction, considering the lack of real absences the value only get close to 1.0) indicating the model's overall performance (Engler et al., 2004; Hernandez et al., 2006; Kumar and Stohlgren, 2009). Also, we used the partial ROC analysis that is a threshold-independent measure of the model quality compared to null expectations, to test the ecological niche models (Nayarani-Barve 2008; Peterson et al., 2008; Saupé et al., 2011). The validation of the model was based on the “training” and “test” set of data (25%). Following the recommendations of Pearson et al. (2007), we did not use a threshold and considered all the predicted sites as suitable environmental conditions. We evaluate the model by corroborating the presence of the species in most of the higher predicted areas.

Similarity of ecological niches

We used the ENMTools 1.3 program (Warren et al., 2008, 2010) to determine the similarity between the niches of *A. cozumela* complex lizards. This program determines two niche similarity measures, Schoener's *D* and *I* (Warren et al., 2008). We determined the empirically observed niche overlap values *I* and *D* with the overlap test. These observed values were compared with the values generated by the pseudoreplicated data sets from the identity test and for the background test.

We performed the identity test to determine whether the ENM generated from the three species of *A. cozumela* complex were identical. We generated 100 pseudoreplicate data sets with Maxent and used the produced ENM to calculate the niche similarity indexes *I* and *D* with ENMTools. According to Warren et al. (2010), this test statistic ranges from 0

(when the environmental predicted areas do not overlap) to 1 (when all estimated areas are equally suitable for both species). The hypothesis of niche identity is rejected when the empirically observed value is significantly lower than the expected values from the pseudoreplicated data set (Warren et al., 2010; Debandi et al., 2012).

Also, we developed the background test to determine if the ENMs from two allopatric species are more different than would be expected by chance, given the environmental differences between regions in which they occur, based on their geographic distribution area. The test generates a null distribution for the ENM difference expected between one population and occurrence points placed at random within the range of another population (Warren et al., 2010). We determined the background area based on the consensus ENM (developed for 100 bootstrap replicates) built by Maxent using the most important and uncorrelated variables for each species (the same 12 variables for all three species). We used the ENM of each species as a mask to perform the background test, because the models were congruent with the known distribution area and we were sure of capture locations. Finally, we calculated the 0.01 percentile from the *I* and *D* indexes (Warren et al., 2008) from the null distribution to compare with the *I* and *D* indexes from the actual data for each species (overlap test).

Measure of species range and protection status

We used the Conservation Assessment Tools program, designed to produce rapid conservation assessments based on IUCN Categories and Criteria (Moat, 2007) in ArcView 3.3. We calculated the area of occupancy (AOO). The AOO script places a square cell around each recorded observation or collection point; in the case of adjacent points, the script does not overlap the cells. The AOO is the sum area of all cells in which organisms are present within the distribution area. We determined the cell size of each species based on local observations of each population, we walk around to the area and along the coast to determine the absence of the inhabit characteristics and/or lizards. We used for *A. maslini* 3 km x 3 km, *A. cozumela* 1 km x 1 km and *A. rodecki* 0.5 km x 0.5 km cell size. According to the calculated distribution area for each species, we determined the category of protection status that they should present.

RESULTS

According to the PCA, jackknife test, the correlation test and the biological relevance for the species distribution we selected the same 10 climatic and two topographic variables for the three species (Table 1). The consensus ENM after 100 bootstrap and the data points we used for each species of the *A. cozumela* complex are shown in Figure 1, all the niche models showed high success rates of sensitivity and specificity (AUC/ROC > 98) and also closely matched the known species distributions. Six variables were especially important for the ENM of the three species: elevation, Bio 8, Bio 9, Bio 5, Bio19 and slope. Although the remaining six variables contributed to the ENM of one or two species (Fig 2), they were less important. The PCA showed that the first component is mainly related to climate variables, while the second axis is related to topographic and some climatic variables (Table 2). The first component explained 57.9 % of the variance and the second 19.7 % adding up to 77.6% in total; it is evident that *A. rodecki* and *A. cozumela* form separate groups, while *A. maslini* shows a wide distribution of points along the plot of the two PC axes (Fig 3). The variables with the highest gain, based on the jackknife test, for *A. maslini* were elevation, Bio13, Bio9, slope and Bio3; for *A. rodecki* elevation, Bio8, Bio18, Bio19 and slope, and for *A. cozumela* elevation, Bio19, Bio7, Bio5 and Bio3. All the results of the partial ROC were higher than 1.90 for all three species, suggesting high model fidelity and predictability (Nayarani-Barve 2008; Peterson et al., 2008; Saupe et al., 2011).

The ENM for *A. cozumela* predicted more than 500 km² of potentially suitable habitat occupying most of Cozumel Island and adjacent continental shoreline. *A. rodecki* presented the most reduced potential distribution area of the three species. Its potential distribution covered approximately 300 km² of the most tourist-dominated shoreline on the northeast coast of the Yucatan Peninsula. This potential distribution was similar to the known distribution of *A. rodecki* (40km at north and 30km at south of Puerto Juarez following the shoreline). The ENM for *A. maslini* showed the widest probable distribution area (7500 km²), occupying the Caribbean coastline, some areas in the forests of Quintana Roo and Campeche, and also in the southernmost part of the coast of the Gulf of Mexico (Table 3). The overlap of predicted suitable area among the three species according to the ENM, showed that *A. maslini* could inhabit almost all the potential distribution area of *A. cozumela* (99.8%). *A. rodecki* presented a narrow distribution, and *A. maslini* could inhabit

80% of its potential distribution area. In contrast, *A. cozumela* and *A. rodecki* share less than 2% of their potential distribution areas between them (Table 3).

The *I* and *D* indexes from the overlap test are less than 0.35, suggesting that the geographical overlap among species is low (Table 4). The identity test between the ENM's (built with the presence data "observed") of species pairs was lower in all cases than expected from the null hypothesis of niche equivalency (expected). This suggests a lack of equivalency between the species and therefore ecological niche divergence (Table 5). The background test showed that observed values of *I* and *D* between *A. maslini* vs *A. cozumela* and *A. maslini* vs *A. rodecki* were higher than the null distribution. This is indicative of niche conservatism between these pair of species; however, the interaction between *A. cozumela* vs *A. rodecki* presented lower observed values of *I* and *D*, suggesting niche divergence (Figure 4 and Table 6).

Based on the ENM's, we visited most of the areas with high distribution probability. We found new records of *A. maslini* in Sian Ka'an Biosphere Reserve, more than 25 km inland from the coast, between Punta Mosquitero and Punta Herrero. We also found lizards on Tchal Island (Bahia Espiritu Santo). On the coast of the Gulf of Mexico (Campeche) we identified a population that was not found 15 years ago on Isla del Carmen. Also, we corroborated four diminishing populations of *A. maslini* because disturbance of environmental conditions by human activities or natural process. These disturbances occurred in Puerto Morelos (hotel construction), Mahahual (hurricane effects) and Chetumal (mine construction materials and garbage dump) in Quintana Roo, and Champoton (hotel construction) in Campeche (Fig 5).

Most of the *A. rodecki* populations also show human disturbances. We visited Puerto Juarez (2008), a location that was the most abundant population previously reported (Manríquez-Morán, 2002; Hernandez-Gallegos et al., 1998; Hernandez-Gallegos et al., 2003; Hernandez-Gallegos, 2004). During three days of intensive field work, we found 25 lizards inhabiting a disturbed area around the harbor and hotels (approximately 1600 m²). Two years later, during 2010, this population was almost extinct. We found only three individuals during 30 days of field work, likely because of reduction of the distribution area (400m²) and the eradication of halophyte vegetation. We did not find lizards inhabiting the type population in Isla Mujeres (this was previously suggested by Manríquez

-Morán and Méndez-de la Cruz, 2012) nor on the coast of Punta Nizuc, nor between that locality and Puerto Juarez. For that reason, Isla Contoy probably is the only place for the last population of *A. rodecki*, perhaps in addition to some beach areas near Punta Sam 10 km north of Puerto Juarez. The populations of *A. cozumela* inhabit exclusively Isla Cozumel, the distribution of this species may extend around the beaches and into some areas in the middle of the island. We founded lizards on Mezcalitos Beach, in the city garbage dump, in the San Gervasio Mayan ruins and on the east coast beaches. However, we did not find lizards or a suitable habitat for them in the town of San Miguel (Fig 5). We calculated the AOO of each species according to direct field observations (Kumar and Stohlgren, 2009). This indicated that *A. maslini* and *A. cozumela* should be included in the list of protected Mexican species (NOM 059-SEMARNAT), based on the calculated distribution area of the known populations (Table 7), according to the categories of the Mexican laws (MER).

DISCUSSION

Parthenogenetic organisms formed by a hybridization event could receive some ecological and biological benefits from their clonal reproduction and hybrid origin, possibly including hybrid vigor (Cullum, 1997; Vrijenhoek and Parker, in Schön. et al., 2009). Vrijenhoek (1979, 1984) proposed that long-term success of clonal populations is based on recruiting new clones with genetic variability; such novel clones may also present higher growth rates, fecundity, physiological characteristics and fitness (Bulger and Schultz, 1979;1982; Vrijenhoek, 1989; Cullum, 1997; Hernández-Gallegos, 2004). However, in some cases the parental genomes in hybrid-origin parthenogenetic species could be incompatible, limiting physiological processes (Rand et al., 2004). Also, constant environmental change could be a disadvantage due to the low genetic variability of clonal organisms (Avisé, 2008). According to our results, the species of the *A. cozumela* complex support the benefits of parthenogenetic organisms similarly with previously reported works (Cuellar, 1994; Kearney et al., 2003; Fujita and Moritz, 2009). These species inhabit all eastern and some western islands of the Yucatan Peninsula coast in Mexico, and they typically persist in naturally unstable environments stricken by hurricanes, which the parental species do not inhabit. For that reason, species of the *A. cozumela* complex could be classified as

colonizing species with greater ability to inhabit changing environments (Cuellar, 1993; Cuellar, 1994; Cullum, 1997; Vrijenhoek, 1989; Wright and Lowe, 1968). For example *A. maslini* presented more successful characteristics of parthenogenetic species, because it has the widest distribution and inhabits the greatest range of environments, including those that are thermally adverse and also those that the parental species inhabit (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013).

The *A. cozumela* complex lizards have a hybrid origin, share the same parental species and are similar in morphology, thermal preferences, reproduction and some life history characteristics (Hernández-Gallegos, 2004; Hernández-Gallegos et al., 1998; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Manríquez-Morán et al., 2000; Manríquez-Morán and Méndez-de la Cruz., 2008). For those reasons, they are expected to share some ecological niche traits; however, we have determined that none of their populations are sympatric. It is probable the unisexual species having the same ecological requirements avoid competition for resources and by maintaining geographic isolation.

Aspidoscelis cozumela originated from a female *A. maslini* (Manríquez-Moran et al., 2000), so we would expect the biological and ecological aspects of their niches to be similar. According to our results, the habitat of these two species share similar environmental characteristics, and the two species could even live in sympatry; however, we found no evidence of this. *A. maslini* inhabits a wider range of environmental conditions, which includes the environmental conditions that *A. cozumela* occupies; therefore the fundamental niche of *A. maslini* includes that of *A. cozumela*. This evidence supports the hypothesis that closely related species (in this case parthenogenetic species) separated by cladogenesis, show similar physiological and ecological characteristics and thus ecological niche conservatism. We observed similar results in the ecological niche comparison of *A. rodecki* and *A. maslini*. It appears that the ecological niche of *A. maslini* also includes the reduced ecological niche of *A. rodecki*. In contrast, the most genetically separately lineages (*A. cozumela* and *A. rodecki*) present ecological niche divergence, indicating that the species are ecologically distinct. These results also indicate that *A. cozumela* and *A. rodecki* are distinct clonal lineages, as was shown previously by morphological, genetic and physiological studies (Manríquez-Morán and Méndez-de la Cruz., 2008; Hernández-Gallegos et al., 1998; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013). The

capability of *A. maslini* to inhabit a broad range of environmental conditions is reflected in its wider geographical distribution, which also helps to explain its ecological niche conservatism with *A. cozumela* and *A. rodecki*.

These results indicate that, although two lineages share the same parental species, the third species arisen from one of them and present the same mode of reproduction, their ecological niches are not completely identical. However, two species from two independent hybridization events between the same parental species require established genetic or morphological differences to present ecological niche divergence (*A. cozumela* vs *A. rodecki*). Such hybridization events also could produce different hybrids with different physiological requirements and ecological niches. These resulting differences in distribution and physiological performance mean that, "some genomes could produce better hybrid combinations than others" (Vrijenhoek, 1989). Nevertheless, this hypothesis needs to be explicitly tested with physiological performance comparisons. The implications of ecological niche conservatism of different lineages with similar origins support the conservatism of environmental and physiological requirements. This should promote interspecific competition among clonal and/or parental species; however, due to their ability to inhabit adverse environmental areas and colonize new environments, the unisexual species can avoid this strong competition. None of the *A. cozumela* complex species are widely distributed in comparison to parental species, nevertheless the clonal species inhabit successfully isolated areas where the gonochoristic species cannot inhabit. ENM's have proven to be a useful tool to identify potential distribution areas; in the case of the ENM of *A. maslini*, we corroborate the prediction areas with high probability. We found new distribution areas, including more than 50 km of continental distribution and a third island inhabited by *A. maslini*. The distribution area we calculated for *A. rodecki* is the narrowest within the *A. cozumela* complex, encompassing less than 0.5% of the total surface of Mexico. We consider that is a good estimate of this species' actual distribution; however, this percentage could be lower because ENM's work with bioclimatic and topographic variables, and do not consider the rapid pace of habitat disturbance by human activity. The calculated AOO supports the inclusion of *A. maslini* and *A. cozumela* on the protected species list of Mexico (NOM 059-SEMARNAT), based on their limited distributions. Also, the absence of genetic recombination causes each population of clonal

organisms to present unique and specific characteristics, including their coloration, physiological requirements, genetic and life history characteristics, etc. (Elizalde-Rocha et al., 2008; McCoy and Maslin, 1962; Moritz et al., 1992; Taylor and Cooley, 1995). For that reason, the conservation of all populations of the *A. cozumela* complex species is necessary and ecologically indispensable to understand their evolution (cladogenesis, physiological requirements, performance). The conversion of beach dunes into developed land and touristic beaches, with the consequent eradication of the halophyte vegetation, is one of the main threats for the survival of the *A. cozumela* species complex. These parthenoforms mainly inhabit the shoreline on the most important incoming tourism area of Mexico, and development for this purpose contributes to the eradication of the local flora and fauna. The inclusion of the *A. cozumela* and *A. maslini* in the protected Mexican species list will provide an opportunity to limit the damaging process of coastline modification. Limits are necessary because these singular organisms are currently exposed to serious ecological disturbance.

