

2 E. J. 18



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
"ZARAGOZA"**

VARIACION MORFOLOGICA EN *SCELOPORUS GRAMMICUS* (LACERTILIA, IGUANIDAE), ENTRE POBLACIONES DE LAS PARTES CENTRAL Y NOROCCIDENTAL DE SU AREA DE DISTRIBUCION

T E S I S P R O F E S I O N A L
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGIA
P R E S E N T A:
ADRIAN NIETO MONTES DE OCA



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 está 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.

INDICE

	Página
AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN.....	2
INTRODUCCION.....	4
DESCRIPCION DE LAS LOCALIDADES DE PROCEDENCIA DE LAS MUESTRAS COMPARADAS.....	18
METODOLOGIA.....	25
RESULTADOS.....	37
DISCUSION Y CONCLUSIONES.....	53
FUENTES DE ERROR.....	81
LITERATURA CITADA.....	85
ANEXO.....	90

RESUMEN

Se examinó la variación morfológica existente en 10 proporciones morfológicas, 12 caracteres merísticos y 4 caracteres multiestado, entre una población de lagartijas actualmente incluida en el taxón Scolecopus grammicus microlepidotus del Nevado de Colima, Jalisco, población aislada y periférica en el extremo Oeste de la distribución de dicho taxón, y dos poblaciones más de éste; del Nevado de Toluca y de Cempoala, México, tomadas como referencia de las poblaciones de la parte central de la distribución del mismo.

Se hallaron algunas diferencias estadísticamente significativas entre la población del Nevado de Colima y las otras dos poblaciones comparadas, tanto en caracteres que no mostraron dimorfismo sexual (en tres de ellos), como en caracteres sexualmente dimórficos (en cuatro de ellos en los machos y en dos de ellos en las hembras), pero en ningún caso tales diferencias mostraron ser lo suficientemente grandes como para ser consideradas significativas desde un punto de vista taxonómico.

De lo anterior se concluye que la población de S. grammicus del Nevado de Colima no ha sufrido ninguna diferenciación de magnitud considerable, o, por lo menos, significativa taxonómicamente, con respecto a las restantes poblaciones del llamado complejo grammicus (por lo menos, en lo que a los caracteres comparados se refiere). Tal conclusión es apoyada por indicios de que la población del Nevado de Colima tampoco ha sufrido diferenciación cariotípica ni genética respecto a las demás poblaciones del complejo. Lo anterior no apoya la sugerencia hecha por algunos autores de que el aislamiento geográfico pueda ser la causa principal de diferenciación morfológica y/d genética

en S. grammicus.

Finalmente, se discute la ubicación taxonómica correspondiente a la población de grammicus del Nevado de Colima, con respecto a las teorías existentes del estado taxonómico de las poblaciones de lagartijas incluidas en el complejo del mismo nombre.

INTRODUCCION

El género de lagartijas Sceloporus es uno de los más diversos dentro de la familia Iguanidae, comprendiendo alrededor de 68 especies, y ha sido considerado como una de las radiaciones más exitosas de esta familia en Nortá y Mesoamérica (Sites, 1982). Su taxonomía ha resultado particularmente difícil, ya que presenta una gran variabilidad y una distribución continua, en la cual son comunes las especies polítipicas cuyas subespecies se distribuyen alineadas geográficamente, unas junto a otras, pero sin excluirse totalmente, sino superponiéndose a través de intergradaciones como los eslabones en una cadena (Smith, 1939).

Smith (op. cit.) indicó que, como consecuencia de lo anterior, los autores que hasta entonces trabajaron con la taxonomía de todo el género, discreparon grandemente en la disposición y el arreglo de sus especies; y, ya entonces, reconoció que el género ofrecía problemas atractivos en la derivación de especies y en la distribución geográfica de las mismas.

Entre las especies del género, Sceloporus grammicus ocupa el tercer lugar, en cuanto a la extensión de sus áreas de distribución, ocurriendo desde el sur de Texas, en los Estados Unidos de Norteamérica, hacia el Sur y hacia el Oeste hasta las áreas montañosas de Oaxaca en México (Sites, op. cit.). La variación morfológica existente en esta especie ha sido la causa de constantes problemas taxonómicos, que perduran en gran medida hasta nuestros días (Sites y Dixon, 1981; Sites, 1982), y que se han visto aumentados en número, magnitud y complejidad al descubrirse también en ella una enorme variación cromosómica (Hall, 1973), y al hallarse también algunas discrepancias entre los con

juntos de datos morfológicos, cariológicos y proteínicos obtenidos para la especie por distintos autores.

A fin de ilustrar la problemática existente en relación al estado taxonómico de las poblaciones de lagartijas incluidas actualmente en el taxón S. grammicus, podemos retroceder hasta el trabajo monográfico del género Sceloporus realizado por Smith (1939), que constituye un buen punto de partida para el efecto, ya que en él se desarrollaron los conceptos taxonómicos básicos relativos a la especie de nuestro interés.

En dicho trabajo, Smith arregló a las especies del género en varios grupos de especies, uno de los cuales fue el grupo de especies grammicus (ó grupo grammicus, por simplicidad), constituido por cuatro formas: Sceloporus heterolepis, S. grammicus, S. microlepidotus microlepidotus y S. microlepidotus disparilis. Dejando a un lado a S. heterolepis, cuyo estado taxonómico es claro hasta la fecha, Smith (1939, p. 177) señaló que el resto del grupo "mostraba poca variación", excepto en el número de escamas dorsales, carácter que mostraba la mayoría de las diferencias específicas y subespecíficas en el mismo. Sin embargo, este autor reportó una notable variación en varios caracteres de escutelación y coloración en S. m. microlepidotus y S. m. disparilis; si se considera la sugerencia de Sites y Dixon (1981) de tratar a la segunda forma como una sinonimia de la primera (bajo sus nombres más recientes, S. grammicus microlepidotus y S. grammicus disparilis, ver abajo), resulta obvio que toda la variación hallada en las mismas sería atribuible a una sola forma, resultando así aún más notable. Además, Smith (op. cit., p. 189) estableció lo siguiente refiriéndose a S. m. microlepidotus:

"This subspecies tends strongly toward formation

of local populations wich differ from each other in various minor characters such as details of coloration, average dorsal scale count, and size of supracoculars; the populations are not, so far I can determine, sufficiently well marked to be differentiated from other populations"

Por otra parte, Smith distinguió a S. grammicus (a la que describió basándose en sólo dos ejemplares de "Tehuantepec") de las demás formas del grupo de especies del mismo nombre basándose principalmente en dos de sus características: su bajo número de escamas dorsales y el hecho de que sus escamas dorsales y laterales del cuello no estaban abruptamente diferenciadas entre sí. Esta última característica ha sido considerada "más bien nebulosa" por Sites y Dixon (1981, p. 65), y no fue usada en la revisión del grupo grammicus realizada por el propio Smith y por Laufé (1945), con lo que su significancia como carácter taxonómico ha resultado más bien oscura.

En la citada revisión, Smith y Laufé, sobre la base de material adicional colectado por el mismo Smith durante los años 1939-1940, propusieron algunos cambios taxonómicos dentro del grupo grammicus. Este material demostraba que las anteriormente consideradas especies diferentes, S. microlepidotus y S. grammicus, eran en realidad razas geográficas de una misma y única especie, a la que debía corresponder el nombre de S. grammicus. De esta manera, sugirieron las siguientes modificaciones:

- S. grammicus = S. grammicus grammicus.
S. m. microlepidotus = S. grammicus microlepidotus.
S. m. disparilla = S. grammicus disparilla.

Empero, estos autores reconocieron también, ya desde entonces, el problema que representa el distinguir de manera definitiva entre estas subespe-

cies, ya que encontraban una completa intergradación, de límites no muy bien conocidos, entre S. g. grammicus y S. g. microlepidotus, así como entre esta última forma y S. g. disparilis; además, señalaron que las diferencias morfológicas existentes entre S. g. grammicus y S. g. disparilis eran tan pequeñas, que de ser estas formas simpátricas, quizá serían irreconocibles como formas distintas. No obstante, estando sus áreas de distribución tan separadas por la área ocupada por S. g. microlepidotus, consideraron mejor mantenerlas como subespecies distintas, aunque sólo fuera basándose en criterios geográficos.

El material adicional también llevó a Smith y Laufé (1945, p. 332) a extender la área de distribución de la forma ahora llamada S. g. grammicus, para incluir "las partes elevadas del sur del Altiplano Mexicano Central". Sin embargo, Sites y Dixon (1981) examinaron una población de S. grammicus de Guerrero y tres más de Oaxaca, y hallaron que sólo una de ellas tenía un promedio bajo de escamas dorsales.

De manera similar, otros autores han señalado la existencia de problemas taxonómicos en S. grammicus en la parte noreste de su área de distribución, aún después de la revisión de Smith y Laufé. Smith (1946), al describir a S. g. disparilis del sur de Texas, reconoció que los principales problemas taxonómicos relativos a esta subespecie se hallaban allende las fronteras de los Estados Unidos de Norteamérica, en México, y que necesitaban aún mucho estudio. Martin (1958) encontró una gran variabilidad entre poblaciones de grammicus, procedentes de seis localidades distintas, pero ubicadas dentro de la área de distribución de S. microlepidotus disparilis (= S. grammicus disparilis, ver arriba) señalada por Smith (1939). Martin (*op. cit.*, p. 59) describió la situación de la siguiente manera:

"The current trinomial arrangement of S. grammicus... in which all northern Mexican populations of this species are considered g. disparilis fails to account for variation apparent in the samples at hand. I have examined 106 specimens from six separate localities within the alleged range of disparilis and I am able to separate each population on the basis of either dorsal scale number or head scale arrangement."

En particular, Martin reconoció la distintividad de una muestra de las montañas de la Sierra de Tamaulipas (con un promedio de escamas dorsales igual a 50.2, intervalo 47-53, N=20) en relación a otras muestras de la región de Gómez Farfás, ubicada a unos 75 kms. hacia el Oeste (con un promedio de escamas dorsales igual a 65.3, intervalo 63-74, N=27). Esta clara diferencia coincidía también con diferencias en el tamaño corporal y en la coloración de los organismos entre dichas muestras. Webb (1969) también reconoció la distintividad de la población de S. grammicus de la Sierra de Tamaulipas (hallando para ella un promedio de escamas dorsales de 49.6, en contraste con el promedio de 62 e intervalo de 52 a 74 indicados por Smith, 1939, para S. microlepidotus disparilis); y, finalmente, Sites y Dixon (1981) hallaron que dicha población era claramente distinguible entre 13 poblaciones examinadas de la parte noreste de la área de distribución de la especie, y que su distintividad en el número de escamas dorsales (y en menor grado en el número de escamas alrededor de la mitad del cuerpo) tenía también paralelo en una clara distintividad protefínica. De esta manera, y considerando que la población aludida está aislada geográficamente, estos autores consideraron justificado el reconocerla y nombrarla como una nueva subespecie de S. grammicus: S. g. tamaulipensis.

Simultáneamente, Sites y Dixon propusieron que g. disparilis fuera considerada como una sinonimia de g. microlepidotus, ya que la intergradación

entre estas dos formas es tan extensa, que g. disparilis resulta irreconocible. Dichos autores muestrearon cuatro poblaciones, bien adentro de la área de distribución asignada por Smith (1939) para esta forma, con promedios de escamas dorsales mayores de 70; es decir, mucho más grandes que el promedio correspondiente a g. disparilis según Smith (1939; ver arriba).

Los problemas taxonómicos anteriormente señalados, originados básicamente en la variación morfológica externa mostrada por las poblaciones de grammicus, y por consiguiente en el uso preponderante de caracteres morfológicos externos en su taxonomía, vinieron a hacerse más numerosos y complejos con los trabajos de Hall (1973) y de Hall y Selander (1973), quienes usaron caracteres cromosómicos para el estudio comparativo de las poblaciones de esta especie. Así, Hall (1973), en un primer trabajo, encontró y describió una gran variación cromosómica entre las poblaciones del taxón, definido morfológicamente, S. grammicus, distinguiendo, por lo menos, seis cariotipos diferentes o variantes cariotípicas dentro del mismo, las cuales se hallaron distribuidas parapátricamente por toda su área de distribución. Estas variantes cariotípicas mostraron números cromosómicos que van desde $2n = 32$ (en las hembras) hasta $2n = 46$. Ya que el cariotipo $2n = 32$ se halló distribuido ampliamente dentro del género Sceloporus, y ya que, como variante cariotípica, se halló ocupando una gran parte -y, sobre todo, la región central- de la distribución de S. grammicus, Hall hipotetizó que ésta debía ser la más primitiva de todas las variantes en esta forma (desde entonces llamada "complejo grammicus"). Hall descubrió, también, hasta tres zonas de hibridación parapátrica limitada, muy estrechas, entre distintos pares de poblaciones que tuvieron diferentes cariotipos; es decir, localizó contactos geográficos entre conjuntos de poblaciones cariotípicamente diferentes, marcados por individuos heterocigotos para

las fijaciones cromosómicas de las poblaciones "puras", individuos que se hallaron en zonas de menos de 500 mts. de ancho. Considerando además las distribuciones geográficas y ecológicas de todas las variantes, Hall postuló que las variantes cariotípicas debían de haberse derivado del cariotipo primitivo hipotetizado por la fijación de una o más fisiones céntricas de los cromosomas, difiriendo así en sus números cromosómicos; en otras palabras, postuló que las variantes cariotípicas debieron surgir por eventos de especiación cromosómica en el complejo grammicus (lo mismo ha sido postulado por White, 1978), en una secuencia más ó menos lineal de números cromosómicos crecientes, a partir del cariotipo primitivo.

Hall (op. cit.) desarrolló un modelo de especiación cromosómica a partir de sus descubrimientos, que descansa en las siguientes premisas (premisas similares han sido establecidas para varios otros modelos de especiación cromosómica: ver White, 1968, 1969; Bush, 1975; Friedga, 1977; Templeton, 1980; Hall, 1980, 1983; Wright, 1941):

1. La existencia de un sistema meiótico en el cual haya una frecuencia apreciable de disyunciones defectuosas, a partir de unidades parentales, estructuralmente heterocigóticas, en la primera división meiótica; lo que reduciría la aptitud reproductiva de los heterocigotos sin afectar la de cualquier homocigoto.
2. La ocurrencia de una tasa de mutación apreciable para la producción de rearreglos cromosómicos semisterilizadores en el estado heterocigoto.
3. La existencia de una estructura poblacional, tal, que muchas poblaciones locales sean lo suficientemente pequeñas y estén lo suficientemente bien aisladas como para que semejantes mutaciones puedan ocasionalmente fijarse por azar en poblaciones locales.

Finalmente, ya entonces, y con todos los elementos anteriores, Hall sugirió que el complejo grammicus representaba, en realidad, varias especies crípticas o semiespecies en las primeras etapas de diferenciación, correspondientes con las variantes cariotípicas del mismo.

Posteriormente, y continuando con el trabajo de Hall (1973), Hall y Selander (1973) estudiaron detalladamente las interacciones genéticas, en una de las zonas de contacto parapátrico, entre dos variantes cariotípicas en el complejo grammicus, hallando una zona de hibridación muy estrecha (de 200 a 400 mts.), a través de la cual, la introgresión genética de cualquiera de las variantes en el territorio de la otra, o bien no ocurre, o está severamente limitada. Apoyaron, por tanto, la sugerencia de Hall (op. cit.) de que estas variantes cariotípicas son especies biológicas cabales, aún cuando no haya aislamiento reproductivo entre ellas; y, extrapolando sus resultados a las demás variantes en el complejo grammicus, consideraron probable que los límites entre las especies en el mismo coincidan con los de las variantes, aunque no coincidan con los límites de las subespecies definidas morfológicamente por Smith y Laufé (1945).

Recientemente, Lara (1983) reportó la existencia de dos poblaciones de Sceloporus, anteriormente asignadas a S. grammicus, sobre las Sierras del Ajusco y de Cuicuilán, que presentan diferencias morfológicas y ecológicas entre sí y con respecto a S. g. microlepidotus, que ocupa las áreas más bajas del Valle de México. Lara señaló que las distribuciones geográficas de las variantes cariotípicas "standard", "fission 6" y "polymorphic-1", descritas por Hall (1973), estaban estrechamente relacionadas con las distribuciones geográficas de S. g. microlepidotus y de las dos poblaciones señaladas; y, siguiendo a Hall, consideró que estas últimas representaban dos especies nuevas y distintas a S. grammicus, y las nombró como S. palaciosi (correspondiente al cariotipo "fission 6") y S. anahuacus (correspondiente al cariotipo "polymorphic-1"), asumiendo que las diferencias morfológicas y ecológicas que hay entre estas nuevas especies se deben a sus diferentes cariotipos.

Sin embargo (y en contraposición con los resultados obtenidos por Hall y sus seguidores), al examinar un conjunto de poblaciones de S. grammicus -de la parte norte-centro de su área de distribución y representantes de tres de sus variantes cariotípicas-, Sites (1982) no pudo hallar ningún carácter morfológico que mostrara alguna diferencia significativa entre las variantes (como podría esperarse si éstas fueran especies biológicas diferentes 'ó estuvieran sufriendo especiación cromosómica actualmente, según Mayr, 1969, y Hall y Selander, 1973); en cambio, sí halló los mismos alelos principales en la mayoría de 19 loci examinados en las muestras (Sites y Greenbaum, 1983), con la excepción de la más aislada geográficamente (de la Sierra de Tamaulipas, ver arriba). Estos resultados sugieren fuertemente que las diferencias cromosómicas en S. grammicus no están reduciendo el flujo genético entre las variantes cariotípicas en ningún grado apreciable; que tal flujo es extensivo entre poblaciones adyacentes a pesar de las diferencias cromosómicas.

Además, estudiando las mismas poblaciones, Sites (1983) encontró que los polimorfismos cromosómicos son bastante comunes en S. grammicus, ya que se presentaron en numerosos individuos, muchos de ellos de poblaciones bastante grandes; por otra parte, los polimorfismos se presentaron en las tres variantes cariotípicas examinadas. Estos resultados sugieren fuertemente que el estado heterocigoto para los rearrreglos cromosómicos no tiene efectos negativos; y que, por lo tanto, dichos rearrreglos no pueden actuar como barreras para el flujo genético en las zonas de hibridación entre las variantes cariotípicas del complejo grammicus.