In summary, we found that both conservatism and divergence of ecological niche are present in the parthenogenetic *A. cozumela* complex. Ecological niche conservatism occurs among the closest species (*A. maslini* and *A. cozumela*), which require similar environmental characteristics. As expected, the most genetically distant species presented divergent ecological niches (*A. cozumela* and *A. rodecki*). Some of the ecological niche conservatism between the two different lineages (*A. maslini* and *A. rodecki*) could be influenced by the wide capability of *A. maslini* to inhabit different environments, as well as the fact that these lineages share the same parental species. The absence of sympatry could result from avoidance of competition among unisexual species and the better performance of *A. maslini* in many environments (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013). The organisms of the *A. cozumela* complex are colonizers and successfully inhabit changing environments. We confirm expansion of range distribution and the third inhabit island of *A. maslini*, according to the ENM's results. However, many populations of the *A. cozumela* complex are in danger of extinction, especially the very restricted populations of the endemic *A. rodecki*. Therefore, inclusion and classification of *A. maslini* and *A. cozumela* in the list of species with protected status is urgently necessary.

ACKNOWLEDGEMENTS

Rubén Díaz de la Vega-Casasola, Víctor Jiménez-Arcos, Eric Centenero-Alcalá and Rafael Lara-Resendiz provided field assistance. Norma Manríquez-Morán, José Cedeño-Vázquez and Elizabeth Bastiaans for review the manuscript. Funding for the field work came from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (scholarship number: 165067) and PAPIIT IN215011. Also to PAPIIT IN216912 for updating climatic layers applied in this project. Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, of the Universidad Nacional Autónoma de México. CONANP for allowing fieldwork in natural protected areas and SEMARNAT for the collecting permits.

REFERENCES

- Awise JC (2008) Clonality: The genetics, ecology, and evolution of Sexual abstinence in vertebrate animals. Oxford University Press. USA. pp 236
- Benito de Pando B, Peñas de Giles J (2007) Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus* 7:100-119
- Brown JH (1995) Macroecology. The university of Chicago Press, Chicago. pp 284
- Bulger AJ, Schultz RJ (1979) Heterosis and interclonal variation in thermal tolerance in unisexual fish. *Evolution* 33:848-859
- Bulger AJ, Schultz RJ (1982) Origins of thermal adaptation in northern vs southern populations of a unisexual hybrid fish. *Evolution* 36:1041-1050
- Calderón-Mandujano R, Bahena-Basave H, Calmé S (2008) Anfibios y reptiles de la reserva de Sian Ka'an y zonas aledañas. México. CONABIO. pp 110
- Capurro L, Eúan J, Herrera J (2002) Manejo sustentable del ecosistema de Yucatán. *Avance y perspectivas* 21:195-204
- Córdoba-Ordoñez J, García-de Fuentes A (2003) Turismo, globalización y medio ambiente en el caribe mexicano. *Investigaciones geográficas UNAM* 52:117-136
- Costa GC, Schlupp I (2010) Biogeography of the Amazon molly: ecological niche and range limits of an asexual hybrid species. *J Evol Biol* 25:317-328
- Cuellar O (1977) Animal parthenogenesis. *Science* 197:837-843

- Cuellar O (1979) On the ecology of coexistence in parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Cnemidophorus*. *Amer Zool* 19:773-786
- Cuellar O (1993) Lizard population ecology: a long term community study. *Bull. Ecol.* 24: 109-149
- Cuellar O (1994) Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica* 70:1-13
- Cullum A (1997) Comparisons of physiological performance in sexual and asexual whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*): implications for the role of heterozygosity. *Am Nat* 150:24-47
- Debandi G, Corbalán V, Scolaro JA, Roig-Juñent SA (2012) Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: Are *palluma* and *patagonicus* groups ecologically differentiated?. *Aust J Ecol* 37:392-400
- Díaz de la Vega-Pérez AH, Jiménez-Arcos VH, Manríquez-Morán NL, Méndez-de la Cruz FR (2013) Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata:Teiidae) and their parental species. *Herpetological Journal* 23:93-104
- Elizalde-Rocha SP, Méndez-de la Cruz FR, Méndez-Sánchez FJ, Hernández-Gallegos O (2008) Variación morfológica de la lagartija partenogenética *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): implicaciones evolutivas y de conservación. *Rev. Biol. Trop.* 56: 1871-1881
- Engler R, Guisan A, Rechsteiner L (2004) An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *J Appl Ecol* 41: 263-274
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ Conserv* 24: 38-49
- Fritts TH (1969) The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia* 519-535
- Fujita MK, Moritz C (2009) Origin and Evolution of parthenogenetic Genomes in Lizards: Current State and Future Directions. *Cytogenet Genome Res* 127:261-272
- Graham CH, Ron SR, Santos JC, Schneider CJ, Moritz C (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in *Dendrobatid* frogs. *Evolution* 58:1781-93

- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773-785
- Hernández-Gallegos O, Manríquez-Morán NL, Villagrán-Santa Cruz M, Méndez-de la Cruz FR, Cuellar O (1998) Histocompatibility in parthenogenetic lizard of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatán Peninsula of Mexico. *Biogeographica* 74:117-124
- Hernández-Gallegos O, Méndez FR, Villagrán-Santa Cruz M, Cuellar O (2003) Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from the Yucatán Peninsula. *J Herpetol* 37:527-532
- Hernández-Gallegos O (2004) Demografía de los lacertilios del complejo *Aspidoscelis cozumela* (Sauria: Teiidae) y sus especies parentales, en la Península de Yucatán, México. Ph D dissertation Universidad Nacional Autónoma de México
- Holt RD (2003) On the evolutionary stability of sink populations. *EER* 5:159-178
- Houlder DJ, Hutchinson MF, Nix HA, McMahon JP (2000) ANUCLIM User guide, version 5.1. Centre for Resource and Environmental Studies, Australian National University, Canberra
- Kamilar JM, Muldoon KM (2010) The climatic niche diversity of Malagasy primates: a phylogenetic perspective. *PLoS ONE* 5(6): e11073
- Kawecki TJ (1988) Unisexual/bisexual breeding complexes in Poeciliidae: why do males copulate with unisexual females? *Evolution* 42:1018-1023
- Kearney M, Moussalli A, Strasburg J, Lindenmayer D, Moritz C (2003) Geographic parthenogenesis in the Australian arid zone: I. A climatic analysis of the *Heteronotia binoei* complex (Gekkonidae). *EER* 5:953-976
- Kumar S, Stohlgren TJ (2009) Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *JENE* 1:094-098
- Lee JC (1996) The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Cornell Univ Press, Ithaca NY
- Maslin TP (1971) Parthenogenesis in reptiles. *Amer Zool* 11:361-380

- Manríquez-Moran NL (2002) Origen y diversidad clonal de las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Ph D. dissertation UNAM
- Manríquez-Moran NL, Méndez-de la Cruz FR (2008) Genetic homogeneity between two populations of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis cozumela*. *Rev Mex Biodiv* 79:421-426
- Manríquez-Morán NL, Villagrán-Santa Cruz M, Méndez-de la Cruz FR (2000) Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *J Herpetol* 34:634-637
- McCoy CJ, Maslin TP (1962) A review of the lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. *Copeia* 620-627
- Moat, J. 2007. Conservation assessment tools extension for ArcView 3.x, version 1.2. GIS Unit, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Moritz C, Wright JW, Singh V, Brown WM (1992) Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The cozumela species group. *Herpetologica*. 48:417-424
- Narayani Barve (2008) Tool for Partial-ROC (Biodiversity Institute, Lawrence, KS) ver 1.0
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson T (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J Biogeogr* 34:102-117
- Peterson AT, Papes M, Soberón MJ (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Model*. 213: 63-72.
- Peterson, AT, Soberón J, Sanchez-Cordero V (1999) Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* 285:1265-1267
- Phillips SJ, Dudk M, Schapire RE (2004) A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, ACM Press, New York, pp 655-662
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*.190:231-259
- Price T (2008) *Speciation in Birds*. Roberts, Boulder, CO, USA

- Pyron RA, Burbrink FT (2009) Lineage diversification in a widespread species: roles for niche divergence and conservatism in the common kingsnake, *Lampropeltis getula*. *Mol Ecol* 18: 3443-3457
- Rand DM, Haney RA, Fry AJ (2004) Cytonuclear coevolution: the genomics of cooperation. *TRENDS* 19:645-643
- Raxworthy C, Ingram C, Rabibisoa N, Pearson R (2007) Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Syst Biol* 56:907-923
- Rissler LJ, Apodaca JJ (2007) Adding More Ecology into Species Delimitation: Ecological Niche Models and Phylogeography Help Define Cryptic Species in the Black Salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Syst Biol* 56:924-942
- Saupe EE, Papes M, Selden PA, Vetter RS (2011) Tracking a Medically Important Spider: Climate Change, Ecological Niche Modeling, and the Brown Recluse (*Loxosceles reclusa*). *PLoS ONE* 6: e17731
- Schön I, Martens K, Van Dijk P (2009) *Lost Sex*. Springer Science Pp. 615
- Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett* 10:1115-1123
- Suomalainen E, Saura A, Lokki J (1987) *Cytology and evolution in parthenogenesis*. CRC Press, Boca Raton
- Taylor HL, Cooley CR (1995) A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica* 51:67-76
- Taylor HL, Walker JM, Cordes JE, Manning GJ (2005) Application of the evolutionary species concept to parthenogenetic entities: Comparison of postformational divergence in two clones of *Aspidoscelis tessellata* and between *Aspidoscelis cozumela* and *Aspidoscelis maslini* (Squamata: Teiidae). *J Herpetol* 39:266-277
- Téllez-Valdés O, Hutchinson MA, Nix HA, Jones P (2011) Desarrollo de coberturas digitales climáticas para México. IN: Sánchez-Rojas G, Ballesteros-Barrera C,

- Pavón N. Cambio climático: aproximaciones para el estudio de su efecto sobre la biodiversidad. Universidad de Hidalgo. Pachuca. pp 15-23
- Vandel A (1928) La parthénogénèse géographique contribution a l'étude biologique et cytologique de la parthénogénèse naturelle. Bull Biol France Belg 62:164-281
- Villaseñor JL, Téllez-Valdés O (2004) Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Botánica. 75: 205-220
- Vrijenhoek RC (1979) Factors affecting clonal diversity and coexistence. Am Zool 19:787-797
- Vrijenhoek RC (1984) Ecological differentiation among clones: the frozen niche variation model. In: Wöhrmann K, Loeschcke V (eds) Population biology and evolution. Springer-Verlag, Heidelberg, pp 217-231
- Vrijenhoek RC (1989) Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates. In: Dawley R, Bogart J (eds) Evolution and ecology of unisexual vertebrates. New York State Museum, Albany, New York, pp 24-31
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. Evolution 62:2868-2883
- Warren DL, Richard EG, Turelli M (2010) ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. Ecography 33:607-611
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. Annual Review of Ecology and Systematics 36:519-539
- Wright JW, Lowe CH (1968) Weeds, polyploids, parthenogenesis and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus*. Copeia 128-138
- Wooten JA, Gibbs HL (2011) Niche divergence and lineage diversification among closely related *Sistrurus* rattlesnakes. J Evol Biol 25:317-328

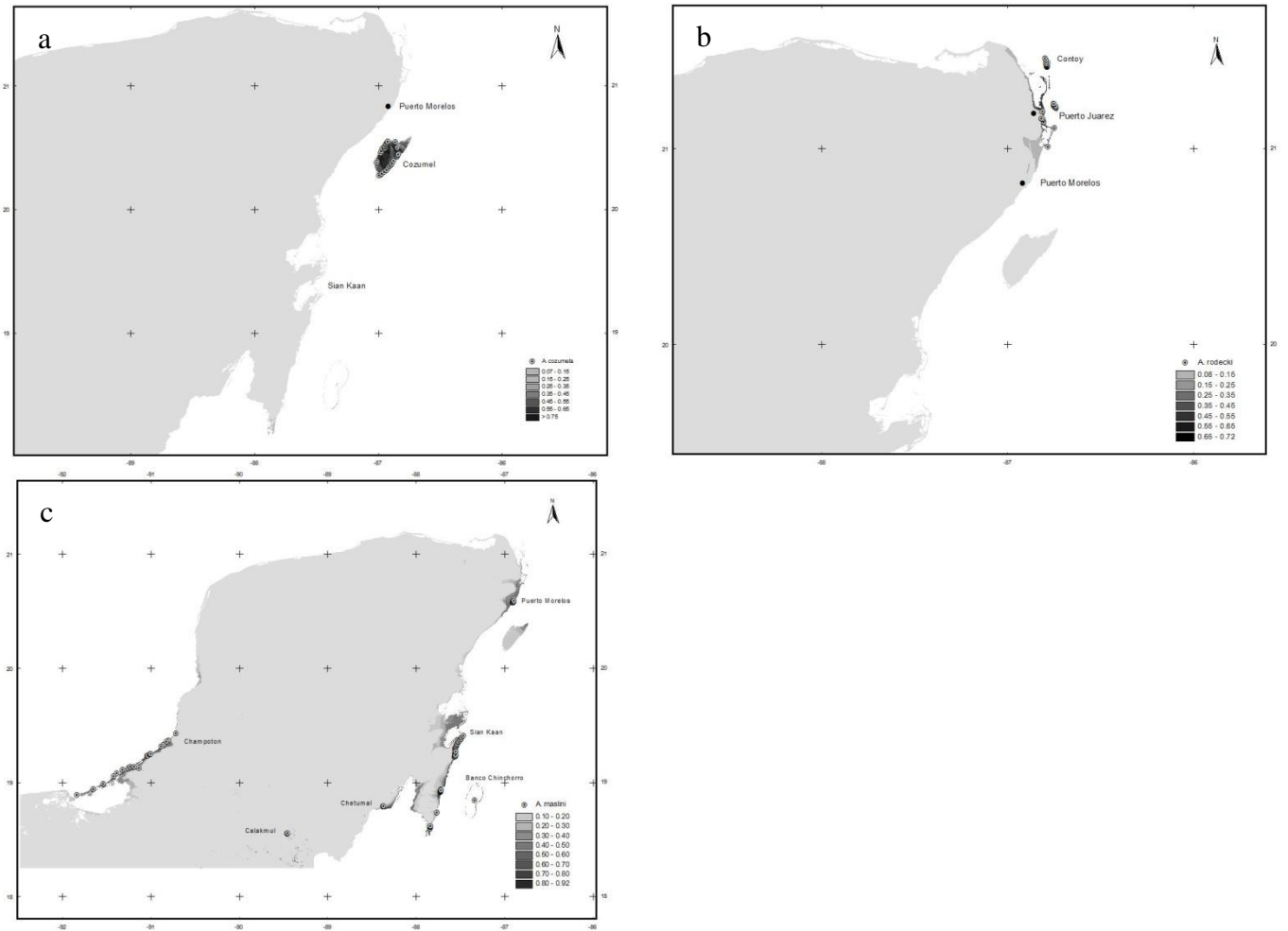


Fig 1. Ecological niche models generated from 100 bootstrap replicates for each species of the *A. cozumela* complex, (a) *A. cozumela*, (b) *A. rodecki*, and (c) *A. maslini*. Darker colors represent most suitable areas for the establishment of the species and the points used to generate the ENM.

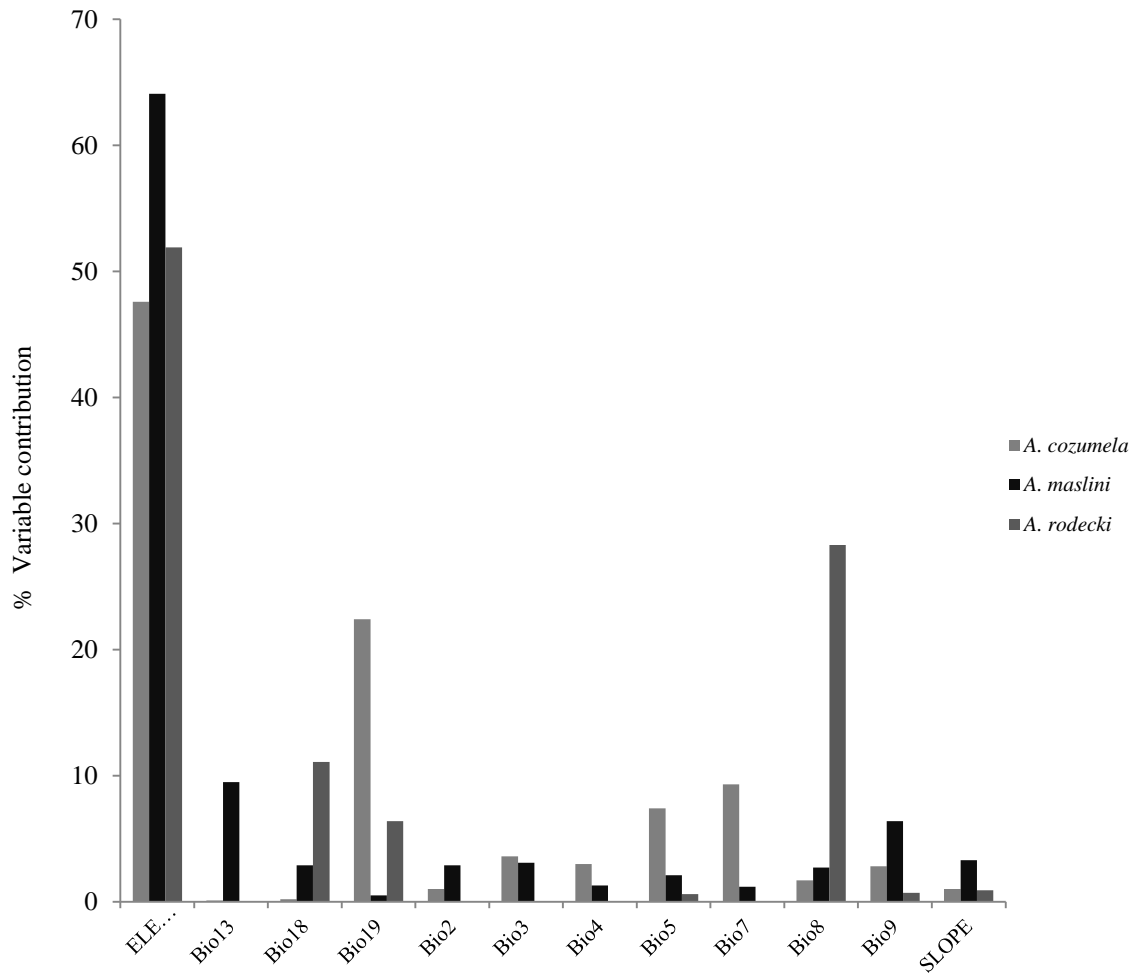


Fig 2. Fig 2. Contribution of environmental variables to the construction of the ecological niche models for the three species of the *A. cozumela* complex.

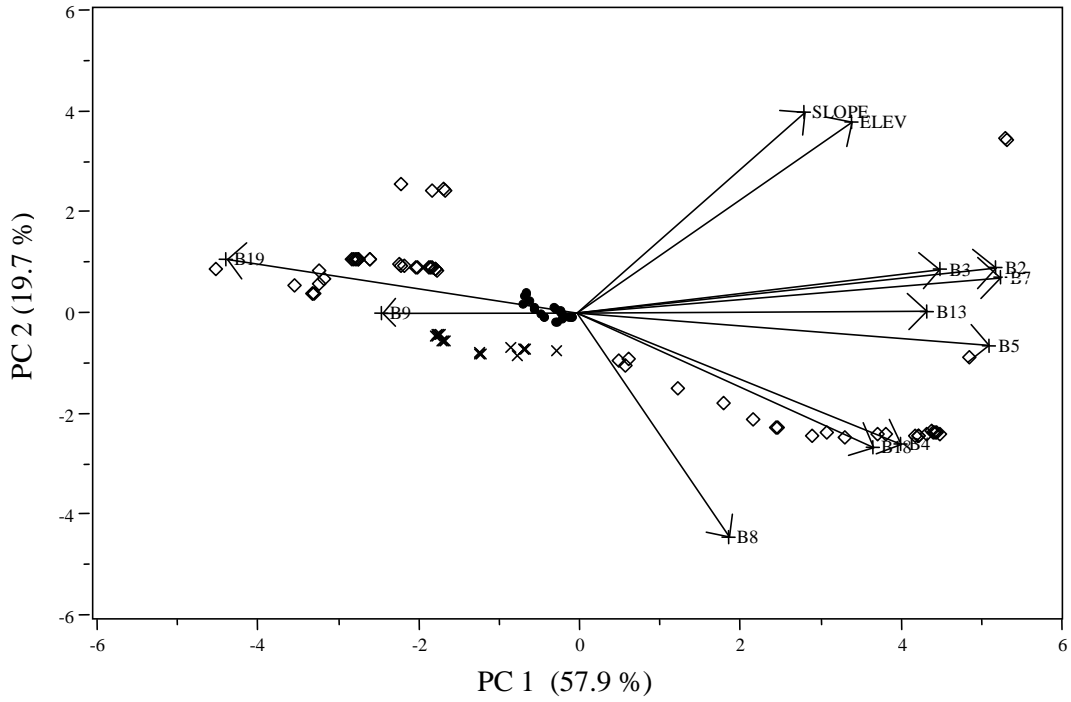


Fig 3. Principal components analysis showing the contribution of all environmental variables to the construction of the ecological niche models for *Aspidoscelis maslini* (rhombus), *A. rodecki* (x), and *A. cozumela* (black circles).

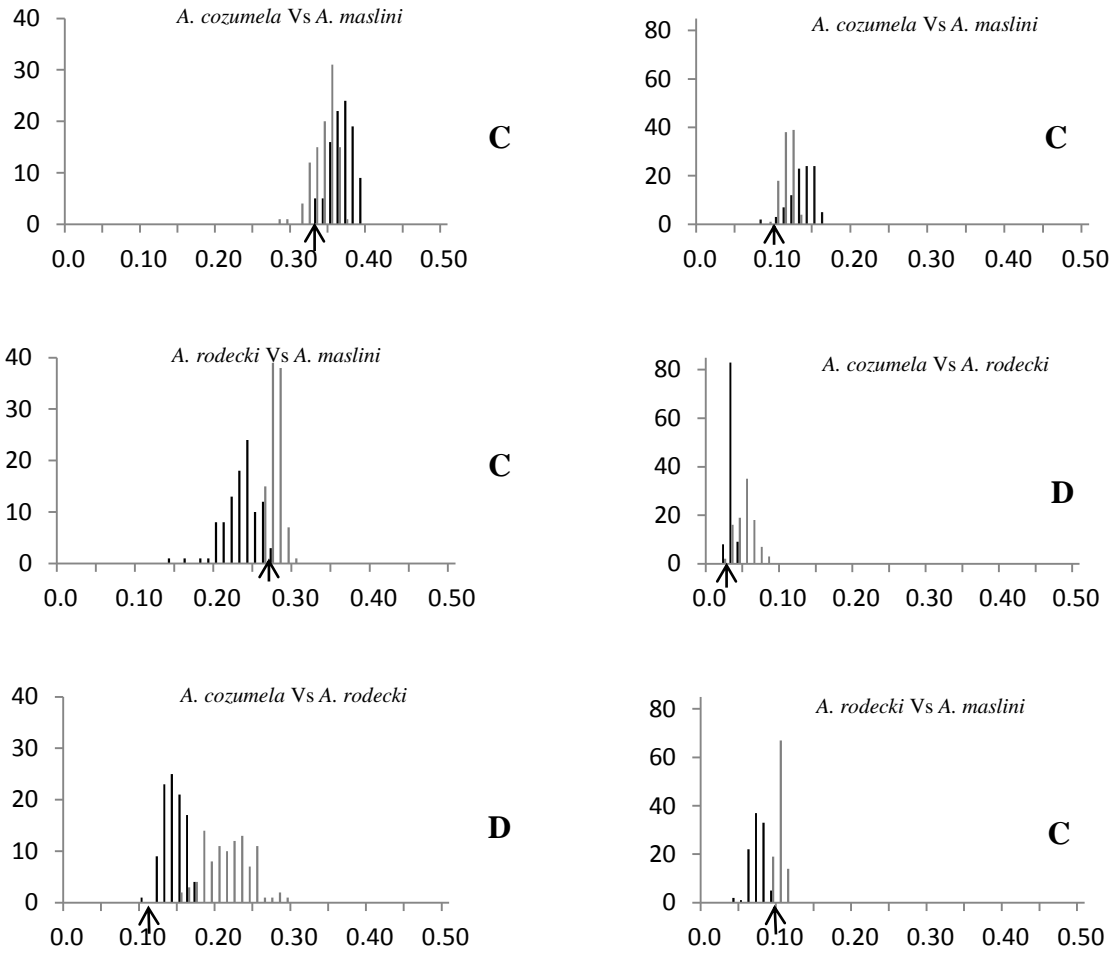


Fig 4. Background test. Frequency histograms from test of niche conservatism and divergence from an analysis of observed and null distribution models using ENMTools. The first three graphs show the *I* index and the other three show the *D* index. Each histogram represents a pair wise comparison between two taxa, where the ENM for taxon A is compared with the background points from taxon B and *vice versa*. The arrows represent the niche overlap value compared with the background divergence. Niche overlap values that are smaller than the null distribution of background support niche divergence (D). When the niche overlap values are large than the null distribution represent niche conservatism (C).

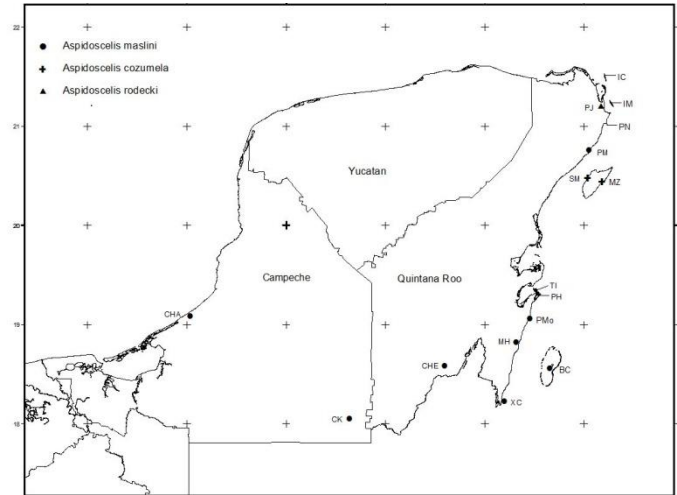


Fig 5. Geographic localization and names of the populations of the *Aspidoscelis cozumela* complex species we sampled. Champoton (CHA), Calakmul (CK), Chetumal (CHE), Xcalak (XC), Mahahual (MH), Banco Chinchorro (BC), Punta Mosquitero (PMo), Punta Herrero (PH), Tchal Island (TI), Mezcalitos Beach (MZ), San Miguel (SM), Puerto Morelos (PM), Punta Nizuc (PN), Isla Mujeres (IM) and Isla Contoy (IC).

Variables	Description
Bio 2	Mean Diurnal Range
Bio 3	Isothermality
Bio 4	Temperature Seasonality
Bio 5	Max Temperature of Warmest Month
Bio 7	Temperature Annual Range
Bio 8	Mean Temperature of Driest Quarter
Bio 9	Mean Temperature of Driest Quarter
Bio 13	Precipitation of Wettest Month
Bio 18	Precipitation of Warmest Quarter
Bio 19	Precipitation of Coldest Quarter
Elevation	
Slope	

Table 1. Selected variables for the construction of the ecological niche models of the *A. cozumela* complex species.

Variables	PC 1	PC 2
Bio 2	0.37018	0.10901
Bio 3	0.32026	0.10499
Bio 4	0.28624	-0.31716
Bio 5	0.36376	-0.07778
Bio 7	0.37390	0.08501
Bio 8	0.13459	-0.54070
Bio 9	-0.17143	-0.00039
Bio 13	0.30901	0.00466
Bio 18	0.26194	-0.32512
Bio 19	-0.30857	0.12968
Slope	0.20130	0.48503
Elevation	0.24289	0.46159

Table 2. Eigenvalues of the variables for the first two Principal Components (PC). Variables with higher values than 0.30 are in bold.