Por otra parte, de acuerdo con Templeton (1980), los parámetros genéticos esperados en las poblaciones en que se postula ocurre la "transiliencia cromosómica" (así llamó él al modo de especiación mediado por rearrreglos cro-

mosómicos que se fijan en poblaciones pequeñas por deriva génica) son: altos valores de distancia genética intermuestral, altos valores de F_{ST} (parámetro que es una estimación de la parte de la variación genética en una población que es atribuible a diferenciación genética entre subpoblaciones), reflejando subdivisión genética, y bajos niveles de heterocigosidad. Sin embargo, Sites y Greenbaum (1983), examinando las mismas poblaciones de S. grammicus arriba señaladas, hallaron para ellas bajos valores de distancia genética intermuestral, muy bajos valores de F_{ST} y altos valores de heterocigosidad; todo lo cual indicaría que esta especie posee poblaciones grandes con niveles de intercruzamientos altos, una estructura poblacional panmictica y, además, que no ha pasado por los episodios de reducción poblacional necesarios para permitir la deriva génica y los intracruzamientos que condujesen a la fijación de rearrreglos heterocigóticamente negativos (aunque estos datos deben tomarse con cautela, ya que también podrían deberse a la restauración rápida del número de alelos por locus después de la reducción poblacional, ó a que la reducción de la heterocigosidad promedio fuera muy pequeña, según Nei et al., 1975). A fin de tener un marco de referencia adecuado para comparar los resultados de Sites y Greenbaum (op. cit.), Thompson y Sites (1986) obtuvieron un conjunto de datos equivalentes para Sceloporus graciosus, especie que es cariotípicamente conservativa, y obtuvieron para ella menores valores de heterocigosidad y de número de alelos por locus que los obtenidos para S. grammicus; S. graciosus tuvo, en cambio, mayores valores de distancia genética intermuestral, mientras que los valores de F_{ST} para ambas especies fueron similares. Estos datos apoyan las conclusiones obtenidas por Sites y Greenbaum para S. grammicus.

Además, Sites (1983) obtuvo algunas evidencias de que los individuos que

portaban rearrreglos cromosómicos en condición heterocigótica no formaban gametos aneuploides durante la meiosis, y Porter y Sites (1985) confirmaron que los machos heterocigotos para diferentes combinaciones de rearrreglos Robertsonianos (fisionas) tienen una disyunción completamente normal, y que producen gametos balanceados cromosómicamente durante la meiosis.

De lo anteriormente expuesto, puede verse que hay varios conjuntos de datos, obtenidos a partir de aproximaciones diferentes, que parecen señalar hacia las mismas conclusiones: en suma, indican que S. grammicus no reúne los requisitos necesarios postulados por Hall (1973, 1980, 1983), White (1968, 1969, 1978), Templeton (1980) y otros para haber sufrido -ó estar sufriendo- especiación cromosómica; y que, por lo tanto, las diferentes variantes cariotípicas en el complejo grammicus no pueden equipararse automáticamente con especies distintas. Quedan, sin embargo, muchos puntos por estudiar alrededor de este problema, que de ninguna manera está ya resuelto, como lo demuestre el hecho de que Sites et al. (1986) obtuvieron, recientemente, evidencias de que por lo menos una de las especies descritas por Lara (S. palaciosi; Lara, 1983) está lo bastante diferenciada genéticamente de S. grammicus como para ser considerada una especie diferente y nueva también sobre la base de este criterio, aunque S. anahuacus no parece estar diferenciada de grammicus y de palaciosi en una medida semejante. Sites et al. (1986) hallaron también valores relativamente bajos de F_{ST} para las poblaciones examinadas de las tres formas, reflejando un apreciable grado de subdivisión poblacional en ellas, en contraposición con los resultados obtenidos por Sites y Greenbaum (1983) para grammicus en el noreste del país.

Finalmente, Martínez (1985) encontró algunas diferencias morfológicas entre poblaciones de grammicus del Cerro del Ajusco y del Pedregal de San Angel

(Distrito Federal), así como algún desfaseamiento entre sus ciclos reproductivos, pero consideró que era necesario contar con datos de otros caracteres (bioquímicos, cariológicos, etcétera) antes de formular conclusiones sobre el asunto.

Lo expuesto anteriormente ilustra la incertidumbre que rodea actualmente al estado taxonómico de las poblaciones aún incluidas en el taxón Sceloporus grammicus. Esta incertidumbre se origina, básicamente, en la incongruencia de los datos comparativos actuales provenientes de diferentes caracteres: morfológicos, cariológicos, proteínicos, ecológicos y biológicos, y en el hecho de que no se conoce totalmente la variación geográfica existente en cada uno de estos caracteres.

Simpson (1961) y Mayr (1969) han enfatizado la importancia del uso de varias caracteres comparativos diferentes en la práctica taxonómica. Sin embargo, para poder determinar el grado en que las variaciones geográficas están correlacionadas entre sí, es necesario conocer primero, totalmente, la variación geográfica correspondiente a cada carácter.

Sites y Dixon (1981) han sugerido, como primer paso en la resolución de la problemática planteada por S. grammicus, el coleccionar series grandes de ejemplares en aquellas partes de su área de distribución que no son bien conocidas (sobre todo las partes sur y noroeste), a fin de poder delimitar morfológicamente, con mayor exactitud, el límite de la distribución de S. grammicus microlepidotus, y si deben reconocerse o no morfológicamente otras subespecies en estas zonas.

En este contexto, la presente tesis representa una aportación al conocimiento de la variación morfológica en S. grammicus en una de las partes de su área de distribución que no son bien conocidas, como es la parte occidental,

la cual presenta la interesante particularidad de incluir a una población disjunta en su extremo, como lo es la población de los Volcanes de Colima. Para comparar a esta población, se tomaron como referencia dos poblaciones del centro geográfico de la parte "continental" de la área de distribución de S. g. microlepidotus: las poblaciones de Compoala y del Nevado de Toluca (estado de México), que, por otra parte, se encontraron bien representadas en la Colección Herpetológica del Instituto de Biología de la U.N.A.M.

Ahora bien, si en las especies animales es frecuente que las poblaciones periféricas y geográficamente aisladas difieran subspecíficamente de las poblaciones de la parte continua de su distribución (Mayr, 1969), y Sceloporus grammicus tiende fuertemente a formar poblaciones diferenciadas morfológicamente en mayor ó menor grado (Smith, 1939), entonces la población de S. grammicus del Nevado de Colima, periférica y geográficamente aislada, deberá mostrar diferencias morfológicas, por lo menos de nivel subspecífico, con respecto a las poblaciones de la parte continua ó "continental" de la área de distribución de la especie.

Volviendo a la sugerencia de Sites y Dixon (1981), una vez conocida totalmente la variación geográfica de los caracteres morfológicos en grammicus, habría que determinar cuántas poblaciones genéticamente diferentes pueden distinguirse con medios electroforéticos en toda la área de distribución de este complejo y, finalmente, determinar el grado en que las variantes cariotípicas en el mismo estén correlacionadas con las poblaciones genéticamente discretas y/o subespecies distintas morfológicamente. Aunque desde luego esta perspectiva no excluiría de ninguna manera el uso de otros caracteres comparativos, permitiría no obstante determinar, con cierta confianza y sobre la base de diferentes evidencias, si las poblaciones actualmente incluidas en S. grammicus

son efectivamente poblaciones coespecíficas, difiriendo sólo en un nivel sub específico, ó si representan en realidad especies diferentes a S. grammicus y deben separarse de este taxón.

Así pues, el objetivo del presente trabajo es contribuir a esclarecer el estado taxonómico de las poblaciones de lagartijas actualmente incluidas en el taxón S. grammicus, analizando para ello la variación morfológica existente entre poblaciones de las partes central y extremo occidental de su área de distribución, mediante la comparación de diversas variables morfométricas, mérfísticas y de coloración en muestras de las mismas.

DESCRIPCION DE LAS LOCALIDADES DE PROCEDENCIA DE LAS MUESTRAS COMPARADAS

A. NEVADO DE COLIMA.

Ubicación geográfica. De acuerdo con la carta Topográfica de la CETENAL (1973), hoja "Ciudad Guzmán", escala 1 : 50 000, el Nevado de Colima se halla, casi en su totalidad, dentro del estado de Jalisco; aunque la parte suroeste de sus faldas pertenece al estado de Colima, ocupando el extremo nor-oriental de este estado. La cumbre de la montaña dista unos 21 kms, en dirección suroeste, de Ciudad Guzmán, Jalisco. Pero la zona de colecta propiamente dicha sólo abarca parte de las faldas septentrionales de la montaña, quedando dentro de la área limitada por los 103°35' y 103°37' de longitud Oeste y los 19°38' y 19°39' de latitud Norte, y por las cotas de los 2 000 y los 2 500 m.s.n.m., a lo largo de la carretera El Grullo-Ciudad Guzmán, en el tramo entre las desviaciones hacia los poblados de El Floripondio y Palos Verdes (figura 1).

Climatología. De acuerdo con la carta de Climas de la zona (CETENAL-Instituto de Geografía, U.N.A.M., 1970; hoja "Colima", escala 1 : 1 000 000), ésta queda comprendida entre las isotermas medias anuales de los 14° y los 18° C y entre las isoyetas medias anuales de los 1 000 y los 1 200 mm., correspondiéndole un clima, según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1973), C(w₂)(w)(b')(1')g; es decir, un clima semifrío, subhúmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano, verano fresco largo, poca oscilación térmica y marcha de la temperatura tipo Ganges, con el mes más caliente del año presentándose antes de junio.

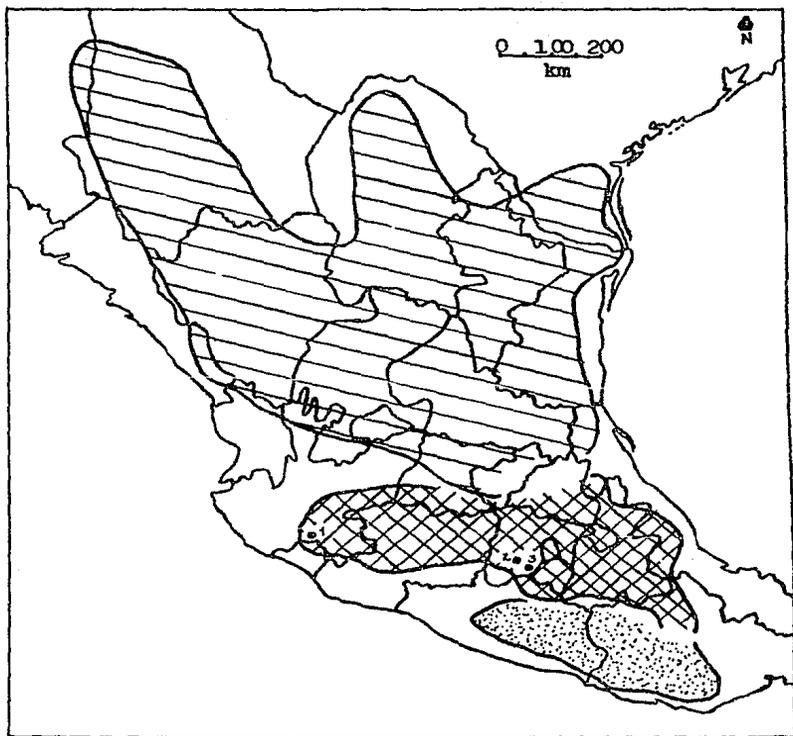


Figura 1. Ubicación geográfica de las poblaciones comparadas de Sceloporus grammicus: 1 - Nevado de Colima, Jalisco; 2 - Nevado de Toluca, México; y 3 - Cempoala, México. Las áreas marcadas corresponden aproximadamente a las áreas de distribución de las subespecies descritas por Smith y Lauffé - (1945): rayado simple = S. g. disparilis; rayado cruzado = S. g. microlepidotus; y punteado = S. g. grammicus (adaptado de Sites y Dixon, 1981).

Topografía. La forma terrestre (sensu Brower y Zar, 1977) que corresponde a la zona de colecta es la de talud de montaña; tiene una pendiente de aproximadamente 16%, en dirección SO-NE (calculada sobre la base de las curvas de nivel de la carta Topográfica de la CETENAL, 1973; hoja "Ciudad Guzmán", escala 1 : 50 000), y un relieve medianamente accidentado, siendo cruzada por barrancas relativamente profundas que llevan agua intermitentemente, y que confluyen en ocasiones.

Vegetación. De acuerdo con la carta de Uso del Suelo de la CETENAL (1974), hoja "Ciudad Guzmán", escala 1 : 50 000, la zona se halla cubierta principalmente por Bosque Mesófilo de Montaña, siendo las especies dominantes las de los géneros Pinus y Quercus. Por encima de la cota de los 2 500 m.s.n.m., aproximadamente, empieza a abundar cada vez más el género Abies, desplazando gradualmente al género Quercus. Existen también manchones de matorral inerme y de pastizal inducido, cada vez más frecuentes bajo los 2 000 m.s.n.m., como consecuencia de la influencia humana. Rzedowski (1978) considera al tipo de vegetación dominante en la zona como una mezcla de Bosque de Coníferas (Pinus y Abies principalmente) y Bosque de Quercus, más que Bosque Mesófilo de Montaña.

B. CEMPOALA.

Ubicación geográfica. El poblado de Cempoala, al igual que todo el Parque Nacional "Lagunas de Cempoala" que lo rodea, pertenecen al estado de México; sin embargo, la laguna del Parque más cercana al límite interestatal México-Morelos se encuentra sólo a unos dos kms. aproximadamente del mismo, se-

gún la carta Topográfica de la CETENAL (1973), hoja "Milpa Alta", escala 1 : 50 000. Todos los ejemplares examinados pueden ser asignados al estado de México, municipio de Ocuilán de Arteaga, aunque fueron colectados en una zona mucho más extensa que la muestra del Nevado de Colima. Dicha zona se halla, a proximadamente, a unos 35 kms., en dirección SSO, de la Ciudad de México; que dando comprendida entre los 99°15' y los 99°25' de longitud Oeste y los 19°00' y los 19°05' de latitud Norte, así como entre las cotas de los 2 800 y los 3 100 m.s.n.m. (aproximadamente), según la carta Topográfica de la DGGIENAL (1981), hoja "Ciudad de México", escala 1 : 250 000 (fig. 1).

Climatología. Conforme a la carta de Climas de la zona (Secretaría de la Presidencia-Instituto de Geografía, U.N.A.M., 1970; hoja "México", escala 1 : 500 000), ésta queda comprendida entre las isotermas medias anuales de los 10° y los 12° C, y entre las isoyetas medias anuales de los 1 200 y los 1 500 mm., correspondiéndole un clima, según la clasificación climática de Köppen modifica da por García (1973), C(v₂)(v)(b')i; es decir, semifrío, subhúmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano, verano fresco largo e isotermal. Este clima corresponde a la zona del pueblo y de las lagunas llamada s colectivamente de Cempoala; incluye, aproximadamente, las primeras dos terceras partes de la carretera de Cempoala hacia Huitzilac y, también, aproximadamente la mitad de la carretera de Cempoala hacia Santa Martha.

Topografía. La zona de colecta de la muestra de Cempoala presenta varias elevaciones de importancia relativamente menor, como son los Cerros Huilote, El Caballote, El Campanario y Cempoala, así como varias más de menores dimensio nes; estas elevaciones forman, en conjunto, el extremo meridional de la Sierra de Ocuilán. De acuerdo con las cartas Topográficas de la CETENAL (1973,

1974), hojas "Milpa Alta" y "Tenango", escala 1 : 50 000, las elevaciones citadas fluctúan entre los 3 000 y los 3 700 m.s.n.m.; como se hallan muy próximas entre sí, sus laderas tienden a encontrarse y a formar barrancas intermedias, más que a descender de manera suave y sostenida, y son abruptas y de pendiente fuerte. Todo el Parque Nacional tiene un relieve muy accidentado y heterogéneo, abundante en barrancas, cañadas (muchas de las cuales conducen agua, ya sea temporal ó permanentemente) y laderas, en la mayoría de los casos fuertemente inclinadas, con la consecuencia de que la forma terrestre (sensu Brower y Zar, 1977) de los sitios de colecta de las lagartijas debió ser, en la gran mayoría de los casos, la de talud de montaña. La única excepción a tal panorama la constituyen dos mesas de forma muy irregular cuya altitud es, aproximadamente, de 3 000 m.s.n.m., y que se hallan rodeando a varias de las lagunas. La mayor parte de la zona, sin considerar las mayores elevaciones, se extiende entre los 2 700 y los 3 000 m.s.n.m., aproximadamente.

Vegetación. El Parque Nacional "Lagunas de Cempoala" está cubierto, casi en su totalidad, por Bosques naturales de Coníferas, sensu Rzedowski (1978), aunque existen manchones en las cercanías de las lagunas (el mayor de ellos rodeando a la laguna Quila) de uso pecuario, con pastizales inducidos, según la carta de Uso del Suelo de la CETENAL (1976), hoja "Milpa Alta", escala 1 : 50 000. En las partes más elevadas y de mayor pendiente de la zona dominan los oyameles (Abies sp.); éstos van cediendo su predominio a los pinos (Pinus sp.) conforme el terreno va bajando, hasta que en las zonas más bajas y planas se hallan sólo pinos. Entre estos bosques también hay manchones de vegetación secundaria, cubiertos por matorral inerte.

C. NEVADO DE TOLUCA.

Ubicación geográfica. El volcán Nevado de Toluca se halla en el estado de México; su cumbre se ubica, aproximadamente, a 21 kms., en dirección SSO, de la ciudad de Toluca, capital del estado. La muestra examinada proviene de una zona ubicada sobre las faldas del volcán, a la altura del km. 10 de la carretera Toluca-Sultepec (a un kilómetro aproximadamente del pueblo Rafces); dicha zona queda comprendida entre los $99^{\circ}45'$ y los $99^{\circ}55'$ de longitud Oeste y entre los $19^{\circ}00'$ y los $19^{\circ}10'$ de latitud Norte, así como entre las cotas de los 2 900 y los 3 200 m.s.n.m., aproximadamente, según la carta Topográfica de la DGGTENAL (1981), hoja "Ciudad de México", escala 1 : 250 000 (fig. 1).

Climatología. Conforme a la carta de Climas de la zona (Secretaría de la Presidencia-Instituto de Geografía, U.N.A.M., 1970; hoja "México", escala 1 : 500 000), ésta queda comprendida entre las isotermas medias anuales de los 8° y los 10° C, y entre las isoyetas medias anuales de los 1 200 y los 1 500 mm., y le corresponde un clima, según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1973), $C(w_2)(w)(b')g$; es decir, semifrío, subhúmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano, verano fresco largo y marcha de la temperatura tipo Ganges, con el mes más caliente del año presentándose antes de junio.