	Potential distribution area (Km ²)	Potential sharing area (Km ²)	
		<i>A. cozumela</i>	<i>A. maslini</i>
<i>A. rodecki</i>	323.6	6.05	260.10
<i>A. cozumela</i>	535	-	534.03
<i>A. maslini</i>	7505.6	-	-

Table 3. First column is the potential distribution area according to the consensus ENM for each species. In the matrix we show the potentially shared area among the species of the *A. cozumela* complex.

	<i>A. rodecki</i>	<i>A. cozumela</i>	<i>A. maslini</i>
<i>A. rodecki</i>	1	0.024003968	0.10446213
<i>A. cozumela</i>	0.119196367	1	0.10671629
<i>A. maslini</i>	0.282233348	0.340009865	1

Table 4. Upper matrix indicates *D* and lower matrix *I* values of the test of niche overlap for the three species of the *A. cozumela* complex calculated using ENMTools (Warren et al., 2008).

Species pairs	Observed		Expected	
	<i>I</i>	<i>D</i>	<i>I</i> P ≤ 0.01	<i>D</i> P ≤ 0.01
<i>A. cozumela</i> vs. <i>A. maslini</i>	0.3400	0.1067 <i>D</i> <	0.8553	0.6305
<i>A. cozumela</i> vs. <i>A. rodecki</i>	0.1191	0.024 <i>D</i> <	0.9809	0.8289
<i>A. maslini</i> vs. <i>A. rodecki</i>	0.2822	0.1044 <i>D</i> <	0.8748	0.6492

Table 5. Identity test show *I* and *D* values obtained from the original data sets of overlap (observed) and the values from the null hypothesis of niche equivalency (expected) with two probability values 0.01 and 0.05 for the three species of *A. cozumela* complex. *D*= divergence, *C*= conservatism.

Species pairs	Observed		Expected	
	I	D	I P ≤ 0.01	D P ≤ 0.01
<i>A. cozumela</i> vs. <i>A. maslini</i>	0.3400	0.1067 C >	0.3362	0.1012
<i>A. maslini</i> vs. <i>A. cozumela</i>			0.2915	0.0887
<i>A. cozumela</i> vs. <i>A. rodecki</i>	0.1191	0.024 D <	0.1203	0.0277
<i>A. rodecki</i> vs. <i>A. cozumela</i>			0.1570	0.0289
<i>A. maslini</i> vs. <i>A. rodecki</i>	0.2822	0.1044 C >	0.2618	0.0942
<i>A. rodecki</i> vs. <i>A. maslini</i>			0.1633	0.0461

Table 6. Background test show *I* and *D* values obtained from the original data sets of overlap (observed) and the values from the null distribution (expected) with 0.01 probability value for the three species of *A. cozumela* complex. *D*= divergence, *C*= conservatism.

Species	AOO (km ²)	IUCN	Actual Category in NOM 059	Proposal Category NOM 059
<i>A. rodecki</i>	6.5	Critically endangered	Danger of extinction	Danger of extinction
<i>A. cozumela</i>	24	Endangered	None	Danger of extinction
<i>A. maslini</i>	333	Endangered	None	Threatened

Table 7. Calculated area of occupancy and categorization proposal of the *Aspidoscelis cozumela* complex species. Actual category of Mexican laws: NOM-059-2010.

CAPÍTULO III

Estrategias y gestiones enfocadas a la conservación de las lagartijas *Aspidoscelis maslini* y *Aspidoscelis cozumela*

La extinción de manera estricta es la desaparición de todos los miembros de un taxón biológico (Eldredge, 1985). Para las especies en ambientes naturales esto es un problema, ya que el número de especies extintas se ha incrementado continuamente, por diversas causas, principalmente a consecuencia de las acciones del ser humano. En México de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana (NOM 059-SEMARNAT-2010) se tienen registradas 49 especies extintas, 475 en peligro de extinción, 896 amenazadas y 1185 sujetas a protección especial.

Las Normas Oficiales Mexicanas son regulaciones técnicas que cuentan con parámetros o procesos determinados para proteger la vida, la seguridad, el medio ambiente, producción y servicios. En particular la NOM 059, es el instrumento legal para proteger a las especies de flora y fauna que habitan en el país, la cual utiliza cuatro categorías, de acuerdo con su estado de conservación. Estas son: Probablemente extinta en el medio silvestre (E), en peligro de extinción (P), Amenazada (A) y sujetas a protección especial (Pr). Esta NOM se creó en 1994 y se ha actualizado dos veces más, en 2001 y en 2010. A partir de su creación se ha mejorado con la inclusión de criterios objetivos, información mínima necesaria y mayor precisión en las categorías, además se incluyó el Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México (MER). El MER determina la inclusión, exclusión o recategorización de las especies o poblaciones basado en cuatro criterios (A, B, C y D) que toman en cuenta la biología e historia natural de una especie y su interacción con el ser humano para poder evaluar el riesgo de extinción (Sánchez et al., 2007). La suma de sus respectivos puntajes es la relación directa con el grado de riesgo de extinción, lo que hace indispensable la aplicación de todos los criterios para la evaluación de la especie (Anexos, Cuadro 1). Una especie o población cuya suma total se sitúe entre 12 y 14 puntos, será considerada como en Peligro de Extinción (P), aquella cuya suma total de puntos se halle entre 10 y 11 se considerará como Amenazada (A). Para poder enviar una propuesta de inclusión o recategorización se debe enviar un escrito que contenga información que avale la inclusión del taxón en la NOM 059. Todas las propuestas son evaluadas por un conjunto de especialistas en los taxones, seleccionados por la SEMARNAT, reuniéndose en el plazo acordado en la publicación previa de la NOM-059.

El Estado de Quintana Roo cuenta con más de 800 kilómetros de costa, siendo la porción norte el destino turístico internacional más importante de México (Dachary, 2008). Este Estado es uno de los más recientes en el país, fue hasta 1974 cuando se declaró Estado Libre y Soberano, previo a este año se consideraba Territorio Federal. En la década entre 1960 y 1970 se inició la industria turística con el desarrollo de Akumal y Cozumel. El rápido crecimiento de esta zona turística se debe a las playas con alto valor paisajístico. La región cuenta con numerosos sitios arqueológicos y la presencia del Arrecife Mesoamericano, que es la segunda barrera arrecifal más grande del mundo. La fuerte inversión de recursos económicos para el desarrollo turístico, principalmente en la porción noreste del Estado, ha generado la modificación ambiental de la zona. El uso irracional de los recursos ha modificado el entorno y los elementos que lo conforman, como son la selva mediana subperenifolia, manglares, tulares y vegetación de dunas costeras, los cuales son de importancia ecológica (Pérez-Villegas y Carrascal, 2000).

La vegetación halófila y las dunas costeras son utilizadas por diversas especies de animales como los reptiles, mamíferos y aves. Varias especies de reptiles (tortugas marinas y lagartijas) utilizan estas áreas costeras como refugio, zona de alimentación y anidación. Por lo que la alteración de las características ambientales son factores que determinan la permanencia de los organismos residentes y visitantes así como la supervivencia de las especies. A su vez los manglares también son ecosistemas de gran importancia biológica ya que muchas especies dependen de este hábitat en alguna parte del ciclo de vida. Provee gran cantidad de alimento y refugio para vertebrados e invertebrados.

El corredor turístico que abarca desde la costa de Tulum hasta Cancún fue decretado en el 2001 como la Riviera Maya. Este proyecto está regulado ambientalmente por el Programa de Ordenamiento Ecológico Territorial (POET) de la región denominada corredor Cancún-Tulum (Dachary, 2008). Sin embargo, no todos los acuerdos establecidos en el POET son cumplidos, ejemplos de tales acuerdos no cumplidos son: se prohíbe la construcción sobre la duna costera y la modificación de ésta, así como la erradicación de la vegetación, además está prohibida la construcción en los primeros 50 m desde la línea de costa (Sección manejo de ecosistemas del POET corredor Cancún-Tulum).

Dos de las tres especies de lagartijas del complejo *Aspidoscelis cozumela* son endémicas de Quintana Roo, a su vez la mayor parte de la distribución de la tercer especie se encuentra en este Estado. *A. cozumela* es una lagartija endémica de la Isla Cozumel, la cual habita principalmente la costa este de la isla. *A. rodecki* habita restringidamente la porción noreste de la península de Yucatán y *A. maslini* es la especie con mayor distribución habitando la costa y selva subperenifolia de Campeche, y parte de la costa de Quintana Roo (Lee, 1996; Campbell, 1998; Calderón-Mandujano et al., 2008; Köhler, 2008; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Díaz de la Vega-Pérez et al. sin publicar). Estos organismos se distribuyen principalmente en zonas de dunas costeras asociados a la vegetación halófila a lo largo de la costa e islas del mar Caribe, así como en parches de selva baja subcadocifolia y vegetación secundaria. El mayor desarrollo turístico de Quintana Roo ha sido a lo largo de la costa, donde la construcción de hoteles se ha incrementado de 196 en la década de los 80's a 773 en el 2005 (Rubio-Maldonado et al., 2010). La expansión acelerada, modificación ambiental, la falta de regulación y aplicación de leyes, así como la deforestación de las zonas destinadas al turismo, han provocado la disminución poblacional y la extinción local de poblaciones de las especies del complejo *A. cozumela* (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Díaz de la Vega-Pérez et al., sin publicar).

Con base en la información generada en esta tesis, sobre los requerimientos y preferencias térmicas, la caracterización del nicho ecológico, la estimación de la distribución y la determinación del riesgo de extinción de las poblaciones de lagartijas del complejo *A. cozumela*, aunada a los antecedentes realizados con este complejo de lagartijas se logró caracterizar el estado de riesgo de extinción que actualmente presentan las tres especies que conforman dicho complejo. Con esto se sustenta la propuesta de inclusión de dos especies en la lista de especies en peligro de la NOM 059. De acuerdo con los cuatro criterios de evaluación de riesgo del MER estipulados en la NOM-059-SEMARNAT-2010, las tres especies del complejo *A. cozumela* deben estar incluidas en la lista de especies protegidas. Por lo tanto, es urgente la inclusión y categorización de estas especies en la NOM 059, con el fin de promover la conservación de las costas y la protección de las especies que las habitan. Las especies partenogenéticas podrían fungir como especies "sombrija" y favorecer la permanencia de otros vertebrados que habitan las mismas zonas.

Durante los muestreos se pudieron observar 24 especies de reptiles (Anexos, Cuadro 2) que habitan u ocupan las dunas costeras y la vegetación halófito cercana a la playa (< 40 m de la línea de costa). Estas áreas son utilizadas principalmente para la reproducción (anidación), alimentación y como refugio, por las especies. Por lo que la modificación del ecosistema tiene efectos directos en el establecimiento de los organismos y la persistencia de las especies.

Con el objetivo de concretar el estudio realizado en una acción en pro de la conservación, se generó con base en la información obtenida durante cinco años de muestreo en campo, así como la recopilación de antecedentes de las especies estudiadas, la propuesta para la inclusión en la NOM 059 de las especies *A. maslini* y *A. cozumela* a realizarse en la convocatoria del presente año. Por lo que a continuación se presenta el informe con los requisitos indicados en la NOM 059-2010 para realizar una propuesta legal de inclusión de un taxón.

EVALUACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE *Aspidoscelis maslini* y *Aspidoscelis cozumela*, DE ACUERDO AL NUMERAL 5.7 DE LA NORMA OFICIAL MEXICANA 059-SEMARNAT-2010 Y PROPUESTA PARA LA INCLUSIÓN DE LAS ESPECIES.

1. DATOS GENERALES DEL RESPONSABLE DE LA PROPUESTA

Nombre: M. en C. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez
Domicilio: Delfín Madrigal 95, Edificio B1 Dpto. 502. Pedregal de Sto. Domingo.
Teléfono: 15170638, cel. 0445554066541
Correo electrónico: ahelios@ibiologia.unam.mx, anibal.helios@gmail.com

2. NOMBRE CIENTÍFICO VÁLIDO CITANDO LA AUTORIDAD TAXONÓMICA RESPECTIVA

a) *Aspidoscelis cozumela* (Gadow, 1906)

SINÓNIMO: *Cnemidophorus cozumela* Gadow, 1906

NOMBRE COMÚN: Huico de Cozumel, Pica sol

Reino	Animalia
Filum	Chordata
Clase	Sauropsida
Orden	Squamata
Familia	Teiidae

b) *Aspidoscelis maslini* (Fritts, 1969)

SINÓNIMO: *Cnemidophorus cozumela* subespecie *maslini* Fritts, 1969

NOMBRE COMÚN: Huico de Maslin, Pica sol

Reino	Animalia
Filum	Chordata
Clase	Sauropsida
Orden	Squamata
Familia	Teiidae

3. MOTIVO DE LA PROPUESTA

Se realiza la propuesta de inclusión a la NOM 059 de dos especies de lagartijas partenogenéticas pertenecientes al complejo *Aspidoscelis cozumela*. Estas lagartijas presentan reproducción clonal y son endémicas de la península de Yucatán. Una de ellas es endémica de Isla Cozumel y presenta distribución restringida. Algunas de las poblaciones de estas especies han sufrido efectos deletéreos, producidos por el constante deterioro ambiental, debido principalmente a la construcción de infraestructura destinada al turismo y eventos naturales estocásticos. Con esto, se busca la protección legal de las especies para detener la disminución poblacional y evitar su futura extinción.

4. MÉTODO DE EVALUACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE LAS ESPECIES SILVESTRES EN MÉXICO (MER), BASADO EN CUATRO CRITERIOS INDEPENDIENTES

A.- Amplitud de la distribución del taxón en México.

Aspidoscelis cozumela

Es una especie endémica de Isla Cozumel, en el Estado de Quintana Roo. Existen referencias geográficas de organismos que habitan la costa este de la isla. La distribución sobre la costa no es continua desde playa Mezcalitos hasta Punta Celarain. En la costa oeste también se han registrado puntos de observaciones y colectas, incluso en el pueblo San Miguel donde no existen actualmente. Todos estos registros se encuentran a una altura de 1 msnm. El registro más alejado de las costas de la isla es en las ruinas mayas de San Gervasio a una altitud aproximada de 15 msnm. (Lee, 1996; Campbell, 1998; Calderón-Mandujano et al., 2008; Köhler, 2008; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Díaz de la Vega-Pérez et al. sin publicar).