Topografía. La forma terrestre correspondiente a la zona de colecta de esta muestra es la de talud de montaña, según la carta Topográfica de la CETENAL (1974), hoja "Nevado de Toluca", escala 1 : 50 000. Las laderas del volcán tienen una inclinación relativamente poco fuerte; en muchos puntos la pendiente es del 10% ó menor (calculada sobre la base de las curvas de nivel de la carta Topográfica susodicha), con dirección Este-Oeste. Sin embargo, sobre

las laderas hay esparcidas elevaciones pequeñas, correspondientes a pequeños cerros y volcanes, como son los cerros Las Palomas, Calotepec y El Guajote, así como el volcán Gordo. En general, las barrancas y hondonadas son escasas y el relieve es poco accidentado, descendiendo el terreno en una forma más bien uniforme y sostenida.

Vegetación. La vegetación de la zona consiste de Bosque de Coníferas (sensu Rzedowski, 1978). En la mayor parte de las laderas alrededor de la zona de colecte dominan los pinos (Pinus sp.), aunque también hay partes donde el dominio es de los oyameles (Abies sp.); a mayor altura abundan más las "islas" ó manchones en que sólo hay oyameles. Sin embargo, toda la falda del volcán está profusamente cubierta con manchones de pastizal inducido, los cuales, en algunos casos, coexisten con el bosque (que resulta así muy aclarado); también hay grandes zonas de cultivos, que son más abundantes y ocupan mayor superficie bajo la cota de los 3 000 m.s.n.m.; todo lo anterior, según la carta de Uso del Suelo de la CETENAL (1976), hoja "Navado de Toluca", escala 1 : 50 000.

METODOLOGIA

A. MUESTRAS EXAMINADAS.

a) Muestra de la población problema (del Nevado de Colima).

1) Muestreo.

Una de las principales vías de acceso al Nevado de Colima, la constituye la carretera El Grullo-Ciudad Guzmán, ya que corre por sus faldas, rodeándola por su parte N-NE y alcanzando altitudes hasta de 2 500 m.s.n.m. Dado que la población de S. grammicus se encontró representada abundantemente en la franja que queda comprendida entre los 2 000 y los 2 500 m.s.n.m. a lo largo de gran parte de dicha carretera, ésta fue usada, en las partes en que rebasaba los 2 000 m.s.n.m. sobre las faldas de la montaña, como un transecto preestablecido; desde el cual se ascendió ó descendió, según la facilidad del caso, a fin de buscar sitios idóneos para la presencia de las lagartijas; los cuales, en general, fueron los sitios de estructura más abierta en los bosques, donde había mayor penetración de luz y también tocones y troncos caídos, que constituyen su microhábitat preferido. Por otra parte, un tamaño de muestra que ha sido considerado adecuado para realizar comparaciones interpopulacionales en S. grammicus, ha sido el de 20 a 30 ejemplares (Sites, 1982). Sin embargo, ya que las muestras más grandes son, en general, más representativas de las poblaciones (Remington y Schork, 1974), y ya que la población por muestrear era precisamente la de la zona problema, se consideró más conveniente que esta última muestra fuera de 50 a 60 ejemplares.

Así pues, se colectaron, de la población de grammicus del Nevado de Co-

lms, en total 56 ejemplares, de los cuales, 29 fueron hembras y 27 fueron machos. Todos los ejemplares se colectaron durante el mes de septiembre de 1984, en localidades con el mismo tipo de hábitat y muy cercanas entre sí, hallándose ubicadas dentro de una faja de unos 300 mts. de ancho a cada lado de la carretera El Grullo-Ciudad Guzmán, entre sus kilómetros 86 y 89 (ver descripción de la zona correspondiente). Posteriormente, durante el curso del trabajo, se colectaron 24 ejemplares más, en los mismos sitios que los primeros, durante el mes de agosto de 1985. Estos ejemplares fueron usados en una cooperación adicional a las originalmente planteadas (ver discusión). Se consideraron como adecuados para la muestra tanto a los individuos juveniles como a los adultos, ya que todos fueron útiles para determinar algún tipo de carácter por lo menos (ver abajo).

ii) Colecta.

En los días soleados, los ejemplares se colectaron golpeándolos con piedrecitas lanzadas con una pequeña resortera (según Knudsen, 1972), y también golpeándolos ocasionalmente con ligas anchas. Asimismo se usó, en algunos casos, un rifle de diábolos; pero este método no es muy recomendable, pues deteriora mucho a los ejemplares, haciendo imposible determinar en ellos alguno ó algunos de los caracteres. En los días nublados ó lluviosos, en los que las lagartijas no salen de sus refugios, los ejemplares se atraparon con las manos, debajo de las cortezas de árboles, tocones y troncos caídos (evitando arrancar la corteza si no se distinguía alguna lagartija oculta bajo ellas, ya que son el hábitat de muchos otros organismos).

Una vez colectados, los animales se sacrificaron anestesiándolos con éter, para después fijarlos con formol neutro al 10% (según Pisani y Villa, 1974) y transportarlos al laboratorio, donde fueron finalmente preservados en

alcohol al 70% (según Knudsen, 1972).

A cada lagartija colectada se le colocó una etiqueta con las siglas ANMO y el número correspondiente de ejemplar colectado, en orden seriado, anotándose además, para cada ejemplar, los siguientes datos: fecha, localidad, altitud aproximada, microhábitat y tipo de vegetación, así como datos generales de la presencia de claros y de la perturbación del lugar.

b) Otras muestras.

Las muestras de las poblaciones de referencia, de Cempoala y del Nevado de Toluca, fueron tomadas de la Colección Herpetológica del Instituto de Biología, donde se hallaban ya presentes; y tuvieron 30 y 31 ejemplares, respectivamente, por lo que no hubo necesidad de muestrear ni colectar en estas localidades. Cabe señalar aquí, que en el desarrollo del trabajo se hizo menos el examinar poblaciones adicionales de grammicus (ver discusión); en vista de lo cual, se decidió examinar las muestras (de tamaño variable: desde 4 hasta 55 ejemplares) de diversas poblaciones de la especie que se hallaron presentes, también, en la ya mencionada Colección. La relación de las localidades de procedencia de dichas muestras se ofrece en la tabla 12.

B. CARACTERES COMPARADOS.

a) Consideraciones previas. Variación ontogenética.

Ya que Sites (1982) encontró que muchos de los caracteres morfométricos, al igual que los caracteres multiestado concernientes al patrón de coloración, sufren variación ontogenética, se decidió en este trabajo, siguiendo a Sites (op. cit.), determinar dichos caracteres sólo en los individuos adultos, con-

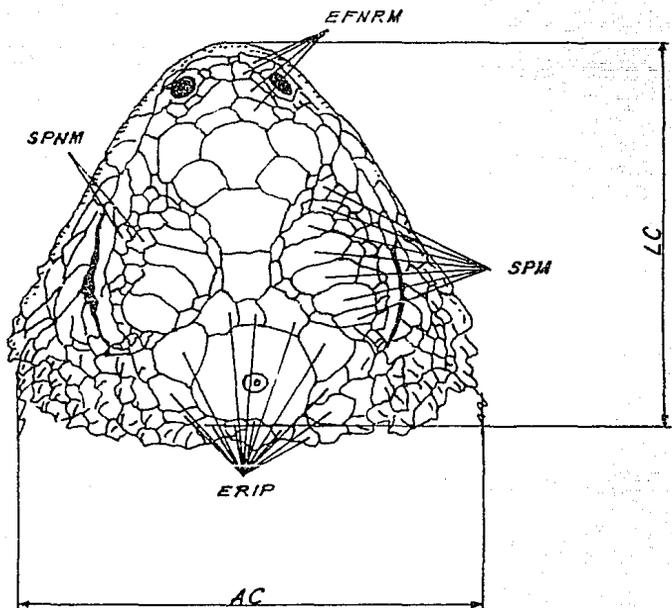
siderando como tales a aquéllos cuya longitud hocico-cloaca fuera igual a ó mayor que 40 mm. (ver argumentos en Sites, 1982); en cambio, los caracteres merísticos, así como el carácter multiestado relativo a la escutelación de la cabeza (F/FN, ver anexo), fueron determinados en todos los ejemplares, tanto juveniles como adultos, ya que no parecen sufrir ningún tipo de variación on togenética (comunicación personal, Dr. Sites).

b) Lista de los caracteres empleados.

En cada una de las muestras comparadas se determinaron en total cinco ca racteres morfométricos, doce caracteres merísticos y cuatro caracteres multiestado. De estos últimos, tres atañen al patrón de coloración de los orga nismos y el restante al patrón de escutelación de su cabeza. La lista y definición de todos los caracteres empleados se ofrece en el anexo. Las figuras 2 y 3 ilustran las escamas y las medidas involucradas en los caracteres meris ticos y morfométricos, respectivamente, mientras que los patrones de coloración pueden verse en Sites (op. cit.), quien ofrece fotografías en blanco y negro de los mismos.

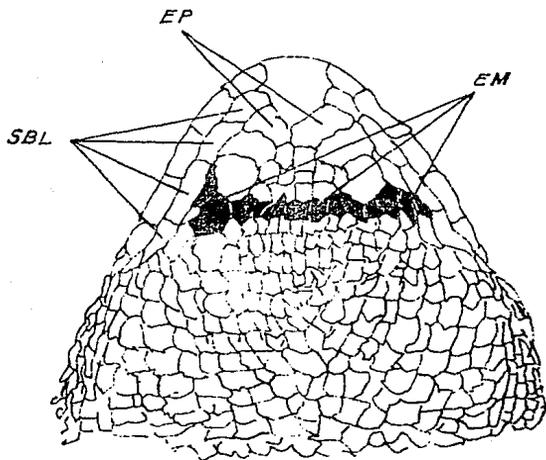
c) Determinación de los caracteres.

El sexo fue determinado por la presencia ó ausencia en las lagartijas de un par de escamas postanales agrandadas, carácter que señala a los machos y a las hembras, respectivamente (Smith, 1939). Los caracteres morfométricos se determinaron con un calibrador, aproximando las medidas a la décima de milímetro más cercanas. En cada ocasión, la medida se repitió una vez (si las dos medidas concordaban) ó dos veces (tomando entonces el promedio de las tres me didas). Los caracteres merísticos se determinaron al microscopio estereoscó-

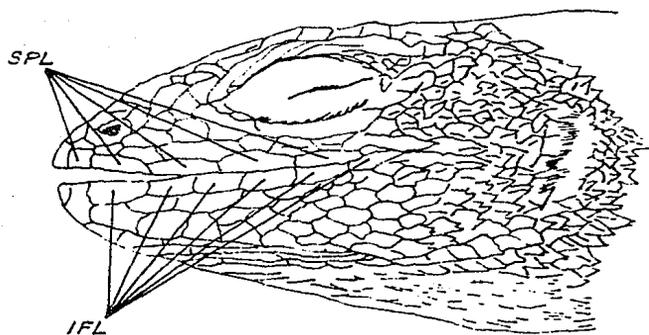


A

Figura 2. Región cefálica de *S. grammicus*, mostrando las escamas y medidas consideradas en la misma para las comparaciones interpopulacionales (correspondientes a los caracteres merfáticos y morfométricos, respectivamente). A (vista dorsal) y C (vista lateral) adaptadas de Sites y Dixon (1981); B (vista ventral) adaptada de Smith (1939). Símbolos como en el anexo.



B



C

Figura 2 (continuación).

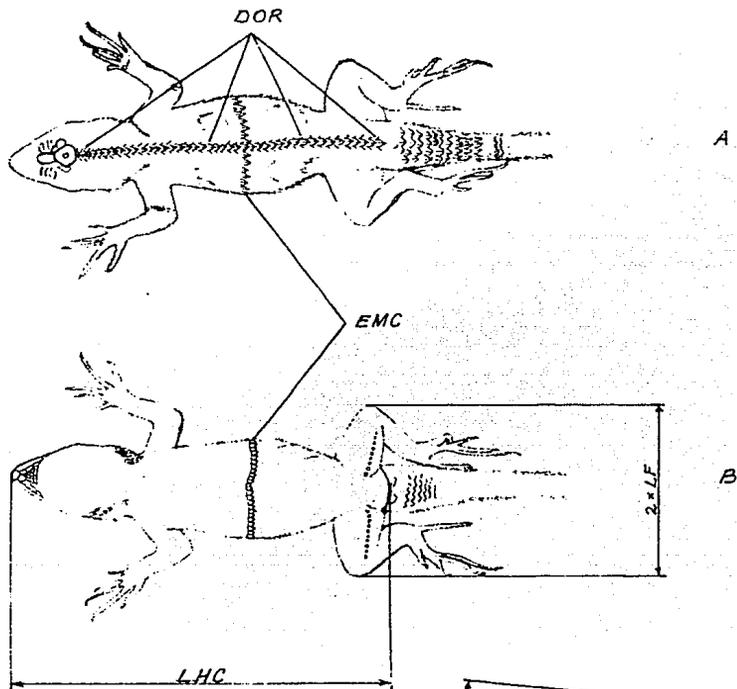
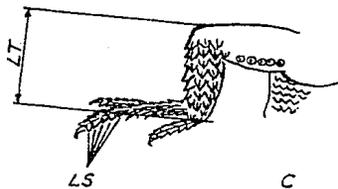


Figura 3. Vistas dorsal y ventral de S. grammicus (A y B, respectivamente; adaptadas de Sites y Dixon, 1981), mostrando parte de los caracteres morfométricos y merísticos no cefálicos considerados para las comparaciones interpoblacionales, y vista ventral de una extremidad posterior de grammicus (C, adaptada de Smith, 1946), mostrando los restantes caracteres morfométricos y merísticos no cefálicos considerados para dichas comparaciones. Símbolos como en el anexo.



pico con la ayuda de un alfiler entomológico, repitiendo los conteos de manera similar a la repetición de las medidas en el caso anterior. Los patrones de coloración se determinaron por comparación directa con los patrones descritos y fotografiados por Sites (1982).

C. ANALISIS DE LOS RESULTADOS.

a) Consideraciones previas.

1) Efecto del tamaño total sobre los caracteres morfométricos.

Si alguna de las muestras comparadas estuviera constituida por una proporción de individuos adultos mucho mayor que las proporciones correspondientes en las otras muestras, sería muy probable que los promedios obtenidos en la determinación de los caracteres morfométricos fueran altos en la primera muestra y bajos en las demás. Este podría ser un resultado engañoso, ya que, con toda probabilidad, podría interpretarse como evidencia de que la muestra hipotética corresponde a una población de organismos de mayor tamaño, que poseen fémures más largos ó cabezas más anchas, etcétera; aunque, en realidad, el resultado se debiera a las diferentes proporciones de adultos y juveniles existentes en las distintas muestras. Y aún estando prevenidos de que esto pudiera ocurrir, para no llamarse a engaño, sería muy difícil interpretar el resultado, pues se tendría que averiguar si éste refleja verdaderas diferencias interpoblacionales ó si sólo se debe al efecto del tamaño total de los organismos que constituyen las muestras. Por esta razón, y a fin de eliminar el efecto del tamaño total sobre los caracteres morfométricos, se calcularon cocientes ó proporciones entre todos los pares diferentes posibles de los mismos, obteniendo así 10 "terceras variables" morfométricas: LHC/LC, LHC/AC,

LHC/LF, LHC/LT, LC/AC, LC/LF, LHC/LT, AC/LF, AC/LT y LF/LT (llamadas indistintamente "proporciones" ó caracteres morfométricos, para distinguirlas de los caracteres merísticos y los multiestado), que resultan más adecuadas para efectuar las comparaciones interpoblacionales, de acuerdo con Sites (1982); pero, ya que estas proporciones ó cocientes no podrían señalar si alguna de las poblaciones estuviera constituida por individuos proporcionalmente más grandes, también se comparó el carácter LHC (longitud hocico-cleeca) por sí solo entre las distintas muestras, para considerar esta posibilidad.

ii) Dimorfismo sexual.

Sites (1982) señaló la ocurrencia de dimorfismo sexual en varias proporciones morfométricas, similares a las descritas arriba, usadas para comparar poblaciones de S. grammicus, así como también en varios caracteres merísticos y multiestado (los del patrón de coloración). A fin de minimizar los efectos que pudiera tener un dimorfismo sexual semejante sobre las comparaciones intermuestrales a realizar en este trabajo, se efectuaron, previamente a dichas comparaciones, pruebas de "t de student" (Brower y Zar, 1977), con un nivel de significancia del 5%, a fin de detectar las posibles diferencias estadísticamente significativas entre las submuestras de machos y hembras, para cada uno de los caracteres merísticos y de las proporciones determinadas; y, de manera equivalente, pruebas de la "significancia de la diferencia entre dos proporciones" (Bruning y Kintz, 1977), también con un nivel de significancia del 5%, para cada uno de los caracteres multiestado determinados. Dichas pruebas se realizaron entre las submuestras de machos y de hembras de la muestra del Nevado de Colima, ya que ésta fue la más grande de las muestras comparadas -29 hembras y 27 machos-, y ya que sus ejemplares se hallaban en mejor estado; cuando en esta muestra no se detectó dimorfismo, las pruebas se realizaron

también en las otras dos muestras, para mayor seguridad al considerar un carácter como no sexualmente dimórfico.

Posteriormente, al efectuar las comparaciones intermuestrales, se tomaron las muestras completas para compazar los caracteres que no mostraron dimorfismo sexual, mientras que se tomaron por separado las submuestras de machos y de hembras para comparar los caracteres que sí lo mostraron (llamando se en este caso "muestras" de machos y/o hembras, y no submuestras, por simplicidad).

b) Comparaciones intermuestrales.

1) Caracteres morfométricos y merísticos.

1. Pruebas estadísticas. Con el objeto de detectar las posibles diferencias intermuestrales estadísticamente significativas en los caracteres merísticos y morfométricos, se efectuó un análisis de varianza unidimensional (Bruning y Kintz, 1977; Remington y Schork, 1974), con un nivel de significancia del 5%, para cada uno de ellos. Ya que este tipo de análisis sólo in dica si hay ó no diferencias significativas, en algún carácter en particular, entre dos ó más de las muestras comparadas, pero en el primer caso, no indica entre qué muestras se hallan tales diferencias, cuando se dio este caso, el análisis de varianza fue complementado con pruebas de Tukey (Bruning y Kintz, op. cit.), para determinar exactamente entre qué par ó pares de muestras radicaban las diferencias halladas.

2. La magnitud relativa de las diferencias intermuestrales que caracterizaron a la población problema. En los casos en los que las dos pruebas anteriores señalaron la existencia de diferencias significativas entre la muestra del Nevado de Colima (la muestra problema) y las otras dos muestras, pa-

ra alguno de estos caracteres, se calculó el "coeficiente de diferencia"¹ (C.D., según Mayr, 1969) entre cada par de muestras, como una referencia para estimar si la magnitud de las diferencias intermuestrales involucradas era lo suficientemente grande como para ser consideradas significativas también desde un punto de vista taxonómico (si el coeficiente de diferencia es mayor que 1.28, la diferencia entre dos muestras puede considerarse significativa taxonómicamente; es decir, suficiente para justificar el reconocimiento de una de las poblaciones de muestreo como un nuevo taxón, de rango por lo menos subespecífico; ver discusión). Se determinó también, para cada uno de tales caracteres, si los intervalos de dos errores estándar alrededor del promedio ($\bar{X} \pm 2 \text{ e.s.}$), calculados para cada una de las muestras, se superponían ó no entre sí, como otro criterio de referencia para estimar la magnitud relativa de las diferencias intermuestrales involucradas (ver discusión).

11) Caracteres multiestado.

1. Pruebas estadísticas. Con el fin de detectar las posibles diferencias intermuestrales, estadísticamente significativas, en el caso de los caracteres multiestado, se efectuaron, para cada uno de éstos, pruebas de la "significancia de la diferencia entre dos proporciones" (Bruning y Kintz, 1977), con un nivel de significancia del 5%, entre cada par de muestras.

2. La magnitud relativa de las diferencias intermuestrales que caracterizaron a la población problema. En aquellos caracteres que mostraron diferen-

1. Se basa en la observación de que, entre menor superposición haya entre dos curvas poblacionales, mayor será la diferencia entre los promedios de las muestras poblacionales cuando ésta es dividida por la suma de sus desviaciones estándar; su fórmula de cálculo es la siguiente: $CD = (M_b - M_a) / (SD_a + SD_b)$, donde M es el promedio muestral, a y b representan las muestras de las poblaciones A y B, siendo b la muestra de promedio mayor, y SD es la desviación estándar muestral.

cias significativas entre la muestra del Nevado de Colima, por una parte, y las restantes dos muestras, por otra, se estimó si las diferencias intermuestrales eran lo suficientemente grandes como para satisfacer la llamada "regla del 75 por ciento" (Mayr, 1969), como criterio para establecer si eran también taxonómicamente significativas (este criterio es equivalente al que hace uso del coeficiente de diferencia; una población es reconocida como una subespecie válida si el 75% ó más de sus individuos en una muestra difiere de "todos" -ó más ó menos el 97%- los individuos de una muestra correspondiente a una subespecie previamente reconocida. Cuando esta condición se cumple, en el punto de intersección entre las dos curvas poblacionales, aproximadamente el 90% de la población problema será diferente del aproximadamente 90% de la población de la subespecie ya reconocida. Esto corresponde a un coeficiente de diferencia de aproximadamente 1.28).

RESULTADOS

A. DIMORFISMO SEXUAL.

Las pruebas estadísticas, realizadas para determinar la presencia ó ausencia de dimorfismo sexual significativo en los caracteres considerados, arrojaron los siguientes resultados: de las proporciones morfométricas, todas, excepto dos (LC/AC y LF/LT), mostraron dimorfismo sexual en por lo menos una muestra (al igual que el carácter LHC por sí solo); mientras que, por el contrario, sólo dos de los caracteres merísticos (SBL y EFNRM) mostraron dimorfismo sexual en por lo menos una de las muestras. Finalmente, de los caracteres multiestado, todos, excepto FLC, demostraron ser sexualmente dimórficos en por lo menos una de las muestras.

B. COMPARACIONES INTERMUESTRALES.

a) Caracteres morfométricos y merísticos.

1) Caracteres que no mostraron dimorfismo sexual.

1. Resumen de los resultados. La tabla 1 presenta, en forma resumida, los resultados obtenidos en la determinación de todos los caracteres morfométricos (proporciones) y merísticos que no mostraron dimorfismo sexual; en ella, se ofrecen los principales estadísticos, descriptivos e inferenciales, obtenidos para cada uno de tales caracteres en cada una de las muestras comparadas.

2. Pruebas estadísticas. Los análisis de varianza demostraron la presencia de diferencias significativas entre las tres muestras para todos estos

TABLA 1. Variación geográfica en los caracteres morfométricos y morfísticos que no mostraron dimorfismo sexual entre las tres muestras comparadas de *S. grammicus*. N = tamaño de muestra; \bar{X} = promedio; $S\bar{x}$ = error estándar; S = desviación estándar.

Caract.	NEV. DE COLIMA			NEV. DE TOLUCA			CEMPALA		
	N	\bar{X} S	$S\bar{x}$ (Intervalo)	N	\bar{X} S	$S\bar{x}$ (Intervalo)	N	\bar{X} S	$S\bar{x}$ (Intervalo)
Morfométricos									
LC/AC	46 0.042	1.20 (1.045-1.261)	0.006	19 0.053	1.26 (1.170-1.371)	0.012	28 0.048	1.23 (1.150-1.313)	0.009
LF/LT	46 0.040	1.15 (1.073-1.247)	0.006	19 0.094	1.20 (1.091-1.524)	0.021	28 0.045	1.21 (1.122-1.306)	0.008
Morfísticos									
DOR	54 4.425	73.00 (56-83)	0.602	31 5.689	76.32 (65-91)	1.022	30 4.154	73.30 (65-82)	0.758
EMC	55 3.425	69.22 (61-78)	0.462	31 4.560	74.94 (66-83)	0.819	30 3.828	70.63 (62-80)	0.699
SPM	56 0.603	8.23 (7-10)	0.081	31 1.160	8.71 (7-11)	0.208	30 0.626	7.77 (7-9)	0.114
SPNM	56 0.282	3.92 (3.5-4.5)	0.038	31 0.442	4.11 (3.0-5.0)	0.079	30 0.356	4.05 (3.5-5.0)	0.065
SPL	56 0.499	5.43 (5-6)	0.067	31 0.301	5.10 (5-6)	0.054	30 0.320	5.03 (4-6)	0.058
IFL	56 0.549	7.34 (6-8)	0.073	31 0.442	6.94 (6-8)	0.079	30 0.596	6.70 (6-8)	0.109
EM	55 1.303	11.55 (9-14)	0.176	31 1.671	11.48 (8-15)	0.300	30 1.382	12.23 (10-15)	0.252
LS	56 1.023	21.84 (20-25)	0.137	31 1.498	22.39 (20-25)	0.269	30 1.213	22.90 (21-26)	0.222
ERIP	56 1.548	14.55 (12-18)	0.207	31 1.875	14.87 (11-18)	0.337	30 1.838	14.00 (9-17)	0.336
EP	56 0.000	2.00 (2-2)	0.000	31 0.000	2.00 (2-2)	0.000	30 0.183	2.03 (2-3)	0.033

caracteres, excepto tres: los caracteres merfáticos EM, ERIp y EP (de variación casi nula), que quedaron, por tanto, excluidos de cualquier análisis subsecuente. En cuanto a los caracteres restantes, que sí mostraron diferencias significativas intermuestrales, las pruebas de Tukey demostraron una variación geográfica discordante en la mayoría de ellos; y señalaron, también, que en únicamente tres caracteres, dichas diferencias radican entre la muestra de la población problema, del Nevado de Colima, y las muestras de las poblaciones del Nevado de Toluca y de Campoala (tabla 2); siendo los caracteres en cuestión, el morfométrico LC/AC y los merfáticos SPL e IFL.

3. Magnitud relativa de las diferencias que caracterizaron a la población problema. Los resultados obtenidos al calcular los coeficientes de diferencia (CD) entre cada par de muestras, para cada uno de los caracteres arriba señalados (LC/AC, SPL e IFL), señalan que, en ningún caso, el coeficiente fue lo suficientemente grande como para alcanzar, ó superar, el valor límite inferior de 1.28 propuesto para justificar un reconocimiento subespecífico (según Mayr, 1969; ver tabla 3). Por otra parte, se halló que los intervalos de dos errores estándar alrededor de los promedios ($\bar{X} \pm 2 \text{ e.e.}$), calculados también en cada una de las muestras para estos caracteres (y que aparecen gráficamente en diagramas de Dice-Lerasa para cada carácter, a fin de facilitar su comparación, en la figura 4), no se superponen en los casos en que se compara a 'la muestra del Nevado de Colima con las otras dos muestras (aunque no están lejos de hacerlo, sobre todo en el carácter LC/AC).

11) Caracteres que mostraron dimorfismo sexual.

--Hembras.

1. Resumen de los resultados. Los resultados obtenidos en la determinación de los caracteres morfométricos y merfáticos sexualmente dimórficos en

TABLA 2. Ocurrencia de diferencias estadísticamente significativas, en los caracteres morfométricos y merísticos que no presentaron dimorfismo sexual, entre los distintos pares de muestras comparadas de S. grammicus, según las pruebas de Tukey. $|\bar{X}_a - \bar{X}_b|$ es el valor absoluto de la diferencia entre los promedios muestrales y C. dif. es el coeficiente de diferencia para la prueba de Tukey, calculado con un nivel de significancia del 5%.¹

Carácter	NEV. DE COLIMA versus NEV. DE TOLUCA		NEV. DE COLIMA versus CEMPOALA		NEV. DE TOLUCA versus CEMPOALA	
	$ \bar{X}_a - \bar{X}_b $	C. dif.	$ \bar{X}_a - \bar{X}_b $	C. dif.	$ \bar{X}_a - \bar{X}_b $	C. dif.
Morfométricos						
LC/AC	0.059	0.030	0.034	0.030	---	---
LF/LT	0.376	0.276	---	---	0.434	0.276
Merísticos						
DOR	3.323	2.679	---	---	3.023	2.679
EMC	5.717	2.179	---	---	4.302	2.179
SPH	0.478	0.447	0.466	0.447	0.943	0.447
SPNM	0.193	0.192	---	---	---	---
SPL	0.332	0.233	0.395	0.233	---	---
IFL	0.404	0.302	0.639	0.302	---	---
LS	---	---	1.061	0.684	---	---

1. Hay diferencia significativa entre dos muestras si $|\bar{X}_a - \bar{X}_b|$ es mayor ó igual que C. dif., y no la hay si es menor (simbolizado por guiones).

las hembras se presentan, en forma resumida, en la tabla 4; la cual, ofrece los principales estadísticos descriptivos e inferenciales obtenidos para cada uno de tales caracteres, en cada una de las muestras comparadas.

2. Pruebas estadísticas. Los análisis de varianza, realizados con el fin

TABLA 3. Coeficientes de diferencia (C.D.) intermuestrales para los caracteres morfométricos y merísticos que no mostraron dimorfismo sexual y que exhibieron diferencias significativas entre la muestra de S. grammicus del Nevado de Colima y las otras muestras de la especie comparadas.

Carácter	NEV. DE COLIMA	NEV. DE COLIMA	NEV. DE TOLUCA
	<u>versus</u>	<u>versus</u>	<u>versus</u>
	NEV. DE TOLUCA	CEMPOALA	CEMPOALA
	C. D.	C. D.	C. D.
LC/AC	0.618	0.378	0.247
SPL	0.415	0.483	0.102
IFL	0.408	0.558	0.227

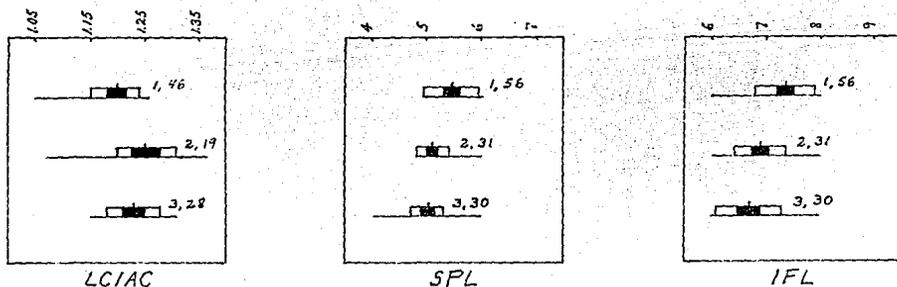


Figura 4. Diagramas de Dice-Leras modificados, mostrando la variación geográfica intermunicipal en S. grammicus en los caracteres morfométricos y merísticos que no presentaron dimorfismo sexual y que exhibieron diferencias significativas entre la muestra del Nevado de Colima y las otras muestras comparadas. Las líneas horizontales y verticales representan los intervalos y los promedios, respectivamente; las barras sombreadas y no sombreadas representan dos errores estándar y una desviación estándar alrededor de los promedios, respectivamente, y los números a la derecha de cada barra representan la muestra (1 = Nevado de Colima, 2 = Nevado de Toluca, 3 = Cempoala) y el tamaño de muestra, en ese orden.

TABLA 4. Variación geográfica en los caracteres morfométricos y merísticos sexualmente dimórficos entre las tres muestras de hembras comparadas de S. grammicus. N = tamaño de muestra; \bar{X} = promedio; $S\bar{x}$ = error estándar; S = desviación estándar.

Caract.	NEV. DE COLIMA			NEV. DE TOLUCA			CENPAALA		
	N	\bar{X}	$S\bar{x}$	N	\bar{X}	$S\bar{x}$	N	\bar{X}	$S\bar{x}$
	S	(Intervalo)		S	(Intervalo)		S	(Intervalo)	
Morfométricos									
LHC	25 7.147	50.12 (41.60-60.72)	1.429	12 5.680	49.43 (40.02-55.97)	1.640	8 4.930	50.70 (42.50-57.41)	1.743
LHC/LC	25 0.172	3.93 (3.601-4.354)	0.034	12 0.186	4.02 (3.810-4.371)	0.054	8 0.184	4.21 (3.906-4.454)	0.065
LHC/AC	25 0.215	4.74 (4.440-5.147)	0.043	12 0.288	5.06 (4.615-5.583)	0.083	8 0.296	5.14 (4.748-5.520)	0.105
LHC/LF	25 0.158	3.95 (3.622-4.260)	0.032	12 0.127	4.07 (3.912-4.261)	0.037	8 0.105	3.97 (3.874-4.201)	0.037
LHC/LT	25 0.257	4.55 (4.178-5.042)	0.515	12 0.391	4.96 (4.596-5.964)	0.113	8 0.244	4.83 (4.558-5.140)	0.086
LC/LF	25 0.037	1.01 (0.926-1.069)	0.008	12 0.047	1.01 (0.950-1.092)	0.013	8 0.042	0.94 (0.878-1.009)	0.015
LC/LT	25 0.043	1.16 (1.071-1.239)	0.009	12 0.106	1.24 (1.095-1.530)	0.031	8 0.058	1.15 (1.072-1.233)	0.021
AC/LF	25 0.026	0.83 (0.779-0.874)	0.005	12 0.038	0.81 (0.755-0.873)	0.011	8 0.049	0.77 (0.714-0.839)	0.017
AC/LT	25 0.038	0.96 (0.890-1.034)	0.008	12 0.109	0.98 (0.833-1.292)	0.032	8 0.049	0.94 (0.870-1.025)	0.017
Merísticos									
SBL	29 0.310	2.10 (2-3)	0.058	19 0.419	2.21 (2-3)	0.096	9 0.500	2.33 (2-3)	0.167
EFNRM	29 0.441	3.86 (3.0-5.0)	0.082	19 0.574	3.63 (2.5-4.5)	0.132	9 0.433	3.33 (3.0-4.0)	0.144

de detectar posibles diferencias significativas intermuestrales en estos caracteres, arrojaron los siguientes resultados: hubo diferencias significativas entre las muestras en la mayoría de los nueve caracteres morfométricos comparados (en seis de ellos, siendo las excepciones los caracteres LHC, LHC/LF y AC/LT), y también las hubo en el carácter merístico EFNRM. Sin embargo, las pruebas de Tukey, complementarias de los análisis de varianza, demostraron mucha discordancia en la variación geográfica de estos caracteres; y señalaron que, en ninguno de ellos, la muestra de la población del Nevado de Colima difiere de las muestras de las otras dos poblaciones consideradas (tabla 5).

--Machos.

1. Resumen de los resultados. Los resultados obtenidos, en el caso de los machos, en la determinación de los caracteres morfométricos y merísticos sexualmente dimórficos, se presentan, en forma resumida, en la tabla 6. En ella pueden apreciarse los estadísticos descriptivos e inferenciales obtenidos para cada uno de tales caracteres, en cada una de las muestras comparadas.

2. Pruebas estadísticas. Los resultados de los análisis de varianza, realizados para detectar posibles diferencias significativas intermuestrales en estos caracteres, pueden resumirse así: hubo diferencias significativas entre las muestras en cinco de los caracteres morfométricos comparados (en LHC/AC, LHC/LF, LHC/LT, LC/LF y LC/LT), pero no las hubo en el caso de los caracteres merísticos. Las pruebas de Tukey realizadas para los cinco caracteres morfométricos señalados indicaron que, en dos de ellos, la muestra del Nevado de Colima es diferente de las otras dos muestras (en los caracteres LHC/LT y LC/LT; ver tabla 7).

3. Magnitud de las diferencias intermuestrales que caracterizaron a la población problema. Los cálculos de los coeficientes de diferencia que se ob-

TABLA 5. Ocurrencia de diferencias estadísticamente significativas, en los caracteres morfológicos y merísticos sexualmente dimórficos, entre los distintos pares de muestras de hembras comparadas de S. grammicus, según las pruebas de Tukey. $|\bar{X}_a - \bar{X}_b|$ es el valor absoluto de la diferencia entre los promedios muestrales y C. dif. es el coeficiente de diferencia para la prueba de Tukey, calculado con un nivel de significancia del 5%.¹

Carácter	NEV. DE COLIMA <u>versus</u> NEV. DE TOLUCA		NEV. DE COLIMA <u>versus</u> CEMPOALA		NEV. DE TOLUCA <u>versus</u> CEMPOALA	
	$ \bar{X}_a - \bar{X}_b $	C. dif.	$ \bar{X}_a - \bar{X}_b $	C. dif.	$ \bar{X}_a - \bar{X}_b $	C. dif.
Morfométricos						
LHC/LC	---	---	0.280	0.176	0.199	0.176
LHC/AC	---	---	0.402	0.248	0.324	0.248
LHC/LT	0.412	0.293	---	---	---	---
LC/LF	---	---	0.063	0.040	0.072	0.040
LC/LT	0.081	0.067	---	---	0.090	0.067
AC/LF	---	---	0.061	0.033	---	---
Merísticos						
EFNRM	---	---	0.529	0.429	---	---

1. Hay diferencia significativa entre dos muestras si $|\bar{X}_a - \bar{X}_b|$ es mayor, o igual, que C. dif., y no la hay si es menor (simbolizado por guiones).

tuvieron en cada par de muestras, para los caracteres LHC/LT y LC/LT, se presentan en la tabla 8. Puede apreciarse en ella que ninguno de los coeficientes de diferencia calculados fue lo suficientemente grande como para igualar, ó superar, el valor límite inferior aceptado generalmente para el reconocimiento de una nueva subespecie (C.D. = 1.28; según Mayr, 1969). Asimismo, la

TABLA 6. Variación geográfica en los caracteres morfométricos y merísticos sexualmente dimórficos entre las tres muestras de machos comparadas de S. grammicus. N = tamaño de muestra; \bar{X} = promedio; Sx = error estándar; S = desviación estándar.