Se construyó un mapa con todos los registros bibliográficos y principalmente por observaciones directas en trabajo de campo de los organismos de *A. cozumela* (Mapa 1). Se calculó el Área de Ocupación (AOO) por medio del script "Conservation Assessment Tools" diseñado para producir evaluaciones de conservación basados en los criterios de la IUCN (IUCN 2001) en el programa ArcView 3.3., el cual genera celdas de tamaño determinado con base en observaciones directas en campo alrededor de los puntos de

colecta. La sumatoria del área de las celdas, que para esta especie fue de 1 km x 1 km, es considerada como el área que ocupa realmente la especie en su hábitat. La distribución de esta especie es restringida principalmente a playas arenosas con vegetación halófila y algunos parches alejados de la costa. En algunos puntos de colecta históricos ya no se han registrado organismos ni las condiciones necesarias para su establecimiento. Esta especie no está incluida en la NOM 059-2010.

Se calcula una área de distribución de 24 km² basado en el cálculo del AOO, lo que representa el 0.0012 % del territorio nacional. Este método fue utilizado para calcular el área de distribución, debido a que las poblaciones se encuentran dispersas y no hay un continuo para determinar un polígono adecuadamente, por lo que se considera grado "I" (muy restringida = 4).

Aspidoscelis maslini

Es la especie con distribución más amplia del complejo *A. cozumela*. En el Estado de Campeche se han registrado organismos en la costa oeste en las playas cercanas a Champotón y en parches de selva desmontada cercanos a la Reserva de la Biosfera Calakmul. En Quintana Roo habita principalmente las costas del mar Caribe, desde Xcalak hasta Punta Herrero en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, posterior a este punto no se han registrado organismos hasta la población más al norte de su distribución en Puerto Morelos, la cual se encuentra a más de 150 km sobre la costa. Se tiene localizada una población cercana al área urbana de Chetumal en una zona de selva perturbada destinada a tiraderos de basura y minería. Habita en Isla del Carmen, Banco Chinchorro y Tchal (Mapa 2; Lee, 1996; Campbell, 1998; Calderón-Mandujano et al., 2008; Köhler, 2008; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Díaz de la Vega-Pérez, 2013; Díaz de la Vega-Pérez et al. sin publicar). El mapa de distribución fue construido con puntos bibliográficos y registros de observaciones y colectas directas en campo. La distribución de la especie no es continua a pesar que se encuentre en dos Estados de la república y sobre ambas costas, por lo que se considera una distribución en parches ya que no se tienen registros intermedios entre las poblaciones actualmente localizadas. Algunas poblaciones presentan disminución de

organismos debido a la modificación ambiental y los eventos estocásticos naturales. Esta especie no está incluida en la NOM 059-2010.

El tamaño calculado de la celda para esta especie se determinó de 3 km x 3 km, y se calculó una AOO de 333 km² aproximadamente, que representa el 5.62% del área total del territorio nacional, por lo que se consideró asignarle el criterio II (restringida = 3).

B.- Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón

Aspidoscelis cozumela

Esta especie presenta una distribución reducida y es endémica de una isla donde las principales actividades económicas son el turismo y la pesca, donde la principal atracción son sus playas y arrecifes de coral. La modificación ambiental de estas zonas se debe a los constantes proyectos turísticos o energéticos que se han propuesto en los años recientes. Las características ambientales esenciales para la termorregulación son muy adecuadas en la costa este de la isla, a su vez se han registrado extinciones locales en la costa oeste. Por lo que la conservación de las características ambientales actuales en la costa este son necesarias para mantener a las poblaciones sin estrés térmico, ya que esta puede ser una causa de extinción en organismos ectotérmicos (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Sinervo et al., 2010). La mayor parte de la distribución de la especie es en playas arenosas y vegetación halófila, las cuales están expuestas a huracanes y a la alteración por la construcción sobre las dunas costeras, por lo que se considera asignarle el criterio II (intermedio o limitante = 2). Este diagnóstico está basado en observaciones directas de campo, información recopilada de la bibliografía y la revisión de las características de los sitios donde ha sido recolectada.

Aspidoscelis maslini

Habita principalmente las playas con vegetación halófila de la Península de Yucatán, las cuales están expuestas a fenómenos estocásticos como los huracanes. Las costas del Estado de Quintana Roo son los sitios turísticos más visitados de México, principalmente el corredor Tulum-Cancún. Por lo que la modificación ambiental de las playas y la extirpación de la vegetación asociada, provocan la inestabilidad poblacional de las lagartijas clonales,

ya que utilizan esta vegetación como refugio, área de termorregulación y como zonas de anidación. Tal es el caso de la población con distribución más norteña de Puerto Morelos que se ha visto afectada por la construcción de hoteles sobre las dunas costeras. Cabe señalar la relevancia de esta población ya que ha sido señalada como la población que dio origen a *A. cozumela*. Por lo que esta población es clave en el estudio de interacciones ecológicas y conservadurismo de rasgos ecológicos y fisiológicos para los dos linajes generados del mismo evento de hibridación. Así también es la población geográficamente más cercana a *A. rodecki* con la cual no se tienen registros de simpatría, sin embargo, esta población sería determinante para establecer estudios ecológicos de competencia interespecífica con las especies del complejo *A. cozumela*. La probabilidad de encontrar simpatría en estos dos linajes es mayor en la zona entre Puerto Morelos y Puerto Juárez, ya que pueden habitar sitios con características ambientales similares. La población de Mahahual también se encuentra disminuida debido al huracán Wilma que causo grandes estragos en la costa en 2005. Este fenómeno meteorológico es considerado como el más intenso registrado en el Atlántico. Además, en la costa de Campeche la población cercana a Champotón también presenta disminución poblacional debido a la quema de la vegetación de dunas con el objetivo de construir infraestructura hotelera. Otro caso de perturbación es el que presentan las poblaciones que habitan áreas alejadas de la costa, ya que están expuestas a la tala de selvas y a la modificación del ambiente por la industria minera y la influencia urbana. Por estas razones se considera asignarle el criterio II (intermedio o limitante = 2).

C.- Vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón

Aspidoscelis cozumela y *Aspidoscelis maslini*

El complejo de lagartijas partenogenéticas *Aspidoscelis cozumela* se originó a partir de dos eventos de hibridación independientes entre dos especies con reproducción gonocórica. Estas especies pertenecen a grupos diferentes y son las especie más divergentes y alejadas filogenéticamente que han da origen a especies clonales (Reeder et al., 2002). El primer evento de hibridación entre *A. angusticeps* (materna) y *A. deppii* originó a *A. maslini*, posteriormente en otro evento de hibridación entre las mismas especies parentales (aunque de diferentes poblaciones) se originó *A. rodecki* (Taylor y Cooley. 1995a,b; Manríquez-

Morán, 2002). *A. cozumela* puede considerarse como un grupo derivado de *A. maslini* y fue descrita como especie distinta con base en diferencias morfológicas por Taylor y Cooley (1995a). Diferencias cariológicas, de coloración y el aislamiento geográfico, han apoyado la separación de las especies (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Moritz et al., 1992; Hernández-Gallegos et al., 1998; Manríquez-Morán et al., 2000; Taylor et al., 2005; Manríquez-Morán y Méndez-de la Cruz, 2008). De hecho, *A. cozumela* se originó a partir de una hembra de *A. maslini* que presentó tres fisiones cromosómicas (Manríquez-Morán et al., 2000), por lo que el aislamiento geográfico y las diferencias cromosómicas sustentan un evento de cladogénesis postformacional.

En este caso ambas especies presentan limitantes similares en cuanto a la vulnerabilidad biológica. Debido al tipo de reproducción que presentan, en estos taxones no existe recombinación genética y la variabilidad genética es baja entre las poblaciones (Manríquez-Morán, 2002; Manríquez-Morán y Méndez de la Cruz, 2008). Esto ha generado propuestas sobre el tiempo evolutivo de las especies. Algunos autores han considerado a las especies partenogenéticas como especies de tiempo evolutivo corto, ya que podrían presentar dificultades adaptativas a las condiciones cambiantes (Avice, 2008). En particular estas lagartijas unisexuales presentan un periodo de vida corto de 12 a 15 meses y solo se han reportado de 1 a 2 nidadas por año (Hernández-Gallegos, 2004; Manríquez-Morán et al., 2005), por lo que un periodo anual desfavorable en la época de reproducción podría ser un efecto deletéreo en la dinámica poblacional lo que pondría en riesgo la permanencia de la población en un área determinada. A pesar de presentar variabilidad genética baja entre las poblaciones incluso con especies del mismo complejo *A. cozumela*, cada una de las poblaciones presenta características únicas que se han fijado por el aislamiento geográfico y genético. Por lo que la extinción de una población representaría la pérdida del arreglo genético, fisiológico y morfológico específico de esa población a pesar de ser organismos clonales. Por esta razón se les atribuye el nivel II (vulnerabilidad media = 2) a ambas especies.

D.- Impacto de la actividad humana sobre el taxón.

Aspidoscelis cozumela y *Aspidoscelis maslini*

El principal problema de impacto al que se enfrentan ambas especies es a la construcción de infraestructura sobre las dunas costeras y la erradicación de la vegetación halófila a la cual se encuentran estrechamente asociadas. La modificación ambiental puede ser tolerada por estas lagartijas con potencial de establecerse en ambientes agrestes. Sin embargo, la total erradicación de vegetación, la remoción de arena, la modificación de la dinámica de dunas y la construcción de inmuebles generan la extinción local de las lagartijas. Durante la construcción del inmueble y después de éste, no existen condiciones adecuadas para que habiten las lagartijas unisexuales, lo cual se ha comprobado con las extinciones locales de las poblaciones de Isla Mujeres y de Puerto Juárez de la especie endémica *A. rodecki* (la tercer especie del complejo y la más restringida geográficamente) y la disminución de lagartijas *A. maslini* en la población de Puerto Morelos y Champotón. Además, la tala de la selva y la remoción del sustrato también generan efectos deletéreos en las poblaciones que habitan zonas alejadas de la costa. Para esta categoría se considera un nivel I (alto impacto = 4) para ambas especies.

Los valores asignados y calculados a cada categoría del MER, la sumatoria total y la categoría de protección propuesta para las especies *Aspidoscelis cozumela* y *A. maslini* se muestran en la tabla a continuación.

Especie	Criterio A (Categoría y valor)	Criterio B (Categoría y valor)	Criterio C (Categoría y valor)	Criterio D (Categoría y valor)	Sumatoria	Categoría de protección
<i>Aspidoscelis cozumela</i>	I - 4	II - 2	II - 2	I - 4	12	Peligro de extinción
<i>Aspidoscelis maslini</i>	II - 3	II - 2	II - 2	I - 4	11	Amenazada

5. RELEVANCIA DE LAS ESPECIES

La partenogénesis es la reproducción clonal en la cual los óvulos femeninos no dependen de los espermatozoides para llevar a cabo la reproducción. Los gametos sin reducción en la ploidía se producen sin recombinación y dan origen a clones de la madre. Debido a esto, es posible encontrar poblaciones formadas únicamente por hembras que se reproducen en

ausencia total de machos. El origen de las especies partenogenéticas en lagartijas es principalmente por la hibridación entre dos especies gonocóricas (especie con sexos separados y requiere dos gametos para reproducirse) que pueden ser cercanamente emparentadas que se encuentran en simpatria. Al reproducirse dichas especies dan origen a un híbrido diploide, el cual surge por una alteración en la meiosis que produce óvulos sin reducción en la ploidía (Lowe y Wrigth, 1966; Cole, 1975; Dawley, 1989; Moritz et al. 1989). Las poblaciones de especies partenogenéticas están formadas por hembras que producen organismos idénticos a las madres, sin embargo presentan niveles altos de heterocigocidad y cierto grado de diversidad genética, producida por recombinación (durante la meiosis) o mutaciones (posteriores al origen de la partenogénesis), los cuales son heredados a los descendientes (Manríguez- Morán, 2007).

La partenogénesis es un modo de reproducción poco observada en vertebrados (Cuellar, 1994). Este modo de reproducción solo se presenta en algunas especies de reptiles pertenecientes al orden Squamata. Los organismos partenogenéticos pueden ser obligados (telitoquia) o facultativos como se ha observado en hembras de lagartijas y serpientes (Booth et al. 2011a,b; Booth et al. 2012; Chiszar et al. 1999; Lenk et al. 2005; Lara-Resendiz et al., 2013). Actualmente se tienen registradas alrededor de 40 especies de reptiles partenogenéticos obligados pertenecientes a 15 géneros. El género *Aspidoscelis* perteneciente a la familia Teiidae es el que contiene el mayor número de especies partenogenéticas. Este género está constituido por 87 taxones (especies y subespecies) distribuidos en los grupos de especies gonocóricas *A. deppii*, *A. sexlineata* y *A. tigris*, además de los grupos de especies partenogenéticas que son: *A. cozumela* y *A. tessellata*, los cuales fueron definidos con base en caracteres morfológicos, cariológicos (Lowe et al. 1970; Manríguez-Morán, 2002) y moleculares (Reeder et al., 2002). Este género se distribuye desde Norteamérica (Estados Unidos) hasta Centroamérica (Costa Rica), ocupando ambientes templados y tropicales distribuidos desde el nivel del mar hasta los 2650 m de altitud (Reeder et al., 2002; Wright, 1993; Vitt y Breitenbach, 1993; Sánchez-Herrera, 1980). Son lagartijas de hábitos terrestres y distribuidas comúnmente en zonas abiertas, presentan cuerpo alargado, temperatura corporal elevada y son forrajeros activos con reproducción ovípara (Colli et al., 2003; Pianka y Vitt, 2003).

En México se distribuyen ocho especies de lagartijas del género *Aspidoscelis* que son partenogenéticas, tres de las cuales pertenecen al complejo *A. cozumela* (*A. maslini*, *A. rodecki* y *A. cozumela*). Este complejo es un buen modelo para entender los procesos evolutivos que ocurren en especies híbridas con el mismo origen así como también los eventos de cladogénesis postformacionales. Los eventos evolutivos presentes en este complejo son únicos en el mundo, por lo que las especies además de la importancia biológica y evolutiva también forma parte del ensamble ecológico. Estas especies con reproducción poco común en vertebrados también pueden ser aprovechadas como un atractivo más para el ecoturismo en México y sobre todo en la zona de la península de Yucatán. Con lo cual se puede incentivar la conservación de las dunas costeras y las especies vegetales y animales que la habitan.

6. PROPUESTAS DE MEDIDAS DE SEGUIMIENTO (RECOMENDACIONES PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES)

Las poblaciones que habitan las dunas costeras son las que enfrentan mayores problemas de conservación debido a que están expuestas a modificaciones ambientales mayores. Se propone que se respeten las zonas de playa, dunas costeras y vegetación halófila como se plantea en el POET del corredor Cancún-Tulum del 2001, en el cual se prohíbe la construcción sobre la duna así como caminos que fragmenten la dinámica del ecosistema. A su vez se establece la construcción de puentes elevados para evitar el impacto sobre el ecosistema y los organismos que lo habitan, por lo que se propone dar seguimiento a la presencia y condición de las poblaciones de las especies. Principalmente un muestreo de las poblaciones que se encuentran dentro de las áreas naturales protegidas, para determinar la condición de la población en regiones con menor impacto ambiental (*A. cozumela*: Área natural protegida de la Isla Cozumel; *A. maslini*: Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro y Reserva de la Biosfera Calakmul) y en áreas turísticas fuertemente impactadas (Champotón en Campeche y Puerto Morelos y Mahahual en Quintana Roo).

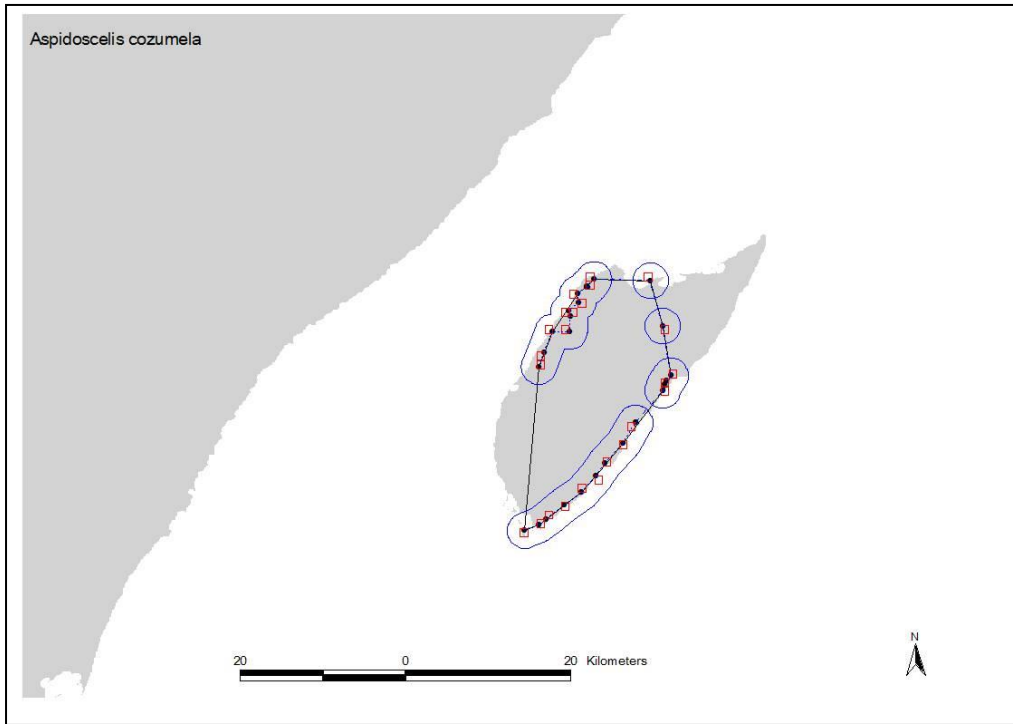
7. BIBLIOGRAFÍA

- Awise J.C. 2008. Clonality: The Genetics, Ecology, and Evolution of Sexual Abstinence in Vertebrate Animals. Oxford Univ. Press, New York.
- Booth W., Johnson D.H., Moore S., Schal C., Vargo E.L. 2011a. Evidence for viable, non-clonal but fatherless Boa constrictors. *Biol Lett.* 7:253–256.
- Chapman DD, Firchau B, Shivji MS. 2008. Parthenogenesis in a large-bodied requiem shark, the blacktip *Carcharhinus limbatus*. *Journal of Fish Biology.* 73:1473–1477.
- Booth W., Million R.G., Reynolds G.M., Burghardt E.L., Vargo, C., Schal, A. C., Tzika y G. W. Schuett. 2011b. Consecutive Virgin Births in the New World Boid Snake, the Colombian Rainbow Boa, *Epicrates maurus*. *Journal of Heredity* 102:759-763.
- Booth W., Smith C.F., Eskridge P., Hoss S.K., Mendelson J. & Schuett G.W. 2012. Facultative parthenogenesis discovered in wild vertebrates. *Biology Letters.* 7,253-256.
- Calderón-Mandujano R., Bahena-Basave H. & Calmé S. 2008. Anfibios y reptiles de la reserva de Sian Ka'an y zonas aledañas. México. CONABIO. Pp.110.
- Campbell J.A. 1998. Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan, and Belize (Animal Natural History Series. University of Oklahoma Press. 400 pp.
- Chiszar D., Gingery T., Gingery B. & Smith H.M. 1999. *Phymaturus patagonicus* (Argentine chuckwalla) facultative parthenogenesis. *Herpetological Review.* 30,98.
- Cole C.J. 1975. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. In: Intersexuality in the animal kingdom. R. Reinboth. Springer-Verlag. New York. 340-355.
- Colli G.R., Caldwell J.P., Costa G.C., Gainsbury A.M., Garda A.A., Mesquita D.O., Filho C.M.M.R., Soares A.H. B., Silva V.N., Valdujo P.H, Vieira G.H.C., Vitt L.J., Werneck F.P., Wiederhecker H.C. & Zatz M.G. 2003. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado Biome in Central Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 14:1-14.
- Cuellar O. 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica* 70: 1-13.
- Dawley R.M. 1989. An introduction to unisexual invertebrates. In: evolution and ecology of unisexual invertebrates. R. M. Dawley y J. P. Bogart. New York state museum, Albany, New York. 466.

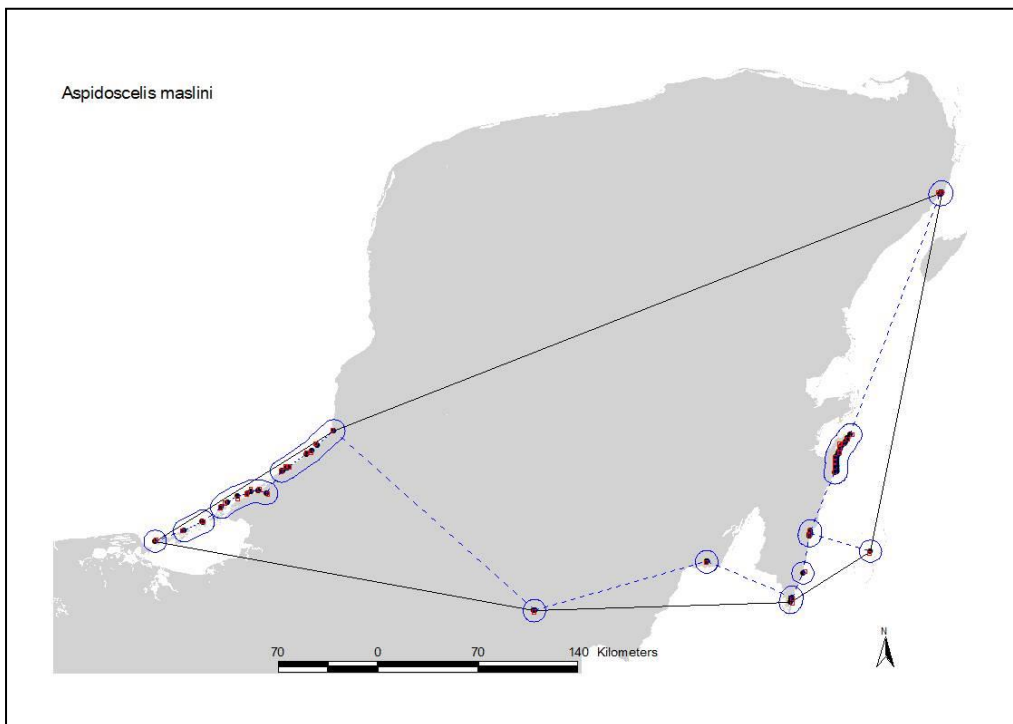
- Díaz de la Vega-Pérez A.H. 2013. Caracterización del nicho ecológico del complejo *Aspidoscelis cozumela* (REPTILIA:TEIIDAE): implicaciones para la sistemática y conservación. Tesis de Doctorado. UNAM.
- Díaz de la Vega-Pérez A.H., Jiménez-Arcos V.H., Manríquez-Morán N.L. & Méndez-de la Cruz F.R. 2013. Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata:Teiidae) and their parental species. *Herpetological Journal*. 23:93–104.
- Díaz de la Vega-Pérez A.H., Téllez-Valdés O., Martínez-Méndez N. & Méndez-de la Cruz F.R. Ecological Niche of the *Aspidoscelis cozumela* complex (Parthenogenetic Lizards) in the Yucatán Península, México. En proceso.
- Fritts T.H. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia*. 519–535.
- Hernández-Gallegos O., Manríquez-Morán N.L., M. Villagrán-Santa Cruz & F.R. Méndez-de la Cruz and O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizard of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatán Peninsula of Mexico. *Biogeographica*. 74:117-124.
- Hernández-Gallegos O. 2004. Demografía de los lacertilios del complejo *Aspidoscelis (Cnemidophorus) cozumela* (Sauria: Teiidae) y sus especies parentales, en la Península de Yucatán, México. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Köhler R.G. 2008. Reptiles of Central America.. Pp 360.
- Lara-Resendiz R.A., Larraín-Barrios C.B., Díaz de la Vega-Pérez A.H, Centenero-Alcalá E. 2013. *Boa constrictor* (Boa Constrictor). Reproduction/Facultative parthenogenesis. *Herpetological Review*. 44(1):151p.
- Lee J.C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Cornell University Press. Ithaca USA. Pp 500.
- Lenk P., Eidenmueller B., Staudter H., Wicker R. & Wink M. 2005. A parthenogenetic *Varanus*. *Amphibia-Reptilia*. 26:507–514.
- Lowe C.H. & J.W. Wright. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (whiptail lizards) in western North America, *Journal of Arizona Academy of Sciences*. 4: 81-87.

- Lowe C.H., J.W. Wright C.J. Cole & R.L. Bezy. 1970. Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology* 19:128-141.
- McCoy C.J. & Maslin T.P. 1962. A review of the lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. *Copeia*. 620–627.
- Manríquez-Moran N.L. 2002. Origen y diversidad clonal de las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de doctorado. UNAM. México. Pp 108.
- Manríquez-Morán N.L. 2007. Diversidad clonal en los lacertilios unisexuales del género *Aspidoscelis*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*. 15:1-12.
- Manríquez-Moran N.L. & Méndez-de la Cruz F.R. 2008. Genetic homogeneity between two populations of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis cozumela*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 79:421-426.
- Manríquez-Morán, N.L. & Méndez de la Cruz F.R. 2012. Origin and clonal diversity of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): chromosomal evidence. *Phyllomedusa*. 11(1):29-35.
- Manríquez-Moran N.L., Villagrán-Santa Cruz M. & Méndez-de la Cruz F.R. 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology*. 34: 634-637.
- Moritz C., Brown W.M., Densmore L.D., Wright J.W., Vyas D., Donnellan S., Adams M. & Baverstock P. 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). 87-112. In: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R.M. Dawley y J.P. Bogart. New York state museum, Albany, New York. 466.
- Moritz C., Wright J.W., Singh V. & Brown W.M. 1992. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetological*. 48: 417-424.
- Pianka E.R. & Vitt L.J. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley, California
- Reeder T.W., Cole C.J. & Dessauer H.C. 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.
- Sánchez Herrera O. 1980. Diagnósis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. Pp 155.
- Sinervo B., Méndez-de la Cruz F., Miles D.B., Heulin B., Bastiaans E., Villagrán-Santa Cruz M., Lara-Resendiz R., Martínez-Méndez N., Calderón-Espinosa M.L., Meza-Lázaro R.N., Gadsden H., Ávila M. Morando L.J., De la Riva I.J., Sepulveda P.V., Duarte Rocha C.F., Ibarquingoitia N., Aguilar Puntriano C., Massot M., Lepetz V., Oksanen T.A., Chapple D.G., Bauer A.M., Branch W.R., Clobert J. & Sites J.W. Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*. 328, 894-899.
- Taylor H.L. & Cooley C.R. 1995a. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic Teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica*. 51: 67-76.
- Taylor H.L. & Cooley C.R. 1995b. Patterns of meristic variation among parthenogenetic teiid lizards (genus *Cnemidophorus*) of the Yucatan Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* and *C. deppei*. *Journal of Herpetology*. 29:583-592.
- Taylor H.L., Walker J.M., Cordes J.E. & Manning G.J. 2005. Application of the evolutionary species concept to parthenogenetic entities: Comparison of postformational divergence in two clones of *Aspidoscelis tessellata* and between *Aspidoscelis cozumela* and *Aspidoscelis maslini* (Squamata: Teiidae). *Journal of Herpetology* 39:266–277
- Vitt L.J. & Breitenbach G.L. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). In: WRIGHT, J. W. & VITT, L. J. eds. *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Norman, Oklahoma Museum of Natural History. Pp.211-244.
- Wright J.W. 1993. Evolution of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). 27-82. In: *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J.W. Wright and L.J. Vitt. Oklahoma Museum of Natural History. Oklahoma.



Mapa 1. Cálculo del Área de Ocurrencia (AOO) de *Aspidoscelis cozumela*.



Mapa 2 . Cálculo del Área de Ocurrencia (AOO) de *Aspidoscelis maslini*.

DISCUSIÓN

La modelación del nicho ecológico permite realizar hipótesis sobre las características abióticas necesarias para la distribución de las especies. A su vez, ayuda a determinar si estas características ambientales, que representan el nicho fundamental, se mantienen conservadas a través de linajes o han evolucionado al grado de divergir.