Caract.	NEV. DE COLIMA			NEV. DE TOLUCA			CEMPOALA		
	N	\bar{X} S	S \bar{x} (Intervalo)	N	\bar{X} S	S \bar{x} (Intervalo)	N	\bar{X} S	S \bar{x} (Intervalo)
Morfométricos									
LHC	21	55.20	1.656	7	52.79	1.593	20	50.38	1.868
	7.590	(40.17-61.75)		4.216	(46.91-57.20)		8.352	(41.75-60.02)	
LHC/LC	21	3.90	0.035	7	3.86	0.054	20	3.92	0.039
	0.161	(3.576-4.168)		0.144	(3.580-3.995)		0.173	(3.650-4.197)	
LHC/AC	21	4.63	0.045	7	4.82	0.054	20	4.85	0.059
	0.204	(4.108-5.000)		0.143	(4.536-4.968)		0.263	(4.550-5.409)	
LHC/LF	21	3.76	0.026	7	3.93	0.044	20	3.86	0.043
	0.121	(3.558-3.987)		0.115	(3.754-4.044)		0.191	(3.547-4.282)	
LHC/LT	21	4.30	0.036	7	4.57	0.023	20	4.63	0.063
	0.163	(4.082-4.741)		0.061	(4.506-4.671)		0.284	(4.096-5.253)	
LC/LF	21	0.97	0.008	7	1.02	0.022	20	0.98	0.012
	0.036	(0.891-1.028)		0.059	(0.952-1.112)		0.052	(0.907-1.139)	
LC/LT	21	1.10	0.010	7	1.19	0.019	20	1.18	0.017
	0.048	(1.040-1.214)		0.051	(1.130-1.274)		0.075	(1.048-1.344)	
AC/LF	21	0.81	0.006	7	0.82	0.007	20	0.80	0.008
	0.025	(0.785-0.893)		0.019	(0.791-0.847)		0.034	(0.745-0.880)	
AC/LT	21	0.93	0.008	7	0.95	0.009	20	0.96	0.012
	0.035	(0.877-1.000)		0.023	(0.928-0.998)		0.053	(0.858-1.046)	
Merísticos									
SBL	27	2.48	0.098	12	2.25	0.131	21	2.19	0.112
	0.509	(2-3)		0.452	(2-3)		0.512	(1-3)	
EFNRM	27	3.80	0.093	12	3.71	0.144	21	3.86	0.125
	0.486	(3.0-4.5)		0.498	(3.0-4.5)		0.573	(3.0-5.0)	

TABLE 7. Ocurrencia de diferencias estadísticamente significativas, en los caracteres morfométricos y merísticos sexualmente dimórficos, entre los distintos pares de muestras de machos comparadas de S. grammicus, según las pruebas de Tukey. $\sqrt{Xa-Xb}$ es el valor absoluto de la diferencia entre los promedios muestrales y C. dif. es el coeficiente de diferencia para la prueba de Tukey, calculado con un nivel de significancia del 5%.¹

Carácter	NEV. DE COLIMA VERSUS NEV. DE TOLUCA		NEV. DE COLIMA VERSUS CENFOALA		NEV. DE TOLUCA VERSUS CENFOALA	
	$\sqrt{Xa-Xb}$	C. dif.	$\sqrt{Xa-Xb}$	C. dif.	$\sqrt{Xa-Xb}$	C. dif.
Morfométricos						
LHC/AC	---	---	0.220	0.219	---	---
LHC/LF	0.172	0.150	---	---	---	---
LHC/LT	0.272	0.209	0.330	0.209	---	---
LC/LF	0.054	0.045	---	---	---	---
LC/LT	0.081	0.059	0.076	0.059	---	---

1. Hay diferencia significativa entre dos muestras si $\sqrt{Xa-Xb}$ es mayor, o igual, que C. dif., y no la hay si es menor (simbolizado por guiones).

TABLE 8. Coeficientes de diferencia (C.D.) intermuestrales para los caracteres morfométricos y merísticos sexualmente dimórficos que exhibieron diferencias significativas entre la muestra de machos de S. grammicus del Nevado de Colima y las otras muestras de machos de la especie comparadas.

Carácter	NEV. DE COLIMA VERSUS NEV. DE TOLUCA	NEV. DE COLIMA VERSUS CENFOALA	NEV. DE TOLUCA VERSUS CENFOALA
	C. D.	C. D.	C. D.
LHC/LT	1.214	0.740	0.170
LC/LT	0.816	0.625	0.032

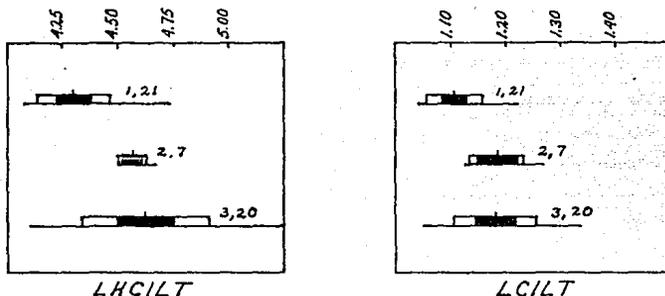


Figura 5. Diagramas de Dice-Leras modificados, mostrando la variación geográfica intermuestral en *S. grammicus* en aquellos caracteres morfométricos y merísticos sexualmente dimórficos que exhibieron diferencias significativas entre la muestra de machos del Nevado de Colima y las otras muestras de machos comparadas. Las líneas horizontales y verticales representan los intervalos y los promedios, respectivamente; las barras sombreadas y no sombreadas representan dos errores estándar y una desviación estándar alrededor de los promedios, respectivamente, y los números a la derecha de cada barra representan la muestra (1 = Nevado de Colima, 2 = Nevado de Toluca, y 3 = Compaala) y el tamaño de muestra, en ese orden.

figura 5 presenta los intervalos de dos errores estándar, calculados alrededor de los promedios de cada una de las muestras ($\bar{X} \pm 2$ e.e.), y en diagramas de Dice-Leras para facilitar su comparación, para estos dos caracteres. Puede verse que no hay superposición entre los intervalos muestrales, cuando se compara la muestra del Nevado de Colima con las otras dos muestras.

b) Caracteres multiestado.

1) Caracteres que no mostraron dimorfismo sexual.

1. Resumen de los resultados. La tabla 9 presenta, en forma resumida, los

TABLA 9. Variación geográfica en el único carácter multiestado considerado - que no presentó dimorfismo sexual entre las tres muestras comparadas de Scaloporus grammicus. N = tamaño de muestra; F = frecuencia de cada estado del carácter.

(CARACTER) Estados	NEV. DE COLIMA	NEV. DE TOLUCA	CHIMPOALA
	(N) F	(N) F	(N) F
(F L C)	(46)	(19)	(28)
1	--	--	--
2	0.04	0.11	0.14
3	0.96	0.89	0.86

resultados obtenidos en la determinación del único carácter multiestado que no presentó dimorfismo sexual (FLC). En ella, se aprecian las frecuencias relativas con que se presentaron los diferentes estados de dicho carácter en cada una de las muestras.

2. Pruebas estadísticas. Las pruebas de la significancia de la diferencia entre dos proporciones, realizadas con el fin de detectar posibles diferencias significativas intermuestrales en el carácter FLC, demostraron la ausencia, entre todos los pares de muestras, de diferencias significativas en las frecuencias de los distintos estados del carácter, por lo que éste quedó eliminado en análisis subsiguientes.

ii) Caracteres que mostraron dimorfismo sexual.

--Hembras.

1. Resumen de los resultados. La tabla 10 presenta, en forma resumida, los resultados obtenidos en la determinación, en el caso de las submuestras

TABLA 10. Variación geográfica en los caracteres multiestado sexualmente dimórficos entre las tres muestras, de hembras y de machos, de Scaloporus gramicus. N = tamaño de la muestra; F = frecuencia.

(CARACTER) Estados	<u>NEV. DE COLIMA</u>		<u>NEV. DE TOLUCA</u>		<u>CEMPOALA</u>	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
	(N) F	(N) F	(N) F	(N) F	(N) F	(N) F
(DORSAL)	(25)	(21)	(12)	(7)	(8)	(19)
1		0.05	0.08			
2	1.00	0.43	0.92	0.86	1.00	1.00
4		0.05				
8		0.47		0.14		
(VENTRAL)	(25)	(21)	(12)	(7)	(8)	(20)
1				0.14		0.25
2			0.42	0.29	0.38	
4		0.52		0.57		0.10
5	0.96	0.19	0.58		0.62	0.20
7		0.10				0.25
9	0.04	0.19				0.20
(F / FN)	(29)	(27)	(19)	(12)	(9)	(21)
1	0.72	1.00	0.37	0.25	0.11	0.19
2	0.28		0.63	0.75	0.89	0.81

de hembras (y también en el caso de las submuestras de machos), de los caracteres multiestado sexualmente dimórficos. En ella, se ofrecen las frecuencias relativas con que ocurrieron los distintos estados de cada uno de tales caracteres, en cada una de las muestras comparadas.

2. Pruebas estadísticas. Los resultados de las pruebas de significancia

de la diferencia entre dos proporciones, realizadas entre cada par de muestras para cada uno de estos caracteres, indicaron la existencia de diferencias significativas intermuestrales en los caracteres VENTRAL y F / FN (tabla 11). La muestra del Nevado de Colima fue significativamente diferente de las otras dos muestras en ambos caracteres.

3. Magnitud de las diferencias intermuestrales que caracterizaron a la población problema. Se ha mencionado ya que las frecuencias relativas con que se presentaron los distintos estados de cada uno de estos caracteres, en cada muestra, se ofrecen en la tabla 10. A partir de esta tabla, puede observarse que las diferencias existentes entre las muestras de hembras del Nevado de Colima y de las otras dos poblaciones, en las frecuencias con que se presentaron los distintos estados de los caracteres F / FN y VENTRAL, no son lo suficientemente grandes como para satisfacer la llamada "regla del 75%"; es decir, lo suficientemente grandes como para que el 75% de los individuos de la muestra problema, sean diferentes del total (ó más ó menos el 97%) de los individuos de las otras muestras ó viceversa (lo que equivaldría a un coeficiente de diferencia de 1.28; según Mayr, 1959); sin embargo, puede apreciarse una clara tendencia en este sentido, más marcada en el carácter F / FN.

--Machos.

1. Resumen de los resultados. La tabla 10 presenta también, en forma resumida, los resultados obtenidos en la determinación de los caracteres multi estado sexualmente dimórficos en las submuestras de machos. En ella, aparecen las frecuencias relativas con que se presentaron los distintos estados de cada uno de tales caracteres en cada una de las muestras comparadas.

2. Pruebas estadísticas. Los resultados de las pruebas de la significancia de la diferencia entre dos proporciones, realizadas entre cada par de mues

TABLA 11. Ocurrencia de diferencias estadísticamente significativas, en los caracteres multiestado sexualmente dimórficos, entre los distintos pares de muestras comparadas de *S. grammicus* (de hembras y de machos), según las pruebas de la significancia de la diferencia entre dos proporciones. Z cal. es el valor de Z que se calcula a partir de los datos, y Z tab. es el valor de Z que se puede atribuir al azar (y que se halla ya tabulado), de acuerdo al nivel de significancia relacionado (5%).¹

CARACT.	NEV. DE COLIMA VERSUS NEV. DE TOLUCA		NEV. DE COLIMA VERSUS CEMPOALA		NEV. DE TOLUCA VERSUS CEMPOALA	
	Z cal.	Z tab.	Z cal.	Z tab.	Z cal.	Z tab.
Machos						
DORSAL	-2.050	-1.960	-3.940	-1.960	----	----
VENTRAL	----	----	2.916	1.960	-2.582	-1.960
F / FN	3.131	1.960	3.820	1.960	----	----
Hembras						
DORSAL	----	----	----	----	----	----
VENTRAL	3.180	1.960	2.520	1.960	----	----
F / FN	2.440	1.960	3.250	1.960	----	----

1. Hay diferencia significativa entre dos muestras si el valor absoluto de Z cal. es mayor ó igual que el valor absoluto de Z tab., y no la hay si es menor (simbolizado por guiones).

tras pare cada uno de estos caracteres, aparecen también en la tabla 11. Puede apreciarse en ella, que hubo diferencias significativas intermuestrales en todos los caracteres, aunque la muestra problema fue significativamente diferente de las otras dos muestras sólo en los caracteres DORSAL y F / FN.

3. Magnitud de las diferencias intermuestrales que caracterizaron a la población problema. A partir de la tabla 10, que presenta las frecuencias relativas con que se presentaron los diferentes estados de los caracteres DORSAL y F / FN en las diferentes muestras, puede observarse que existe una tendencia hacia el cumplimiento de la "regla del 75%", en el carácter DORSAL, entre las muestras del Nevado de Colima y del Nevado de Toluca, pero que no tiene paralelo entre las muestras del Nevado de Colima y de Cosopala; sin embargo, en el carácter F / FN sí puede observarse un cabal cumplimiento de la regla del 75% entre la muestra problema, por una parte, y las muestras del Nevado de Toluca y de Cosopala, por otra. Esta fue la diferencia más grande encontrada entre las muestras examinadas, de entre todos los caracteres considerados en ambos sexos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

En el curso del presente trabajo, se encontraron diversas diferencias morfológicas y de coloración, estadísticamente significativas, entre las tres muestras comparadas de Sceloporus grammicus. Algunas de estas diferencias fueron halladas entre la muestra del Nevado de Colima, por una parte, y las muestras del Nevado de Toluca y de Compoala, por otra. Ya se ha mencionado que, mientras la primera muestra corresponde a una población periférica y alopatrica, las otras dos corresponden a poblaciones de la parte central de la área de distribución de la especie.

Algunas de las dichas diferencias fueron halladas en caracteres que mostraron dimorfismo sexual (en las hembras, en los caracteres multiestado F / FN y VENTRAL; en los machos, en los caracteres morfométricos LHC/LT y LC/LT y en los caracteres multiestado F / FN y DORSAL), mientras que otras se hallaron en caracteres que no mostraron tal dimorfismo (en el carácter morfométrico LC/AC y en los caracteres merísticos SPL e IFL).

Sin embargo, aunque estas diferencias son significativas desde un punto de vista estadístico, lo necesario e importante aquí es saber si también son significativas desde un punto de vista taxonómico; es decir, si son lo suficientemente grandes como para justificar el reconocimiento de la población del Nevado de Colima como un nuevo taxón, de rango, cuando menos, subespecífico; ó de rango mayor, si tal es el caso; ya que, si bien es cierto que en la inmensa mayoría de las especies sexuales cada población local es ligeramente diferente de cada una de las otras poblaciones locales (diferenciándose estadísticamente en las frecuencias génicas y en los promedios de un número de varia-

bles, según Mayr, 1954, 1969), sería absurdo y caótico si cada población lleva un nombre trinomial, como lo llevan las subespecies, ó fuera reconocida como una forma distinta, con nombre también distinto.

Con todo, aunque hay consenso en reconocer como taxa diferentes a poblaciones distintas cuando -y sólo cuando- éstas difieren "taxonómicamente" (es decir, por poseer características -en este caso morfológicas- suficientemente diagnósticas), resulta más problemático decidir si dos poblaciones deben considerarse diferentes taxa ó no cuando los intervalos de variación de los caracteres en que se diferencian se superponen en algún grado. Concretamente, el problema es, tanto decidir qué tanta superposición es permisible en estos casos, como el describir el grado de diferencia entre las dos poblaciones.

Mayr (1969) ha sugerido el uso de un coeficiente de diferencia (C.D.) para este efecto, mencionado ya en la sección de Metodología de este trabajo. De acuerdo con este autor, existe un consenso, más ó menos explícito, entre los taxónomos para seguir una regla conocida como "regla del 75 por ciento", según la cual una población A es reconocida como una subespecie válida (para poder ser consideradas taxa diferentes, el grado de diferencia entre las poblaciones debe ser tal que justifique, como mínimo, su reconocimiento como subespecies diferentes, ya que la subespecie es la categoría taxonómica de rango más bajo) si por lo menos el 75% de sus individuos en una muestra es diferente de "todos" (ó más ó menos el 97%) los individuos de muestras correspondientes a poblaciones de subespecies previamente reconocidas (poblaciones B), ya que esto asegura que el 90% de los individuos de la población A será diferente del 90% de los individuos de las poblaciones B. Esto equivale a un coeficiente de diferencia igual a 1.28, pero hay actualmente una tendencia a demandar que el coeficiente sea mayor todavía -quizá hasta de 1.5- para justificar

un reconocimiento subspecífico.

Siguiendo tal criterio, ninguno de los caracteres morfométricos ni serficos que presentaron diferencias significativas entre la muestra del Nevado de Colima y las otras dos muestras, sería lo suficientemente diagnóstico como para justificar el reconocimiento de la primera muestra como correspondiente a una subespecie nueva, ya que los coeficientes de diferencia calculados para ellos nunca alcanzan el valor límite inferior de 1.28 y menos aún el de 1.5.

Entre los caracteres multiestado, para los cuales no es necesario -ni posible- calcular los coeficientes de diferencia, ya que aquí las distribuciones de frecuencias de los diversos estados de cada carácter en las diferentes muestras permite observar si la "regla del 75%" se cumple ó no entre cada par de muestras (ver tabla 10), tenemos que, ni el carácter VENTRAL en las hembras, ni el carácter DORSAL en los machos, satisfacen el requisito de la regla, pero el carácter F / FN (en el caso de los machos) sí lo hace, ya que el 100% de los machos de la muestra de Jalisco (Nevado de Colima) mostró un estado diferente al que mostraron más del 75% de los machos de las otras dos muestras. En las hembras, la diferencia no es tan grande, aunque sí hay una tendencia apreciable en este sentido.

Aunque el coeficiente de diferencia tiene varias limitaciones (Mayr, 1969), su uso permite lograr criterios más uniformes en el reconocimiento de las subespecies; sin embargo, éste puede ser también su principal argumento en contra, ya que la magnitud de las diferencias que definen a los diferentes taxa de determinado rango no es la misma en diferentes grupos; por ejemplo, hay muchos géneros en los que las especies difieren menos entre sí que las subespecies de una única especie de otro género (Mayr, op. cit.). Así pues, el grado de diferencia necesario para justificar un reconocimiento subspecífico depen

de también del grupo estudiado. Por consiguiente, el criterio relativo al grado de diferencia necesario para nombrar una nueva subespecie en un grupo dado, debe normarse, en primera instancia, por los criterios ó pautas seguidos en el reconocimiento previo de subespecies en ese grupo.