Los linajes *A. maslini* y *A. rodecki* presentan conservadurismo de nicho ecológico, por lo que pueden habitar similares características ambientales y regiones geográficas, lo cual indica la posibilidad de encontrar simpatria entre poblaciones, sin embargo no se tiene registro de esto. Se ha planteado que el evento de hibridación que dio origen a *A. rodecki* es más reciente que el que produjo a *A. maslini* (Hernández-Gallegos et al., 2003; Manríquez-Morán y Méndez- de la Cruz, 2012). La reducida distribución de *A. rodecki* podría apoyar esta postura, ya que a pesar de tener la capacidad de habitar las condiciones disponibles en otros sitios, no ha tenido el tiempo suficiente para lograr una mayor distribución en la península. Lo anterior tomando en consideración que la capacidad de habitar ambientes aislados por barreras geográficas (islas) y con características ambientales adversas (calidad térmica baja) está comprobada (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013). Sin embargo, no se pueden descartar las interacciones biológicas, en particular con la especie materna (*A. angusticeps*), ya que presentan las mismas preferencias y requerimientos fisiológicos. Lo cual podría establecer competencia entre las especies, sugiriendo el establecimiento de la especie materna en hábitats menos agrestes y el desplazamiento de la especie unisexual a sitios térmicamente adversos. A su vez, la distribución de las poblaciones de *A. maslini* en las costas e islas de la península, también podría plantear un evento de competencia interespecífica. Estas hipótesis sobre la restricción geográfica de *A. rodecki*, tendrían que ser esclarecidas con base en metodologías de interacción ecológica tanto en laboratorio como *in situ*.

Cullum (1977) menciona que las especies partenogenéticas presentan una tendencia general a expresar un desempeño fisiológico inferior que las especies parentales, debido a la incompatibilidad de dos genomas que no han coevolucionado previamente así como a la

acumulación de mutaciones deletéreas. Sin embargo, en el presente trabajo se ha mostrado que las especies partenogenéticas habitan amplia y exitosamente ambientes térmicamente adversos. Anteriormente se ha planteado que las especies partenogenéticas pueden ser fenotípicamente más similares a una de las especies parentales y en el caso de presentar menor desempeño fisiológico generaría desventaja a las especies unisexuales (Medica, 1967; Schall, 1978). Sin embargo, en el presente trabajo se pudo comprobar que las especies partenogenéticas son similares a solo una de las especies parentales en el aspecto de requerimientos fisiológicos, a pesar de ello las especies unisexuales son eficientes en la termorregulación, contrarrestando las condiciones ambientales adversas, lo que representa organismos competitivos y altamente eficientes al habitar en condiciones ambientales cambiantes.

El conservadurismo de preferencias térmicas entre *A. maslini* y *A. deppii*, actualmente no genera competencia, por lo que podría explicar la distribución geográfica amplia de la especie unisexual en la península, asociado también a la capacidad de habitar exitosamente diferentes ambientes, ya que la especie parental no habita la península más allá de Isla del Carmen, a pesar de ser una especie de amplia distribución (desde Guerrero, México hasta Costa Rica). Históricamente ambas especies habitaban Isla del Carmen, Campeche, sin embargo no se encontró simpatría en los lugares visitados. Por otra parte es probable que el taxón *A. deppii* con tres subespecies, esté conformado por más especies aun no reconocidas, por lo que para realizar un modelo de nicho ecológico para esta especie, es necesario primero contar con una filogenia adecuada de este complejo así como tener certeza que la identificación es correcta en los puntos de colecta. Al respecto, la delimitación adecuada del taxón podría ayudar en la determinación de la distribución para poder generar modelos de nicho ecológico únicamente con el taxón parental y con base en su área de distribución, lo cual generaría modelos de nicho ecológico adecuados para compararse con las especies unisexuales.

Las especies del complejo *A. cozumela* deben considerarse, al igual que muchas otras especies partenogenéticas con origen híbrido, como especies con capacidad de habitar diferentes ambientes, tanto áreas con condiciones ambientales ideales como zonas aisladas

y hábitats agrestes, donde al parecer las especies parentales no pueden distribuirse, ya que implicaría mayor esfuerzo para la obtención de los requerimientos fisiológicos indispensables para los ectotermos. Las especies unisexuales del complejo *A. cozumela* deben ser consideradas como especies exitosas en ambientes cambiantes y son un ejemplo del vigor híbrido, debido al intervalo de condiciones térmicas que pueden habitar exitosamente, a pesar de mantener conservadurismo en aspectos fisiológico con alguna de las especies parentales.

La modelación de nicho ecológico permitió determinar áreas de distribución potencial. En el presente estudio se corroboraron las predicciones y se amplió la distribución de *A. maslini* en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, así como la tercera isla habitada por esta especie (Tchal). Con base en los modelos distribución, se localizaron condiciones propicias para el establecimiento de poblaciones de *A. maslini* a lo largo de la costa ubicada entre Punta Herrero y Puerto Morelos en Quintana Roo, así como en las áreas de selva cercanas a la Reserva de la Biosfera Calakmul en Campeche, que son zonas con índice de perturbación bajo y con menos estudios herpetofaunísticos. Desafortunadamente también se localizaron poblaciones disminuidas y extinciones locales debido a la modificación ambiental, generada principalmente, por la construcción de infraestructura hotelera sobre las dunas costeras y la erradicación de la vegetación halófila. Los eventos estocásticos naturales, también afectan las condiciones ambientales de los lugares habitados por las lagartijas partenogénicas. Debido a que la intensidad de los huracanes originados en el Mar Caribe se han incrementado en un periodo de 20 años debido al cambio climático (Carranza-Edwards et al., 2004). Desde el año 2009 cuando se registró la disminución de poblaciones costeras de *A. maslini* y *A. rodecki*, se han enviado propuestas de conservación a las entidades encargadas de las áreas naturales protegidas (CONANP) y a la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Así también, se ha participado en asociaciones internacionales (IUCN) con el objetivo de dar a conocer la información actualizada y promover gestiones para la inclusión de especies amenazadas. En ambos casos el problema mayor es la gestión interna de la información así como la lentitud del proceso para que sea reconocida y categorizada. Aunado a esto se ha difundido la información en foros y congresos nacionales e internacionales a nivel científico y de

divulgación. Con base en la información ecológica, fisiológica, de nicho ecológico y de distribución generada y sumada a los antecedentes reportados, se realizó la propuesta para la inclusión de *A. maslini* y *A. cozumela* en la NOM 059. La propuesta ésta generada y será enviada en el presente año al abrirse la convocatoria bajo los términos legales y los procedimientos dictados por la NOM 059-2010. Con lo cual se busca obtener la categoría de protección para estas dos especies y generar apoyos legales para su protección y conservación en el territorio nacional.

El conservadurismo de nicho ecológico y de requerimientos fisiológicos entre *A. maslini* y *A. cozumela*, apoyan la estrecha relación y las semejanzas genéticas observadas anteriormente (Taylor y Cooley, 1995a,b, Manríquez-Morán, 2002; Manríquez-Morán et al., 2000), por lo que se concluye que especies partenogenéticas originadas en el mismo evento de hibridación, conservan rasgos fisiológicos, ecológicos y genéticos. Sin embargo, debido a la diferenciación cromosómica, morfológica y al aislamiento geográfico, estas especies deben considerarse como taxones diferentes, ya que los eventos de mutación postformacionales deben ser tomados como el origen de nuevas especies partenogenéticas (Echelle, 1990; Taylor y Cooley, 1995a,b; Manríquez-Moran et al., 2000) con características fisiológicas y ecológicas propias de la especie.

CONCLUSIONES

1.- Existe conservadurismo de requerimientos y preferencias térmicas entre las especies unisexuales y parentales. Sin embargo, el conservadurismo se presenta no importando el sexo de la especie parental (*A. maslini* y *A. cozumela* = *A. deppii*; *A. rodecki* = *A. angusticeps*). El conservadurismo filogenético también se observa entre las especies generadas por el mismo evento de hibridación *A. maslini* y *A. cozumela*. No así entre las especies provenientes de diferentes linajes (*A. maslini* y *A. cozumela* ≠ *A. rodecki*), ya que se presentan divergencia de los requerimientos y preferencias fisiológicas.

2.- Se caracterizó el nicho fundamental de las especies clonales y se determinó conservadurismo de nicho ecológico entre las especies formadas por el mismo evento de hibridación, *A. maslini* y *A. cozumela*. Así mismo entre las especies de diferentes linajes (*A. maslini* y *A. rodecki*), lo cual pudo ser influenciado por la mayor capacidad de *A. maslini* de habitar diferentes ambientes, ya que presenta amplia distribución. Sin embargo, entre las especies clonales genéticamente más alejadas y provenientes de diferentes linajes se determinó diferenciación del nicho ecológico (*A. cozumela* ≠ *A. rodecki*).

3.- La distribución limitada de *A. rodecki* puede estar influenciada por dos factores principalmente. Un origen más reciente que el de *A. maslini* que no ha permitido colonizar otros ambientes y la posible competencia interespecífica con la especie materna (debido a que presentan preferencias térmicas similares) por los requerimientos fisiológicos que son esenciales para los ectotermos, ya que la especie materna se encuentra ampliamente distribuida en la península de Yucatán. A su vez, el establecimiento de *A. maslini* en las áreas de costa e islas puede ejercer competencia por el espacio.

4.- Las especies del complejo *A. cozumela* son especies con la capacidad de habitar diferentes ambientes, incluso los agrestes y aislados. Donde al parecer las especies parentales son menos eficientes en comparación con las unisexuales y por lo tanto no son ambientes que habiten típicamente. Las especies clonales deben ser caracterizadas como especies altamente eficientes y colonizadoras de ambientes cambiantes, probablemente por

el vigor híbrido conferido por su origen. A su vez, el conservadurismo de requerimientos fisiológicos apoya la hipótesis de la variación congelada del nicho. Sin embargo, las lagartijas no pueden tolerar la modificación radical del ambiente así como la extirpación de la vegetación halófito.

5.- Con base en las diferencias de requerimientos fisiológicos, de nicho ecológico y de aislamiento geográfico, se apoya la idea de mantener las tres especies unisexuales actuales del complejo *A. cozumela*. Ya que *A. cozumela* puede ser considerado un linaje separado de *A. maslini*, a pesar de las similitudes ecológicas y fisiológicas producidos por la relación filogenética.

6.- Se propone la inclusión en la Norma Oficial Mexicana (NOM 059) de *A. maslini* (Amenazada) y *A. cozumela* (en Peligro de Extinción) para su protección. Esto con base en el MER que es requisito para formular la propuesta de conservación para una especie. La inclusión y la aplicación de los reglamentos en las zonas que habitan estas especies son urgentes, debido a la extinción local y severa afectación en las poblaciones de las especies unisexuales, ejercida principalmente por la industria turística.

REFERENCIAS

(RESUMEN, INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES DE CAPÍTULO III Y DISCUSIÓN)

- Adams M., Foster R., Hutchinson M.N., Hutchinson R.G. & Donnelland S.C. 2003. The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis. *Evolution*. 57: 2619-2627.
- Avisé J.C. 2008. *Clonality: The Genetics, Ecology, and Evolution of Sexual Abstinence in Vertebrate Animals*. Oxford Univ. Press, New York.
- Bell G. 1982. *The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality*. University California Press, Berkeley, California.
- Booth W., Johnson D.H., Moore S., Schal C. & Vargo E.L. 2011a. Evidence for viable, non-clonal but fatherless *Boa constrictors*. *Biol Lett*. 7:253-256. Chapman DD, Firchau B, Shivji MS. 2008. Parthenogenesis in a large-bodied requiem shark, the blacktip *Carcharhinus limbatus*. *Journal of Fish Biology*. 73:1473-1477.
- Booth W., Million L., Reynolds R.G., Burghardt G.M., Vargo E.L., Schal C., Tzika A.C. & Schuett G.W. 2011b. Consecutive virgin births in the New World boid snake, the Colombian rainbow boa, *Epicrates maurus*. *Journal of Heredity*. 102:759-763.
- Booth W., Smith C.F., Eskridge P.H., Hoss S.K., Mendelson J.R. III & Schuett G.W. 2012. Facultative parthenogenesis discovered in wild vertebrates. *Biology Letters*.
- Calderón-Mandujano R., Bahena-Basave H. & Calmé S. 2008. *Anfibios y reptiles de la reserva de Sian Ka'an y zonas aledañas*. México. CONABIO. Pp.110.
- Campbell J.A. 1998. *Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan, and Belize* (Animal Natural History Series. University of Oklahoma Press. 400 pp.
- Carranza Edwards A.L., Rosales Hoz M., Caso Chávez & Morales de la Garza. 2004. La geología ambiental de la zona litoral, p.573-602. En: M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico ambiental del golfo de México*. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAT. Instituto de Ecología A:C. INECOL, Harte Research Institute for gulf of México studies, Texas A&M University Corpus Christi, Vol1, Pp 626.
- Case T.J. & Taper M.L. 1986. On coexistence in sexual and asexual species of *Cnemidophorus* lizards. *Oecologia*. 83: 220-227.

- Chiszar D., Gingery T., Gingery B. & Smith H.M. 1999. *Phymaturus patagonicus* (Argentine chuckwalla) facultative parthenogenesis. *Herpetological Review*. 30, 98.
- Cole C.J. 1975. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. In: *Intersexuality in the animal kingdom*. R. Reinboth. Springer-Verlag. New York. 340-355.
- Colli G.R., Caldwell J.P., Costa G.C., Gainsbury A.M., Garda A.A., Mesquita D.O., Filho C.M., Soares A.H.B., Silva V.N., Valdujo P.H, Vieira G.H.C., Vitt L.J., Werneck F.P., Wiederhecker H.C. & Zatz M.G. 2003. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado Biome in Central Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*. 14:1-14.
- Cuellar O. 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetics factors. *The American Naturalist*. 108: 625-648.
- Cuellar O. 1977. Animal parthenogenesis: a new evolutionary-ecological models is needed. *Science*. 197: 837-843.
- Cuellar O. 1987. The evolution of parthenogenesis: a historical perspective. 43- 104. In: *Meiosis*. P.B. Moens. Academic Press, New York.
- Cuellar O. 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica* 70: 1-13.
- Cuellar O., Reuter-Cortez A. & Méndez-de la Cruz F.R. 1995. Spontaneous triploidy in vertebrates, and the origin of parthenogenesis in lizards. *Evolución Biológica* 8 y 9: 275-282.
- Cullum A.J. 1997. Comparisons of physiological performance in sexual and asexual whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*): implications for the role of the heterozygosity. *The American Naturalist*. 15: 24-47.
- Dachary A.C. 2008. Los límites del desarrollo local en una región de turismo global en el caso del corredor Cancún-Tulum. México. *Aportes y transferencias* 12(1): 41-56.
- Darevsky I.S. 1958. Natural parthenogenesis in certain subspecies of rock lizard (*Lacerta saxicola* Eversmann). *Dokl. Akad. Nauk SSSR Biol. Sci.* 122: 730-732.
- Darevsky I.S. 1992. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. 21-39. In: *Herpetology: current research on the biology of amphibians and reptiles*. K. Adler. Proceeding of the First World Congress of Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contribution on Herpetology, Oxford, Ohio.

- Dawley R.M. 1989. An introduction to unisexual invertebrates. In: evolution and ecology of unisexual invertebrates. R. M. Dawley y J. P. Bogart. New York State Museum, Albany, New York. Pp 466.
- Diario Oficial de la Federación. 2010. Segunda Sección, 30 de diciembre de 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Norma Oficial Mexicana NOM-059- ECOL-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Pp. 1-78.
- Díaz de la Vega-Pérez A.H., Jiménez-Arcos V.H., Manríquez-Morán N.L. & Méndez-de la Cruz F.R. 2013. Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata:Teiidae) and their parental species. Herpetological Journal. 23:93-104.
- Díaz de la Vega-Pérez A.H., Téllez-Valdés O., Martínez-Méndez N. & Méndez-de la Cruz F.R. Ecological Niche of the *Aspidoscelis cozumela* complex (Parthenogenetic Lizards) in the Yucatán Península, México. En proceso.
- Echelle A. 1990. Nomenclature and non-Mendelian ("clonal") vertebrates. Systematic Zoology. 39:70-78.
- Eldredge N. 1985. Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought. Oxford University Press, Nueva York.
- Elton C.S. 1927. Animal Ecology (Sidgwick and Jackson, London).
- Fritts T.H. 1969 The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. Copeia. 519-535.
- Gómez-Ramírez M. 1998. Ciclones tropicales que entraron a la Península de Yucatán de 1970 a 1995. Revista Geográfica. 124:153:171.
- Grinnell J. 1917. The niche relationships of the California thrasher. Auk 34:427-433
- Hernández-Gallegos O., Manríquez-Moran N.L., Villagrán-Santa Cruz M., Méndez-de la Cruz F.R. & Cuellar O. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizard of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatán Peninsula of Mexico. Biogeographica. 74:117-124.
- Hernández-Gallegos O., Méndez de la Cruz F.R., Villagrán-Santa Cruz M. & Cuellar O. 2003. Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a

- parthenogenetic lizard from the Yucatán Peninsula. *Journal of Herpetology*. 37: 527-532.
- Hernández-Gallegos O. 2004. Demografía de los lacertilios del complejo *Aspidoscelis (Cnemidophorus) cozumela* (Sauria: Teiidae) y sus especies parentales, en la Península de Yucatán, México. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Hutchinson G.E. 1944. Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relation between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters. *Ecology*. 25, 3-26.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22 (2): 415–427.
- Hutchinson G.E. 1965. The ecological theater and the evolutionary play. New Haven: Yale University Press. Pp 164.
- Köhler G. 2008. Reptiles of Central America.. Pp 360.
- Lara-Reséndiz R.A., Larraín-Barrios C.B., Díaz de la Vega-Pérez A.H & Centenero-Alcalá E. 2013. Boa constrictor (*Boa Constrictor*). Reproduction/Facultative parthenogenesis. *Herpetological Review*. 44(1):151.
- Lee J.C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Cornell University Press. Ithaca USA. Pp 500.
- Lenk P., Eidenmueller B., Staudter H., Wicker R. & Wink M. 2005. A parthenogenetic *Varanus*. *Amphibia-Reptilia*. 26:507-514.
- Lowe C.H. & Wright J.W. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (whiptail lizards) in western North America, *Journal of Arizona Academy of Sciences*. 4: 81-87.
- Lowe C.H., Wright J.W., Cole C.J. & Bezy R.L. 1970. Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology* 19:128-141.
- Lynch M., Burger R., Butcher D. & Gabriel W. 1993. The mutational meltdown in asexual populations. *Journal of Heredity*. 84: 339-344.
- McCoy C.J. & Maslin T.P. 1962. A review of the lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. *Copeia*. 620-627.

- Manríquez-Moran N.L. 2002. Origen y diversidad clonal de las especies de lagartijas partenogénicas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de doctorado. UNAM. México. Pp 108.
- Manríquez-Morán N.L. 2007. Diversidad clonal en los lacertilios unisexuales del género *Aspidoscelis*. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana. 15:1-12.
- Manríquez-Moran N.L. & Méndez-de la Cruz F.R. 2008. Genetic homogeneity between two populations of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis cozumela*. Revista Mexicana de Biodiversidad. 79:421-426.
- Manríquez-Morán, N.L. & Méndez de la Cruz F.R. 2012. Origin and clonal diversity of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): chromosomal evidence. Phyllomedusa 11(1):29-35.
- Manríquez-Moran N.L., Villagrán-Santa Cruz M. & Méndez-de la Cruz F.R. 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. Journal of Herpetology. 34: 634-637.
- Medica P.A. 1967. Food habits, habitat preference, reproduction and diurnal activity in four sympatric species of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in south-central New México. Bulletin southern California Academy of Sciences. 66:251-276.
- Moritz C., Brown W.M., Densmore L.D., Wright J.W., Vyas D., Donnellan S., Adams M. & Baverstock P. 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). 87-112. In: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. R.M. Dawley y J.P. Bogart. New York State Museum, Albany, New York. 466.
- Moritz C., Wright J.W., Singh V. & Brown W.M. 1992. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. Herpetological. 48: 417-424.
- Muller H.J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. Mutational Research. 1: 2-9.
- Nussbaum, R.A. 1980. The brahminy blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) in the Seychelles Archipelago: distribution, variation, and further evidence for parthenogenesis. Herpetologica 36: 215-221.

- Peccinini D. 1971. Chromosome variation in population of *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazon Valley (Sauria: Teiidae). *Ciencia e cultura*. 23: 133-136.
- Pérez-Villegas & Carrascal. 2000. El desarrollo turístico en Cancún, Quintana Roo y sus consecuencias sobre la cubierta vegetal. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía. UNAM*. 43:145-166.
- Peterson A.T., Soberón J. & Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*. 285:1265- 67
- Pianka E.R. & Vitt L.J. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley, California.
- Rand D.M., Haney R.A. & Fry A.J. 2004. Cytonuclear coevolution: the genomics of cooperation. *TRENDS*. 19:12. 645-643.
- Reeder T.W., Cole C.J. & Dessauer H.C. 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.
- Rubio-Maldonado E., Murad-Robles M. & Rovira-Sanroque J. 2010. Crisis ambiental en la costa de Quintana Roo como consecuencia de una visión limitada de lo que representa el desarrollo sustentable. *Argumentos*. 23(63).
- Sánchez-Herrera O. 1980. Diagnósis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. Pp 155.
- Sánchez O., Medellín R, Aldama A, Goettsch B, Soberón J & Tambutti M. 2007. Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER). INE-SEMARNAT y CONABIO. Pp 173.
- Schall JJ. 1978. Reproductive strategies in sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus*): two parthenogenetic and three bisexual species. *Copeia*. 1978:108-116.
- Soberón J. & Peterson A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2, 1-10.
- Suomalainen E., Saura A. & Lokki J. 1976. Evolution of parthenogenetic insects. *Evolutionary biology*. 9. 209:257.

- Taylor H.L. & Cooley C.R. 1995a. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic Teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica*. 51: 67-76.
- Taylor H.L. & Cooley C.R. 1995b. Patterns of meristic variation among parthenogenetic teiid lizards (genus *Cnemidophorus*) of the Yucatan Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* and *C. deppei*. *Journal of Herpetology*. 29:583-592.
- Taylor H.L., Walker J.M., Cordes J.E. & Manning G.J. 2005. Application of the evolutionary species concept to parthenogenetic entities: Comparison of postformational divergence in two clones of *Aspidoscelis tessellata* and between *Aspidoscelis cozumela* and *Aspidoscelis maslini* (Squamata: Teiidae). *Journal of Herpetology*. 39:266-277.
- Vandel A. 1928. La parthénogénèse géographique contribution a l'étude biologique et cytologique de la parthénogénèse naturelle. *Bulletin of Biology France and Belgium*. 62: 164-281.
- Vitt L.J. & Breitenbach G.L. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). In: Wright J. W. & Vitt L. J. eds. *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Norman, Oklahoma Museum of Natural History. 211-244.
- Vrijenhoek R.C. 1989. Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates. 24-31. In: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley and J. P. Bogart. Bulletin 466. New York States Museum, Albany, New York.
- Wiens J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*. 58(1), 193-197.
- Wiens J.J. & Graham C.H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519-539.
- Wright J.W. 1993. Evolution of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). 27-82. In: *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. J. W. Wright and L. J. Vitt. Oklahoma Museum of Natural History. Oklahoma.

ANEXOS

Criterio	Nombre	Gradaciones Numéricas	Descripción
A	Amplitud de la distribución del taxón en México	<p>I) muy restringida = 4 Se aplica tanto para especies microendémicas como para especies principalmente extralimitantes con escasa distribución en México (menor a 5% del Territorio Nacional).</p> <p>II) restringida = 3 Incluye especies cuyo ámbito de distribución en México se encuentra entre el 5 y el 15% del Territorio Nacional.</p> <p>III) medianamente restringida o amplia = 2 Incluye aquellas especies cuyo ámbito de distribución es mayor que el 15%, pero menor que el 40% del Territorio Nacional.</p> <p>IV) ampliamente distribuidas o muy amplias = 1 Incluye aquellas especies cuyo ámbito de distribución es igual o mayor que el 40% del Territorio Nacional.</p>	Es el tamaño relativo del ámbito de distribución natural actual en México.
B	Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón	<p>I) hostil o muy limitante = 3</p> <p>II) intermedio o limitante = 2</p> <p>III) propicio o poco limitante = 1</p>	Es el conjunto actual estimado de efectos del hábitat particular, con respecto a los requerimientos conocidos para el desarrollo natural del taxón que se analiza, en términos de las condiciones físicas y biológicas. No determina la calidad de un hábitat en general. Cuando una especie sea de distribución muy amplia, se hará una estimación integra del efecto de la calidad del hábitat para todo su ámbito
C	Vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón	<p>I) vulnerabilidad alta = 3</p> <p>II) vulnerabilidad media = 2</p> <p>III) vulnerabilidad baja = 1</p>	Es el conjunto de factores relacionados con la historia o forma de vida propios del taxón, que lo hacen vulnerable. Dependiendo de la disponibilidad de información específica, algunos ejemplos de tales factores pueden ser: estrategia reproductiva, parámetros demográficos más relevantes, historia de vida, fenología, intervalos de tolerancia, parámetros fisicoquímicos, aspectos alimentarios, variabilidad genética, grado de especialización, tasa de reclutamiento, efecto nodriza, entre otros.
D	Impacto de la actividad humana sobre el taxón	<p>I) alto impacto = 4</p> <p>II) impacto medio = 3</p> <p>III) bajo impacto = 2</p>	Es una estimación numérica de la magnitud del impacto y la tendencia que genera la influencia humana sobre el taxón que se analiza. Considera aspectos como la presión por asentamientos humanos, fragmentación del hábitat, contaminación, uso, comercio, tráfico, cambio del uso de suelo, introducción de especies exóticas, realización de obras de infraestructura, entre otros.

Cuadro 1. Criterios para evaluar el riesgo de extinción de una especie, así como una breve descripción de los aspectos a evaluar.

Orden	Familia	Especie	IUCN	CITES (Apéndice)	NOM 059 2010	Reproducción - Modo de determinación sexual	Hábitat
Crocodylia	Crocodylidae	<i>Crocodylus acutus</i>	VU	I	Pr	Ovi - DST	Ac - Lag/Mar
Testudines	Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	EN	I	P	Ovi - DST	Ac - Mar
		<i>Chelonia mydas</i>	EN	I	P	Ovi - DST	Ac - Mar
		<i>Eretmochelys imbricata</i>	CR	I	P	Ovi - DST	Ac - Mar
Squamata	Gekkonidae	<i>Aristelliger georgeensis</i>	-	-	Pr	Ovi - Crom	Arb
		<i>Hemidactylus frenatus</i>	-	-	-	Ovi - Crom	Arb
	Iguanidae	<i>Ctenosaura similis</i>	LC	-	A	Ovi - Crom	Ter
		<i>Iguana iguana</i>	-	II	Pr	Ovi - Crom	Arb/Ter
	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus cozumela</i>	LC	-	Pr	Ovi - Crom	Ter
		<i>Sceloporus lundelli</i>	LC	-	-	Ovi - Crom	Arb
		<i>Sceloporus chrysostictus</i>	LC	-	-	Ovi - Crom	Ter
	Polychrotidae	<i>Anolis allisoni</i>	-	-	-	Ovi - Crom	Arb
		<i>Anolis sagrei</i>	-	-	-	Ovi - Crom	Arb-Ter
	Scincidae	<i>Mabuya unimarginata</i>	-	-	-	Viv - Crom	Ter-Arb
	Teiidae	<i>Aspidozelis cozumela</i>	LC	-	-	Ovi - Part	Ter
		<i>Aspidozelis rodecki</i>	NT	-	P	Ovi - Part	Ter
		<i>Aspidozelis maslini</i>	LC	-	-	Ovi - Part	Ter
		<i>Aspidozelis angusticeps</i>	LC	-	-	Ovi - Crom	Ter
		<i>Aspidozelis deppii</i>	LC	-	-	Ovi - Crom	Ter
	Corytophanidae	<i>Basiliscus vittatus</i>	-	-	-	Ovi - Crom	Arb - Ter
	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	-	II	A	Viv - PF	Arb - Ter
	Dipsadidae	<i>Conopsis lineatus</i>	LC	-	-	Ovi - Crom	Ter
	Colubridae	<i>Oxybelis aeneus</i>	-	-	-	Ovi - Crom	Arb
Viperidae	<i>Agkistrodon bilineatus</i>	NT	-	Pr	Viv - Crom	Ter	

Cuadro 2. Especies que habitan en simpatria con las especies del complejo *A. cozumela* en las dunas costeras y vegetación halófila alejadas < 40 m de la línea de costa, las cuales fueron registradas durante el trabajo de campo. VU: Vulnerable, EN: Peligro de Extinción, CR: Peligro Crítico de Extinción, LC: Menor Preocupación, NT: Casi Amenazada. Pr: Protección Especial, A: Amenazada, P: Peligro de Extinción. Ovi: Ovíparos, Viv: Vivíparos, DST: Determinación sexual por temperatura, Crom: Determinación sexual por cromosomas, PF: partenogénesis facultativa. Ac: Acuático, Lag: Lagunar, Mar: Marino, Arb: Arbóreo, Ter: Terrestre.