Siguiendo este razonamiento para el caso de S. g. grammicus, encontramos lo siguiente:

Smith (1939, p. 190) expuso claramente el criterio que usó para distinguir entre S. m. microlepidotus y S. m. disparilis:

"The dorsal scale count 70 has arbitrarily been assumed as the point of division between S. m. microlepidotus y S. m. disparilis. Nine out of 226 m. microlepidotus are under this count (4 per cent), and three out of 127 m. disparilis are over this count (2.4 per cent). Using this character alone, 3.4 per cent of -- the total number of specimens counted of both subspecies are confused."

Este criterio es evidentemente similar al enunciado por la citada "regla del 75%", pero aún más exigente. Por otra parte, Sites y Dixon (1981, p. 63), en la diagnosis de la única subespecie que se ha añadido al taxón S. grammicus desde 1939 (S. g. tamulipensis), señalan:

"DIAGNOSIS. The primary character separating this race (S. g. tamulipensis) from the others is the low number of dorsal scales... The Dice-Lorans diagram... shows no overlap for two standard errors of the mean for the Sierra de Tamulipas sample with any of the four nearest populations. This holds true for both sexes..."

Obviamente, Sites y Dixon consideraron, al reconocer y describir a S. g. tamulipensis como una nueva subespecie, otras cualidades que la diferenciaban de las subespecies previamente descritas, como diferencias en el patrón

de coloración ventral con respecto a S. g. grammicus, su aislamiento geográfico y alguna diferenciación genética. Sin embargo, en lo que respecta a los caracteres morfológicos, su criterio es algo diferente de aquél usado por Smith (1939). De seguir el criterio usado por Sites y Dixon para evaluar las diferencias intermuestrales encontradas en este trabajo, se tendría un panorama también diferente: haciendo a un lado a los caracteres multiestado, se tiene que, entre todos los caracteres morfométricos y morfísticos utilizados (y que fueron desechados bajo el criterio del coeficiente de diferencia), hay dos caracteres morfométricos sexualmente dimórficos en los machos (LHC/LI y LC/LI), así como un carácter morfométrico y dos caracteres morfísticos no dimórficos sexualmente (LC/AC, SPL e IFL), para los cuales el intervalo $\bar{X} \pm 2$ errores estándar de la muestra problema no se superpone con los intervalos correspondientes a las otras dos muestras, y que podrían ser considerados, por tanto, como posibles caracteres taxonómicos para reconocer a la muestra del Nevado de Colima como correspondiente a una nueva subespecie de S. grammicus. En cuanto a los caracteres multiestado, se tendría que establecer una equivalencia entre este criterio y las diferencias en las frecuencias relativas de los estados que tales caracteres presentan en las diferentes muestras.

Sin embargo, los coeficientes de diferencia calculados para los caracteres en cuestión, en todos y cada uno de los casos, fueron muy inferiores al valor límite mínimo de 1.28 propuesto por Mayr (1969) en el primer criterio, lo cual demuestra que éste es mucho más exigente que el segundo.

Ante la opción de seguir uno u otro criterio de diferenciación morfológica (y sin perder de vista que la diferenciación morfológica sólo es uno de varios requisitos en el reconocimiento de una nueva subespecie, pero no el único), resulta aquí pertinente señalar algunos puntos relativos al desarrollo

de este trabajos:

1. Los tamaños de las muestras originales se redujeron mucho al dividir las en submuestras de machos y de hembras, y más aún al considerar, en tales submuestras, sólo a los adultos para determinar los caracteres morfométricos y los de coloración.

2. Al comparar a simple vista los promedios muestrales para los caracteres señalados como posibles caracteres taxonómicos por el criterio de Sites y Dixon (tablas 1 y 6), puede apreciarse que las diferencias intermuestrales en algunos de ellos son tan pequeñas, que sería muy difícil que estos caracteres funcionaran adecuadamente en la práctica como caracteres diagnósticos. Esto sugiere que el hecho de que no se superpongan los intervalos alrededor de los promedios calculados para estos caracteres es, ó parece ser, más un artificio estadístico que el reflejo de una diferencia real considerable; ó, por lo menos, de valor diagnóstico, en los organismos.

3. Los caracteres morfométricos no tienen una replicabilidad tan alta como, por ejemplo, los caracteres merísticos, ya que es muy difícil que dos medidas del mismo carácter, tomadas en diferentes días y en el mismo ejemplar, resulten iguales.

4. No se compararon muestras de las poblaciones geográficamente más cercanas a la población del Nevado de Colima, ni de poblaciones geográficamente intermedias entre la misma y las del Nevado de Toluca y de Composala, así que no se pueda saber si el cambio en los caracteres señalados en el punto 2 es gradual ó no, ó bien, si su variación geográfica es considerable.

5. Las subespecies de E. grammicus tienden a formar poblaciones locales diferenciadas entre sí en detalles menores de coloración y/ó escutelación, según Smith (1939); aquí hay que señalar que también se hallaron caracteres en los que la muestra que resultó diferente a las otras fue la del Nevado de Toluca, y otros más en los que lo fue la muestra de Composala (tablas 2, 5, 7 y 11); aunque en estos casos no se evaluó la magnitud de las diferencias involucradas.

Considerando todo lo anterior, me parece más adecuado el tomar un criterio más exigente en relación al grado de diferenciación necesario para el reconocimiento de una subespecie nueva en E. grammicus. Pero en este caso, sólo queda un carácter que pudiera ser taxonómicamente significativo y separar claramente a la población de Jalisco de las otras dos: el carácter multiesta de F / FN en el caso de los machos.

Con el fin de establecer si este carácter podía representar verdaderamente

te un carácter taxonómico, que sirviera para distinguir a la población problema de las demás poblaciones de S. grammicus, se decidió hacer un análisis adicional del mismo, empleando muestras adicionales de S. grammicus presentes ya en la Colección Herpetológica del Instituto de Biología de la U.N.A.M. Originalmente, en este trabajo sólo se consideraron dos estados posibles para tal carácter: la escama frontal estaba en contacto con la escama frontonasal media (estado 1) ó no lo estaba (estado 2). Pero Smith (1939), al reportar la variación que halló en este carácter en 125 lagartijas, distinguió tres estados del mismo:

1. Las escamas prefrontales se hallaban en contacto entre sí (evitando el contacto frontal-frontonasal media, y equivaliendo, por tanto, al estado 2 usado en este trabajo).
2. Las escamas prefrontales se hallaban separadas por una escama aziga (que evitaba el contacto frontal-frontonasal media, y equivaliendo así, también, al estado 2 de este trabajo).
3. Las escamas prefrontales estaban separadas por el contacto entre las escamas frontal y frontonasal media; equivaliendo, así, al estado 1 en nuestras comparaciones.

Para establecer mejor las posibles diferencias intermuestrales en este carácter, se distinguieron en las comparaciones adicionales estos tres estados del mismo, y se aumentó además el tamaño de la muestra de Jalisco de 56 a 80 individuos. El resumen de los resultados adicionales se ofrece en la tabla 12. Puede apreciarse en ella que varias muestras exhiben un predominio, de ligero a grande, del estado 1 (las muestras 6, 15 y 16; y, aunque la "muestra" 18 es muy pequeña, también cae en esta categoría). De hecho, hay muchas muestras en las que la frecuencia del estado 1 cae entre 0.25 y 0.75 (las muestras 3, 4, 6, 8, 9, 12, 13, 14, 15 y 16), mientras que en la muestra 17 (del Nevado de Colima) y la 18 (sólo 4 ejemplares) tal frecuencia es mayor que 0.75.

Parece evidente que la diferencia en este carácter, entre la muestra del

TABLE 12. Distribución de frecuencias para los estados del carácter F / FN en algunas muestras de Sceloporus grammicus. N = tamaño de muestra.

No.	N	Edo.	Localidad ó localidades.	Frecuencia		
				1	2	3
1	51	Ver.	Cofre de Perote.	0.24	0.43	0.33
2	55	Pue.- Ver.	Pico de Orizaba.	0.13	0.38	0.49
3	27	Tlax.	La Malinche.	0.26	0.18	0.56
4	45	Hgo.	Presa Omitépec.	0.38	0.49	0.13
5	12	Pue.	Parque Nat. Istaccihuatl-Popocatepetl.	0.17	0.17	0.66
6	21	Hgo.	Parque Nat. El Chico-Real del Monte.	0.48	0.14	0.38
7	18	Mor.	Tepostlán-Tlalnepantla.	0.22	0.11	0.67
8	15	D.F.	Pedregal de San Angel.	0.27	0.13	0.60
9	14	D.F.	Cerro del Ajusco.	0.28	0.29	0.43
10	20	D.F.	Cañada de Contreras.	0.20	0.30	0.50
11	32	Mor.	Cempoala-Tres Marías.	0.16	0.22	0.62
12	17	Max.	Chapa de Mota-Jilotepec.	0.29	0.29	0.42
13	31	Max.	Nevado de Toluca.	0.32	0.35	0.33
14	33	Mich.	Los Azufres.	0.27	0.43	0.30
15	29	Mich.	Mil Cumbres-Presa Pucuateo.	0.41	0.21	0.38
16	28	Jal.	Ojuelos.	0.50	0.25	0.25
17	80	Jal.	Nevado de Colima.	0.88	0.02	0.10
18	4	Dgo.	La Michilfa.	1.00	0.00	0.00

Los estados considerados fueron: 1 = escamas frontal y frontonasal media en contacto; 2 = frontal y frontonasal media separadas por una escama asiga; y 3 = frontal y frontonasal media separadas por el contacto entre las escamas - prefrontales.

Navado de Colima y las otras muestras arriba señaladas, no puede ser taxonómicamente significativa según el criterio propuesto por Mayr (1969). Así, aunque este análisis adicional no separó los sexos de cada muestra y, por lo tanto, puede estar influenciado en alguna medida por el dimorfismo sexual de este carácter -que si bien se encontró en la muestra de Jalisco, aún ampliada a 80 ejemplares, no fue muy pronunciado, ni tampoco se halló en las muestras del Navado de Toluca y de Cempoala-, parece obvio que el mismo no reúne las condiciones necesarias para separar la población problema del resto de las poblaciones de Sceloporus grammicus.

No obstante lo anterior, no deja de ser notable la frecuencia tan alta con que se presentó el estado 1 en la muestra problema (0.97 en los machos y 0.81 en las hembras), cuyo tamaño fue aumentado a 80 ejemplares. Esta frecuencia es mucho mayor que la exhibida por cualquier otra muestra de tamaño comparable; ó, por lo menos, considerable. Asimismo, es notable la frecuencia tan baja del estado 2 en dicha muestra, considerando su tamaño (sólo 0.025). No resulta difícil pensar en una tendencia a la fijación del estado 1 en la población problema, en virtud de su aislamiento y de su pequeño tamaño, ya que ocupa una extensión menor que 70 kms.², según Hall y Selander (1973).

Por otra parte, a lo largo de este trabajo, y a la vez que se fueron obteniendo los resultados de las comparaciones morfológicas intermuestrales, se hizo también un intento por obtener información bibliográfica, que estuviera relacionada con el problema abordado y que pudiera contribuir a su solución. De esta manera, fue posible obtener algunos indicios no morfológicos con respecto al estado taxonómico de la población de grammicus del Navado de Colima. Tales indicios se exponen a continuación.

Cariotipos.

De acuerdo con Hall (1973), la población de S. grammicus del Nevado de Colima no representa ninguna variante única ni excepcional, desde el punto de vista cariotípico, dentro del complejo grammicus; ya que esta población corresponde al cariotipo F6 ("fission 6^m"), cuya distribución geográfica es más bien extensa, incluyendo también la Sierra Volcánica Transversal entre el oeste de Michoacán y el Valle de México, parte de las serranías que bordean a este valle, y otras localidades disjuntas en los estados de Nuevo León, Tamaulipas y San Luis Potosí (Hall y Selander, 1973). Esta distribución incluye las poblaciones del Nevado de Toluca (Hall, 1973) y, casi seguramente, también la de Comonala, según los trabajos de Lara (1983) y de Sites et al. (1986).

Evidentemente, no podía esperarse ninguna diferenciación morfológica en la población problema relacionada con su cariotipo, ya que éste es, con toda probabilidad, similar al de las otras poblaciones comparadas; y, además, ya que es muy probable que todas las poblaciones de F6 correspondan a Sceloporus palaciosi, es muy probable también que las tres poblaciones examinadas sean coespecíficas, de acuerdo con los resultados de Sites et al. (op. cit.). Sin embargo, hay que señalar aquí que la muestra del Nevado de Colima revisada en este estudio, fue colectada en altitudes de entre los 2 200 y los 2 400 m.s.n.m., mientras que, los ejemplares colectados por Hall (1973) en esta montaña, y cuyos cariotipos resultaron ser F6, fueron colectados en altitudes de entre los 3 000 y los 3 250 m.s.n.m.; y que este mismo autor halló poblaciones con diferentes cariotipos distribuidas en diferentes altitudes sobre las sierras que bordean por el Sur y el Este al Valle de México (Hall y Selander, 1973; ver también Sites et al., op. cit.). Esto obliga a considerar la posibilidad de que la muestra nevadocolimense examinada no corresponda al cariotipo F6,

pero esta posibilidad parece bastante remota, ya que todas las poblaciones del complejo grammicus al oeste del Valle de México han resultado ser F6, según Hall y Selander (1973).

Similitud genética.

Hall y Selander (1973) obtuvieron estimaciones de la similitud genética existente entre algunos pares de muestras del complejo grammicus, calculando el coeficiente de Rogers (S) para cada uno de los mismos. De manera específica, una muestra del Nevado de Colima (cariotipo F6 según Hall, 1973; N=30) fue comparada con una muestra del noroeste de Llano Grande, estado de México (cariotipo P1 según Hall, 1973, y S según Porter y Sites, 1986; N=31), otra del sureste de Llano Grande, México (F6 según Hall, 1973; N=37) y una más del Cerro de Garnica, Michoacán (F6 según Hall, 1973; N=21); los coeficientes de Rogers obtenidos para estos pares de muestras fueron iguales a 0.84, 0.84 y 0.90, respectivamente.

Wiley (1981), resumiendo los resultados de muchas investigaciones similares, ha señalado que, en general, la similitud intraespecífica usando el coeficiente de Rogers varía desde 0.78 hasta 0.99, siendo el promedio 0.92, mientras que la similitud interespecífica varía desde 0.37 hasta 0.79, siendo el promedio 0.54. Evidentemente, de acuerdo con lo anterior la población del Nevado de Colima podría considerarse conspecífica de las otras poblaciones comparadas. Los valores de S calculados para los restantes pares de muestras posibles fueron desde 0.73 hasta 0.92; esto hace más notable el hecho de que la población del Nevado de Colima no parece estar diferenciada, en ningún grado apreciable, de las poblaciones no-periféricas del complejo grammicus, a pesar de su aislamiento geográfico. Sin embargo, el mismo Wiley (op. cit.) también

ha señalado que, aunque los bajos valores de similitud genética tienden a corroborar decisiones de que dos poblaciones geográficamente diferentes son especies diferentes, los valores altos no indican, necesariamente, que son de la misma especie.

Por otra parte, la mejor referencia para comparar los resultados de Hall y Selander (1973) la constituirían otras estimaciones de similitud genética obtenidas para poblaciones intraespecíficas e interespecíficas dentro del complejo grammicus. Aunque esto es obviamente muy difícil de conseguir, podemos considerar aquí el trabajo de Sites et al. (1986), quienes concluyeron que S. palaciosi está lo suficientemente bien diferenciada genéticamente como para ser considerada una especie diferente a S. grammicus; desafortunadamente, los coeficientes de similitud genética usados por estos autores no incluyeron al coeficiente de Rogers; sin embargo, las características distintivas halladas en S. palaciosi fueron descritas, e incluyeron la fijación ó casi fijación, en 4 loci, de electromorfos que estaban en muy baja frecuencia ó ausentes en S. grammicus y S. anahuacensis, así como la presencia de un locus único en palaciosi que se halló duplicado en grammicus y anahuacensis. Asimismo, Sites y Dixon (1981) señalaron que S. grammicus tamaulipensis mostró alguna diferenciación genética con respecto a 12 muestras de grammicus del noreste del país; esta diferenciación en grammicus tamaulipensis incluyó un locus que mostró un alelo único para esta subespecie, así como otro locus cuyo alelo principal estuvo en muy bajas frecuencias ó ausente en las demás muestras de grammicus. De acuerdo con el análisis de Hall y Selander (1973), la muestra de grammicus del Nevado de Colima nunca presentó diferencias de esta magnitud con respecto a las demás poblaciones mencionadas; pero las inferencias que de estos datos puedan hacerse deberán ser cuidadosas, ya que las comparaciones realizadas por

los distintos autores, no fueron hechas considerando siempre los mismos loci (comun. pers. Dr. Sites).

Parásitos.

Loomis y Bennett (1977) reportaron el descubrimiento de una nueva especie de ectoparásito (Eutrombicula bitarsalis; Acarina, Trombiculidae) sobre individuos de S. grammicus del Nevado de Colima, y consideraron muy probable que dicho parásito fuera endémico de esa montaña, en virtud del aislamiento geográfico de los ambientes boreales y alpinos que se encuentran sobre ella. Ya que se conocen casos de especies crípticas que han sido descubiertas por que sus parásitos han resultado ser diferentes (Mayr, 1969), lo anterior sugirió, a primera vista, una diferenciación, de alguna magnitud, en la población de grammicus del Nevado de Colima con respecto a las demás poblaciones del complejo, dado que en éstas los parásitos conocidos son otros (Eutrombicula alfreddugesi e Hirstiella pelaezi, según Hoffman, 1969).

Sin embargo, Eutrombicula bitarsalis también fue colectada sobre otros huéspedes: Basiliscus lemniscatus (Anguillidae), Uma notata (Scincidae) y Sceloporus bulleri (Iguanidae). Así, resulta mucho más lógico suponer que la ausencia de E. bitarsalis, en las lagartijas de la parte "continental" de la extensión geográfica del complejo grammicus, pueda estar relacionada con el propio aislamiento geográfico del parásito, que con las posibles diferencias entre sus huéspedes actuales y tales huéspedes potenciales; es decir, entre la población de grammicus del Nevado de Colima y las demás poblaciones del complejo grammicus. Esto tiene apoyo en el hecho de que, tanto Basiliscus lemniscatus como Uma notata, se distribuyen también en el resto del Eje Neovolcánico, al igual que grammicus, siendo otros sus parásitos en esta región, y

no Eutrombicula bitarsala.

Por otra parte, tanto E. alfreddugasi como H. pélaesi son parásitos bastante surfixenos: el primero se halla en muchas especies de anfibios, reptiles, aves y mamíferos en casi toda América, mientras que el segundo se ha hallado sobre Sceloporus torquatus torquatus y Crotaphytus collaris, además de sobre grammicus (Hoffman, 1969). Así pues, el mismo razonamiento usado para el caso de E. bitarsala puede usarse también para el caso de estas especies: su falta ahora aparente ausencia, sobre la población de grammicus del Nevado de Colima, puede atribuirse con mayor probabilidad al aislamiento geográfico de esta montaña, que a diferencias entre dicha población y las restantes poblaciones del complejo grammicus. De hecho, E. alfreddugasi ha sido colectado ya sobre Sceloporus bulleri y Basilis imbricata en el Nevado de Colima, y es muy probable que también se encuentre sobre grammicus, al igual que Hiratiella palaesi.

Biogeografía.

Como ya ha sido mencionado, Hall (1973) y Hall y Selander (1973) establecieron el hecho de que la población de S. grammicus que ocurre en los ambientes boreales y alpinos del Nevado de Colima se halla aislada geográficamente de las demás poblaciones del complejo homónimo; asimismo, otros autores han señalado el aislamiento geográfico de los ambientes susodichos mismos con respecto a otros ambientes similares (Goldman, 1951; Baker y Phillips, 1965; Dixon y Webb, 1966; Loomis y Bennett, 1977).

La circunstancia anterior condujo a considerar la posibilidad de que, los eventos morfo-tectónico-climáticos que dieron lugar al aislamiento de los ambientes mencionados, pudieran haber producido un evento de especiación común

que afectara a diversos clados, de tal manera, que éstos mostraran patrones de especiación correlacionados, con los grupos hermanos en un clado teniendo los límites entre sus especies correlacionados con los límites entre las especies de clados diferentes; inclusive, clados muy poco emparentados. Aunque desde luego la estructura poblacional, la cohesión y la vagilidad de las especies varían de clado a clado, cuando este tipo de patrones biogeográficos son evidentes, pueden ser considerados como indicios para resolver problemas en el nivel de especie en algún clado en particular (Wiley, 1981).

Por esta razón, se pensó que resultaría útil el conocimiento de cuáles son los demás organismos que ocurren en el Nevado de Colima, así como de sus respectivas distribuciones geográficas; sin embargo, la adquisición de este conocimiento resultaba muy difícil y probablemente también redundante, ya que los patrones correlacionados, de existir, debían manifestarse en muchos clados, sin ser necesario examinar a todos. De esta manera, se decidió revisar aquí, por las facilidades del caso, solamente las distribuciones geográficas de las formas de anfibios y reptiles que ocurren, ó pueden ocurrir, en los Volcanes de Colima, considerando que esta revisión toma en cuenta, aún en el peor de los casos, a muchos clados diferentes a aquí al que pertenece S. grammicus.

Desafortunadamente, no existe ningún estudio realizado expresamente sobre la herpetofauna de los Volcanes de Colima, pero varias formas han sido registradas para ellos por diversos autores. Dichas formas son las siguientes:

Batrachoseps attenuatus, Sceloporus bulleri, S. dugesi dugesi, S. grammicus microlepidotus, S. torquatus, Phrynosoma orbicularis dugesi, Thamnophis melanogaster anaezensis y Crotalus triseriatus triseriatus (Duellman, 1958).

Syrhophus nivicolimae, Tomodactylus sp., Eleutherodactylus occidentalis, Anolis nebulosus, Sceloporus grammicus microlepidotus, Bufo dugesi y Rhadinana taeniata (Dixon y Webb, 1966).

Basilis imbricata, Bufo brevirostris, Sceloporus bulleri y S. grammicus

cus (Locnis y Bennett, 1977).

Geophis tarascae (Dixon, 1968).

Sceloporus insignis y S. grammicus microlepidotus (Webb, 1967).

Geophis bicolor, Storeria storerioides, Bufo brevirostris indubitus, Barisba imbricata imbricata, Sceloporus torquatus melanogaster, S. grammicus microlepidotus y Crotalus triarriatus triseriatus (colecciones del personal de la Colección Herpetológica del Instituto de Biología de la U.N.A.M., no publicado).

No obstante la incertidumbre contenida en estos datos por registros incorrectos, como parece ser el de Batrachoseps attenuatus, según Smith y Taylor (1948) y Frost (1985); por el cambio en el estado taxonómico de algunas formas, como en el caso de Sceloporus bulleri a Sceloporus insignis para los Volcanes de Colima y la Sierra de Coalcomán (Webb, 1967); ó, inclusive, la no de terminación de algunas formas hasta subespecie (en el caso de los registros citados por Locnis y Bennett, 1977, por ejemplo), se pueda afirmar que, con la sola excepción de Syrhophus nivicolimae, todas las formas registradas se distribuyen en algún otro estado además del de Jalisco (Smith y Smith, 1976); y que, por lo tanto, no pueden ser endémicas de los Volcanes de Colima.

Sin embargo, la lista herpetofaunística del estado de Jalisco es muy grande (Smith y Smith, op. cit.), y aunque muchas de las formas que incluye son típicas de las regiones costeras ó de las tierras bajas (que sería muy difícil esperar que ocurrieran sobre los Volcanes de Colima), hay muchas otras que ocurren en áreas montañosas, como lo son la Sierra Madre Occidental y la Sierra de Talpa; éstas últimas formas sí podría esperarse que ocurrieran en dichos volcanes; ó, por lo menos, su presencia en ellos no parece imposible. Entre estas formas podríamos señalar, por ejemplo, a los lacertilios Sceloporus asper y S. heterolepis heterolepis, a las serpientes Pituophis deppoi deppoi, Crotalus pusillus y Conopsis nasus nasus y al caudado Pseudoeurycea belli bellii.

Pero resultó muy difícil estimar cuáles formas eran las que tenían mayores posibilidades de ocurrir sobre los volcanes; y, además, revisar detalladamente sus distribuciones actualizadas, ya que esta información se halla muy dispersa en la literatura pertinente, y aún era posible que algunas formas existieran en el lugar sin haber sido consideradas como de ocurrencia probable, ó sin haber sido registradas todavía; por ello, sólo se revisaron, de manera gruesa, las distribuciones de todas y cada una de las formas enlistadas para el estado de Jalisco por Smith y Smith (1976), en su misma obra, hallándose lo siguiente: de aproximadamente 58 formas de lacertilios, 102 de serpienteos, 7 de tortugas, 36 de anuros, 4 de caudados y 1 de gimnofiones (estas aproximaciones resultan de eliminar del listado las sinonimias reconocidas hasta la fecha de elaboración del mismo; y de eliminar, también, algunas formas cuyas distribuciones actualizadas no incluyen el estado de Jalisco), solamente 6 son reportadas exclusivamente para el estado de Jalisco; todas las demás formas se distribuyen en este estado y por lo menos un estado más, por lo que quedaron eliminadas como posibles formas endémicas de los Volcanes de Colima.

En cuanto a las formas conocidas sólo para el estado de Jalisco, única y exclusivamente Syrhophus nivicolimae fue descrita para el Nevado de Colima y sólo se conoce de esta región (Frost, 1985); las demás formas fueron descritas para otras regiones de Jalisco, y aunque pudieran ocurrir en los Volcanes de Colima -lo cual es dudoso, ya que se trata de formas de tierras bajas; como, por ejemplo, Crotalus iannozzi Tanner (1966) ó Crotalus triseriatus armstrongi Campbell (1978)-, ocurrirían ya también fuera de ellos; y no serían, por tanto, endémicos de la región que nos ocupa.

Resumiendo, fuera del caso de Syrhophus nivicolimae, no existen otras formas de anfibios ó reptiles que muestren el patrón geográfico hipotetizado

al inicio de este punto; es decir, el aislamiento geográfico de los Volcanes de Colima no parece haber producido eventos de especiación paralelos en la comunidad herpetofaunística que los habita. En el caso de esta especie, Dixon y Webb (1966) no pudieron establecer sus relaciones con otras especies del género, señalando que no parecía estar estrechamente relacionada con ninguna de las demás especies del mismo.

Aunque desde luego este análisis es muy parcial y somero, y sólo tomó en cuenta a la herpetofauna (una evidencia circunstancial lo es también Entrebicula bitarsalis), la ausencia de patrones biogeográficos correlacionados con el aislamiento de los Volcanes de Colima en diferentes clados es el panorama que parece más evidente.

Sin perder de vista que el análisis morfológico realizado en este estudio de las muestras de S. grammicus no fue exhaustivo, y que los demás indicios relativos al problema que fue posible hallar tampoco representan estudios exhaustivos (las estimaciones de similitud genética se basan en sólo una fracción muy pequeña del genoma, no se hizo un estudio propio de los ectoparásitos de las lagartijas, el análisis biogeográfico fue somero y la población estudiada de grammicus del Nevado de Colima podría -aunque es una posibilidad remota- no tener el cariotipo F6), lo expuesto hasta este momento lleva a la siguiente conclusión: la población de S. grammicus del Nevado de Colima no ha sufrido ninguna diferenciación de magnitud considerable (ó por lo menos, significativa taxonómicamente) con respecto a las demás poblaciones del complejo grammicus.

Sin embargo, no hay que olvidar que el estado taxonómico de las poblaciones de este complejo, en su conjunto, es todavía materia de controversia, y que hay dos posiciones bien definidas al respecto. Dependiendo de cuál posi-

ción sea la correcta, será la ubicación que corresponda a la población del Nevado de Colima dentro del complejo. Por tanto, si el complejo está constituido por poblaciones coespecíficas (pertenecientes al taxón S. grammicus, que comprende 3 subespecies reconocidas actualmente: grammicus, microlepidotus y tamaulipensis), como lo sugieren los trabajos de Sites (1982, 1983), Sites y Graebner (1983), Thompson y Sites (1986) y Porter y Sites (1985), se concluye que la población de grammicus del Nevado de Colima debe seguir siendo asignada a la subespecie S. g. microlepidotus, ya que dicha población fue comparada, desde los puntos de vista morfológico, cariológico, genético y parasitológico, con poblaciones pertenecientes a este taxón.

Pero, si el complejo grammicus está constituido por varias especies crípticas, cuyos límites corresponden con los límites de las variantes conocidas en los cariotipos del mismo, como han sugerido Hall (1973, 1980), Hall y Selander (1973), Lara (1983) y Sites et al. (1986), tendríamos dos consecuencias:

a) Las diferencias morfológicas que se podrían esperar entre las diferentes especies en el complejo serían de pequeña magnitud, sutiles y fáciles de pasar inadvertidas; y

b) En la práctica taxonómica es inusual el reconocer subespecies en complejos de especies crípticas, por razones obvias (Mayr, 1969).

Esto lleva al problema, nuevamente, de evaluar el grado de diferenciación morfológica necesario para justificar el reconocimiento de un conjunto de poblaciones como significativamente diferente, desde un punto de vista taxonómico, dentro del complejo grammicus. Lara (1983) basó su reconocimiento y descripción de las nuevas especies S. palaciosi y S. anahuacensis en el hallazgo en ellas de diferencias morfológicas que las distinguían entre sí y con respecto

a S. grammicus, además de algunas diferencias en sus distribuciones ecológicas. Aunque las diferencias morfológicas citadas fueron muy pequeñas, aparentemente fueron consistentes, ya que Sites et al. (1986) han hallado evidencias de que una población de las incluidas por Lara en S. palaciosi está bien diferenciada genéticamente de otras poblaciones de S. grammicus, concluyendo que puede considerarse a palaciosi como una especie válida también bajo este criterio. Desafortunadamente, Lara no señaló haber empleado ningún criterio, ó "standard" de referencia, para determinar si las diferencias que halló eran lo suficientemente grandes como para ser consideradas taxonómicamente significativas. Aunque esto no excluye la posibilidad de que tales diferencias sean en efecto taxonómicamente significativas, sí impide la comparación de su magnitud con la magnitud de las que se hallaron en este trabajo.

No obstante la carencia delineada de un marco de referencia, para evaluar la magnitud relativa de las diferencias intermuestrales halladas en los distintos caracteres examinados en este trabajo, parece claro y evidente que, como se expresó en una conclusión anterior, tales diferencias no son suficientes, en ningún caso, para sostener la afirmación de que la población de grammicus del Nevado de Colima está diferenciada, siempre desde un punto de vista taxonómico, de las otras poblaciones examinadas.

Lo anterior tiene apoyo en los restantes indicios encontrados sobre el problema, y uno de tales indicios -los cariotipos- indicaría, además, que la población de grammicus del Nevado de Colima, al igual que la de Compostela y la del Nevado de Toluca, son coespecíficas de las demás poblaciones de cariotipo F6, y que todas estas poblaciones integran al taxón S. palaciosi, según sugieren los resultados de Hall y Selander (1973), Lara (1983) y Sites et al. (1986).

Así pues, la conclusión en este caso es que, si el complejo grammicus es

tá constituido por varias especies crípticas, equivalentes a las variantes ca-
riotípicas del mismo, la población del Nevado de Colima debe corresponder, con
toda probabilidad, al taxón S. palaciosi, ya que a este taxón corresponderían
también las poblaciones comparadas con ella en los estudios morfológico, ca-
riotípico y genético.

Por otra parte, las conclusiones obtenidas hasta este momento, en el sen-
tido de que la población de grammicus del Nevado de Colima no ha sufrido nin-
guna diferenciación de magnitud considerable con respecto a las demás poblacio-
nes del complejo grammicus (por lo menos, en cuanto a lo que a los caracteres
comparados se refiere), dejan de lado el hecho de que esta ausencia de diferen-
ciación se da aún a pesar del aislamiento geográfico de dicha población. Tal
aislamiento es un factor que, desde el siglo pasado, ha sido reconocido como
promotor de la diferenciación y la especiación en los grupos de animales y de
plantas (Reig, 1983), y que también ha sido sugerido como la principal causa
de diferenciación morfológica y genética en el caso particular de Sceloporus
grammicus (Sites y Dixon, 1981; Sites, 1982, 1983).

La aparente ausencia de diferenciación morfológica en la población pro-
blema podría tener varias explicaciones, siendo la primera de ellas que, por
asar, los caracteres morfológicos seleccionados para las comparaciones fueran
precisamente aquellos que no muestran grandes diferencias interpopulacionales;
mientras que, también por asar, no se hayan incluido en el análisis uno ó más
caracteres de los que sí pudieran presentar tales diferencias. Esta explica-
ción parece poco probable, en virtud del número de caracteres empleados, que
representan tres aspectos cualitativamente diferentes del fenotipo -morfome-
tría, escutelación y patrón de coloración-, y de que dichos caracteres inclu-

veron a aquéllos que han mostrado previamente diferencias subspecíficas en S. grammicus, como lo son las escamas dorsales y las escamas alrededor de la mitad del cuerpo. Por otra parte, si la población problema se hallara diferenciada de las demás de la especie en otros caracteres diferentes a los anteriores, se tendría una situación de variación discordante en diferentes caracteres, que sería óbice para el reconocimiento de subespecies en la especie en cuestión, como ha sido señalado por Mayr (1969) y Highton (1962). Además, la explicación señalada tendría que invocarse, también, para explicar la aparentemente no diferenciación genética en la población problema, como ya ha hecho Sites (1983) para explicar la ausencia de diferenciación genética entre poblaciones de grammicus del Centro-Norte del país, como una entre varias posibilidades.

Otra explicación posible del punto, sería que los ambientes de procedencia de las muestras comparadas fueran lo bastante similares como para provocar la selección de fenotipos similares, aún en ausencia de flujo genético entre ellas. A partir de las descripciones hechas de tales ambientes, puede observarse que, en efecto, éstos son muy similares en su topografía y clima; la muestra del Nevado de Colima procede, sin embargo, de una zona de menor altitud (2 200-2 300 m.s.n.m.) que aquélla de las otras dos zonas de muestreo (Nevado de Toluca y Compoala; 2 800-3 100 m.s.n.m.), y de una vegetación de bosques de encinos (Quercus) y bosque de coníferas (Pinus), a diferencia de la vegetación de las otras dos zonas, que es básicamente de bosques de coníferas (Pinus y Abies). Pero estas diferencias prácticamente desaparecerían, si se considera que la población de grammicus se extiende sobre el Nevado de Colima hasta altitudes superiores a los 3 000 m.s.n.m. (Hall, 1973), donde la vegetación es ya de bosque de coníferas solamente (Pinus y Abies); y si se consi

dera también, como lo más probable, que las lagartijas de ambas altitudes sobre el Nevado representen la misma forma. A este respecto, se ha señalado antes que, aunque se han hallado diferencias cariológicas, morfológicas y pro-
teínicas (por Hall, 1973, Lara, 1983, y Sites et al., 1986, respectivamente) entre distintas poblaciones del complejo grammicus, distribuidas en diferentes altitudes sobre las sierras que bordean al Valle de México por el sur, la repetición de este fenómeno sobre los Volcanes de Colima parece poco probable, ya que todas las poblaciones del complejo grammicus con cariotipo conocido del oeste del Valle de México han correspondido al cariotipo F6.

El argumento anterior fue rechazado por Sites (1982) como posible explicación de la aparente ausencia de diferenciación morfológica entre las poblaciones de grammicus de la parte norte-centro del país, y fue además extrapolado a toda la área de distribución de la especie, en virtud de la gran diversidad de hábitats que ocupa la misma en toda su extensión geográfica; pero, en el estudio presente, tal explicación no parece una posibilidad tan remota, ya que la similitud entre los hábitats de las tres poblaciones comparadas es bastante grande (en cuanto a sus características más obvias, por lo menos). De nuevo, esta explicación tendría que invocarse también para explicar la aparente no diferenciación genética de la población problema.

Una tercera explicación posible de la ausencia de diferenciación entre las poblaciones comparadas, sería que el aislamiento geográfico de la población problema fuera relativamente reciente, de tal manera, que la población, una vez aislada, no hubiera tenido tiempo suficiente para acumular diferencias morfológicas y/o genéticas con respecto al resto de las poblaciones del complejo grammicus.

A este respecto, se sabe que el Nevado de Colima se formó, probablemente-

ta, desde el Plioceno inferior-Plioceno medio, y que su actividad principió, probablemente, en el Plioceno superior; aparentemente, en el Cuaternario el centro eruptivo se trasladó más al sur, a la altura del Volcán de Colima, que se edificó en una caldera al pie del Nevado (López Ramos, 1981). Obviamente, la distancia (unos 73 kilómetros) que separó desde aquí entonces a estos volcanes del resto del Eje Neovolcánico, no pudo representar por sí misma ningún aislamiento insuperable para las lagartijas, ya que éstas se hallan en gran parte del país y, además, en los mismos volcanes citados. Por otra parte, Moore (1961) y Lorenzo (1961) demostraron la existencia, en tiempos pasados, de glaciares en estos volcanes, correspondientes a por lo menos dos glaciaciones diferentes, y Lorenzo (1969) presentó también evidencias de fenómenos de periglacialismo en ellos.

Toledo (1982) realizó un análisis que permite ubicar los fenómenos anteriores en un contexto cronológico, estudiando los cambios que ocurrieron en la vegetación del "México tropical" durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno. Según los argumentos de Toledo (op. cit.), el período que duró de unos 20 000 a unos 12 000 años atrás (y que marcó la cumbre de la última época glacial, debiendo ser precedido por varios eventos similares durante el Pleistoceno inferior-medio), con su clima extremadamente frío y seco, debió producir la expansión de los bosques de pinos y de encinos a las tierras bajas, con lo que estos tipos de vegetación debieron formar una faja continua que comunicara a los volcanes de Colima con el resto del Eje Neovolcánico; en los 3 000 años del período siguiente, el clima se tornó, globalmente, más cálido y húmedo, con lo que sólo los bosques de encinos, muy probablemente, debieron mantenerse en la zona de comunicación; pero, unos mil años de este período, aproximadamente, debieron corresponder a un ciclo intermedio cálido y seco (ha

cia unos 11 000 años antes del Presente), en el que la zona intermedia debió ser cubierta por bosques deciduos ó semideciduos y bosques espinosos, con el consiguiente aislamiento de los ambientes boreales y alpinos en los Volcanes de Colima; sin embargo, este aislamiento de tales ambientes pudo haber sido nuevamente roto por el siguiente ciclo, que fue frío y húmedo, y que duró hasta unos 9 000 años antes del Presente.

De cualquier manera, en el siguiente período el clima cambió nuevamente, y ya de un modo más sostenido, a cálido y seco (desde unos 9 000 hasta unos 2 000 años atrás), lo que, casi con seguridad, ocasionó que los bosques de encinos y de pinos desaparecieran de la zona intermedia y fueran sustituidos por bosques tropicales deciduos y semideciduos, que debieron ocupar y dominar la mayor parte del Golfo de México y, particularmente, las tierras bajas del lado del Océano Pacífico (Toledo, 1982, p. 109). Finalmente, aunque el clima desde hace unos 2 000 años se ha vuelto más frío y húmedo, el cambio no parece haber sido suficientemente grande como para alterar dicha situación.

Actualmente, los ambientes boreales y alpinos de los Volcanes de Colima se hallan aislados de ambientes similares por bosques deciduos tropicales y matorrales espinosos que crecen en sus elevaciones más bajas (Dixon y Webb, 1966; Baker y Phillips, 1965; Goldman, 1951). Estos últimos tipos de vegetación han sido señalados como "inadecuados" para granicus por Webb (1969) y Martin (1958), de donde se desprendería el aislamiento de estas lagartijas en las partes más altas de estos volcanes.

En suma, parece muy probable que el aislamiento de S. granicus en los Volcanes de Colima date de unos 9 000 años atrás; mas, si el ciclo frío y húmedo que existió entre aproximadamente 10 000 y 9 000 años antes del Presente, no restableció la comunicación de los bosques de pinos y de encinos de

los volcanes con los del resto del Eje Neovolcánico, el aislamiento podría dar de unos 11 000 años atrás.

Una referencia para estimar la magnitud relativa de este aislamiento la constituye el trabajo de Sites y Dixon (1981), autores que, en un caso semejante al presente, postularon al aislamiento geográfico como causa principal de la diferenciación morfológica y genética de B. g. tamaulipensis. Según ellos, esta subespecie quedó aislada en la Sierra de Tamaulipas durante el período interglacial Post-Wisconsin; ya que la glaciación Wisconsiniana terminó de unos 10 000 a unos 9 000 años antes del Presente (Dunbar, 1961), el aislamiento que ha sufrido dicha forma ha debido ser de unos 9 000 años.

Asimismo, Hall y Selander (1973) hipotetizaron que las poblaciones del complejo grammicus caracterizadas por presentar el cariotipo P1 (cenau Hall, 1973), que se distribuyen en las partes altas de las sierras que bordean al Valle de México por el este y por el sur, debieron diferenciarse cariotípica y genéticamente de las demás poblaciones del complejo en aislamiento geográfico, y sugirieron que este aislamiento pudo darse durante el "Thermal optimum", que duró de unos 10 000 a unos 7 000 años antes del Presente; y que, posteriormente, las poblaciones del cariotipo P1 debieron establecer contacto secundario con las poblaciones del cariotipo P6.

De esta manera, el aislamiento que se ha hipotetizado aquí para la población de grammicus del Nevado de Colima parece ser de mayor magnitud, ó por lo menos igual, que el que se ha hipotetizado en otros casos para explicar la diferenciación morfológica y/ó genética ó cariotípica en poblaciones del complejo grammicus.

Todavía una explicación adicional para el caso podría ser, que las poblaciones de cariotipo P6 del complejo grammicus fueran de origen relativamente

reciente, y no hubieran tenido tiempo suficiente como para acumular diferencias morfológicas y/ó genéticas entre ellas. Pero este cariotipo ha sido hipotetizado como uno de los más antiguos en el complejo por Hall (1973), con bases aparentemente firmes como su amplia distribución geográfica y su origen, presumiblemente directo, a partir del cariotipo ancestral en el mismo; y habría que explicar, además, su presencia en los Volcanes de Colima, aparentemente aislados desde varios miles de años atrás. Esta explicación resultaría, pues, poco parsimoniosa.

Resultaría muy aventurado, según mi parecer, el concluir algo acerca de la verdadera causa, ó causas, de la aparente ausencia de diferenciación morfológica, cariotípica y genética de la población, geográficamente aislada, de S. grammicus del Nevado de Colima, ya que se trata de un problema muy complejo. Sin embargo, los indicios y evidencias disponibles sí permiten concluir, con cierta confiabilidad, que la ausencia de tal diferenciación no parece deberse a un aislamiento geográfico muy reciente ó insuficiente; por lo menos, en comparación con los aislamientos geográficos invocados para explicar diferenciación, en otros casos, en el complejo grammicus. Esto parece contradecir, ó contradice, la reiterada sugerencia de Sites (1982, 1983) y de algunos de sus colaboradores (Sites y Greenbaum, 1983; Sites y Dixon, 1981) de que el aislamiento geográfico es la causa principal de diferenciación morfológica y/ó genética en S. grammicus.

Es obvia la necesidad que exista de seguir analizando comparativamente las poblaciones del complejo grammicus de toda su área de distribución y utilizando varios tipos de caracteres, como los cariológicos, bioquímicos y morfológicos (usados hasta ahora más ó menos regularmente), ó bien otros distin

tos, como el comportamiento y la Biología reproductiva (se tienen ya varios estudios de este tipo).

Por otra parte, es posible que la búsqueda de caracteres morfológicos diferentes a los hasta ahora usados pudiera tener buenos resultados también.

Evidentemente, aún se requiere de mucho trabajo para resolver las interrogantes planteadas por las poblaciones hasta ahora incluidas en el complejo granicus.

FUENTES DE ERROR

Los caracteres morfosticos son caracteres de variación discontinua, pero es muy fácil obtener para ellos promedios (y otros estadísticos) que pueden interpretarse sin ningún problema, aunque muestren una escala continua. Por ejemplo, entendemos perfectamente lo que significa un promedio de escamas dog sales igual a 65.5, aunque sabemos que no existen medias escamas. De ahí que estos caracteres, tradicionalmente, han sido tratados como si fueran de variación continua, del mismo modo que lo fueron en este trabajo, siguiendo a Wiley (1981). No así los caracteres multiestado, donde no es posible promediar, por ejemplo, un estado del patrón de coloración con otro, ya que los estados no tienen equivalencias numéricas, y sólo se les asignan números para identificarlos, a manera de una clave, como se les podrían asignar letras u otros símbolos. Un promedio de los números, si se usan números, no significaría nada, porque no estaría definido.

Ahora bien, de entre todos los caracteres comparados en este trabajo, se consideraron originalmente, y así se trataron hasta el final, como multiestado los siguientes 4 (siguiendo a Sites, 1982): F / FN, DORSAL, VENTRAL y FLC. De acuerdo con dicha consideración, se esperaba que estos caracteres mostraran una variación discontinua; es decir, que los datos originados por ellos cayeran en categorías discretas y bien definidas (los distintos estados), sin etapas ó fases intermedias (Wiley, op. cit.). Sin embargo, en el carácter F / FN la variación parece ser por lo menos parcialmente continua, de acuerdo a lo siguiente: en el estado 1 definido por Smith (1939, ver arriba), el contacto entre las escamas prefrontales evita el contacto entre las escamas

frontal y frontonasal media; sin embargo, el contacto prefrontal-prefrontal varía desde un contacto muy amplio (en el que las escamas frontal y frontonasal media están alejadas entre sí), pasando por contactos cada vez menos amplios (en los que las escamas frontal y frontonasal media se acercan cada vez más), hasta una fase en la que el contacto es puntual (y en el que las escamas frontal y frontonasal media también se tocan entre sí). En esta última fase, se tiene que decidir arbitrariamente si las escamas que están en contacto son las prefrontales (estado 1) ó la frontal y la frontonasal media (estado 3), ya que las 4 escamas se tocan en el mismo punto. Además, el contacto frontal-frontonasal media también varía desde este contacto puntual hasta un contacto amplio (en el que las prefrontales están alejadas entre sí), pasando por muchas fases intermedias.

Así pues, si bien la presencia ó ausencia de una escama aziga entre las escamas frontal y frontonasal media representaría una variación discontinua en el carácter F / FN , dando origen a dos estados claramente diferentes del mismo, la situación no es tan clara para los estados 1 y 3; el límite entre ambos sería tan arbitrario como el separar una variación continua en números, que fuera de 10 a 30, en los estados "menor que 20" y "mayor que 20". El hecho de que los "estados" del carácter F / FN sean, en general, fácilmente distinguibles entre sí, no cambia la situación; igualmente fácil sería reconocer los "estados" menor que 20 y mayor que 20 en el carácter ejemplificado; si el número fuera exactamente 20, se decidiría arbitrariamente incluirlo ya en un "estado" ó en otro, del mismo modo que se decide cuando las escamas prefrontales, frontal y frontonasal media se hallan en contacto en un mismo punto.

Aparte del hecho de que la elección de un cierto número de "estados" distinguibles, para representar la variación existente en un carácter de varia-

ción continua, es siempre arbitraria, esta práctica origina la reducción artificial de la variación intrapoblacional e interpoblacional (Inger, 1958).

Algo similar a lo anterior podría decirse de los otros caracteres considerados originalmente como multiestado: no fueron pocos los individuos cuyo patrón de coloración dorsal resultó intermedio entre dos de los estados definidos para este carácter, obligando a considerar la alternativa de incluir a los individuos arbitrariamente en uno de tales estados ó de definir un nuevo estado para ellos. En este caso, se optó por definir un nuevo estado, como una mezcla de los dos estados originales (así fueron definidos los estados 7, 8 y 9 de los caracteres DORSAL y VENTRAL); pero, además de los individuos con patrones netamente intermedios, hubo muchos otros cuyo patrón se acercó, en grado variable, a alguno de los estados originales, ó bien al patrón intermedio. Estas situaciones también se presentaron en el carácter VENTRAL, aunque con menor frecuencia, y una situación muy similar pudo visualizarse también en el carácter FLC, al revisar más muestras de S. grammicus para el análisis adicional del carácter F / FN.

En suma, la variación encontrada en algunos ó en todos los caracteres considerados previamente como multiestado, parece tener una naturaleza más bien continua; por lo menos, entre algunos de los estados definidos por Sites (1982), lo cual hace bastante problemática su comparación, aunque también hubo muchos ejemplares que se ajustaron más ó menos estrechamente a estos estados. Otros estados de los definidos por Sites no se presentaron nunca en los ejemplares revisados en este trabajo.

Aunque es claro que estos caracteres no pueden tratarse como cuantitativos (Wiley, 1981), su comparación interpoblacional, para examinar su variación como caracteres cualitativos, se vería grandemente facilitada y tomaría

ventajas si los caracteres elegidos se compararan previamente al trabajo formal, en dos ó tres muestras, geográficamente separadas, de la área que se piensa estudiar; ya que, en primer lugar, esto permitiría visualizar, en buena medida, si los caracteres elegidos muestran variación geográfica y deben analizarse, ó no la muestran y pueden descartarse; y, en segundo lugar, si muestran variación geográfica, el análisis preliminar indicaría de modo grueso qué tanta variación esperar, y qué estados definir, para registrar más adecuadamente tal variación en el trabajo formal. Esta aproximación facilitaría la determinación, en el trabajo formal, de los estados correspondientes a los individuos de las diferentes poblaciones, y evitaría el trabajo inútil de revisar caracteres que no muestran, prácticamente, ninguna variación geográfica (Wiley, 1981).

LITERATURA CITADA

- BAKER, R. H. y C. J. PHILLIPS, 1965. Mammals from El Nevado de Colima, Mexico. Jour. Mammal. 46 (4): 691-693.
- BROWER, J. E. y J. H. ZAR, 1977. Field and laboratory methods for general Ecology. Wm. C. Brown Co., Dubuque, Iowa. 194 p.
- BRUNING, J. L. y B. L. KINTZ, 1977. Computational handbook of Statistics. Scott, Foresman & Co., Glenview, Illinois. 308 p.
- BUSH, G. L., 1975. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 339-364.
- CAMPBELL, J. A., 1978. A new rattlesnake (Reptilia, Serpentes, Viperidae) from Jalisco, Mexico. Trans. Kans. Acad. Sci. 81 (4): 365-369.
- CETENAL, 1973. Carta Topográfica. Hoja E13 B25, "Ciudad Guzmán". CETENAL, Secretaría de la Presidencia, México.
- CETENAL, 1973. Carta Topográfica. Hoja E14 A49, "Milpa Alta". CETENAL, Secretaría de la Presidencia, México.
- CETENAL, 1974. Carta Topográfica. Hoja E14 A47, "Nevado de Toluca". CETENAL, Secretaría de la Presidencia, México.
- CETENAL, 1974. Carta Topográfica. Hoja E14 A48, "Tenango". CETENAL, Secretaría de Programación y Presupuesto, México.
- CETENAL, 1974. Carta de Uso del Suelo. Hoja E13 B25, "Ciudad Guzmán". CETENAL, Secretaría de la Presidencia, México.
- CETENAL, 1976. Carta de Uso del Suelo. Hoja E14 A47, "Nevado de Toluca". CETENAL, Secretaría de la Presidencia, México.
- CETENAL, 1976. Carta de Uso del Suelo. Hoja E14 A49, "Milpa Alta". CETENAL, Secretaría de Programación y Presupuesto, México.
- CETENAL-Instituto de Geografía, UNAM, 1970. Carta de Climas. Hoja 13-Q-VI, "Colima". México, D.F.
- DGGTENAL, 1981. Carta Topográfica. Hoja E14-2, "Ciudad de México". Secretaría de Programación y Presupuesto, México.
- DIXON, J. R., 1968. Notes on the snake genus Geophis from Nevado de Colima, Jalisco, Mexico. Southwest. Nat. 13 (4): 452-454.

- DIXON, J. R. y R. G. WEBB, 1966. A new Syrphophus from Mexico (Amphibia: Lep-
todactylidae). Nat. Hist. Mus. Los Ang. Cty. Contrib. Sci. (102): 1-5.
- DUELLMAN, W. E., 1958. A preliminary analysis of the herpetofauna of Colima,
Mexico. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan (589): 1-22.
- DUNBAR, C. O., 1961. Geología Histórica. C.E.C.S.A., México. 556 p.
- FRIEDGA, K., 1977. Chromosomal changes in vertebrate evolution. Prog. Evol.
Sci. Lond. B. 199: 377-397.
- FROST, D. R. (ed.), 1985. Amphibian species of the world. Assoc. Syst. Collect.,
Lawrence, Kansas.
- GARCIA, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de
Köppen. Instituto de Geografía, U.N.A.M., México. 246 p.
- GOLDMAN, E. A., 1951. Biological investigations in Mexico. Smithsonian Misc.
Coll. 115 (4017): 1-476.
- HALL, W. F., 1973. Comparative population cytogenetics, speciation, and evolu-
tion of the iguanid lizard genus Sceloporus. Tesis de Doctorado, Universi-
dad de Harvard, Cambridge, MA. 192 p.
- HALL, W. F., 1980. Chromosomes, speciation, and evolution of Mexican iguanid
lizards. Nat. Geog. Soc. Res. Rep. 12 (1971): 309-329.
- HALL, W. F., 1983. Modes of speciation and evolution in the sceloporine igua-
nid lizards. I. Epistemology of the comparative approach and introduction
to the problem, pp. 643-679. In: Rhodin, A. G. J. y K. Miyata (eds.),
Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Museum of Comparative Zoo-
logy, Harvard, Cambridge, MA.
- HALL, W. F. y R. K. SELANDER, 1973. Hybridization of karyotypically differen-
tiated populations in the Sceloporus grammicus complex (Iguanidae). Evolu-
tion 27: 226-242.
- HIGHTON, R., 1962. Revision of North American salamanders of the genus Pletho-
don. Bull. Fla. St. Mus. (Biol. Sci.) 6: 235-367.
- HOFFMANN, A., 1969. Acaros parásitos de batracios y reptiles en México. Rev.
lat.-amér. Microbiol. Parasitol. 11: 209-216.
- INGER, R. F., 1958. Comments on the definition of genera. Evolution 12: 370-
384.
- KNUDSEN, J. W., 1972. Collecting and preserving plants and animals. Harper &
Row, New York. 320 p.
- LARA, G., 1983. Two new species of the lizard genus Sceloporus (Reptilia, Sau-
ria, Iguanidae) from the Ajusco and Ocuilán Sierras, México. Bull. Maryland
Herp. Soc. 19: 1-14.

- LOHMIS, R. B. y S. G. BENNETT, 1977. A new species of Entrombicula (Acarina: Trombiculidae) from lizards of Nevado de Colima, Jalisco, Mexico. Bull. Sth. California Acad. Sci. 75 (1): 49-56.
- LOPEZ RAMOS, E., 1981. Geología general y de México. Tomo III. Segunda edición, por el Autor, México. 646 p.
- LORENZO, J. L., 1961. Notas sobre Geología glacial del Nevado de Colima. Bol. Inst. Geol. Univ. Nat. Autón. Mex. 61: 77-92.
- LORENZO, J. L., 1969. Condicionales periglaciares de las altas montañas de México. Paleoecología 6: 1-25.
- MARTIN, P. S., 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Tamaulipas, Mexico. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan (101): 1-102.
- MARTINEZ, R., 1985. Estudio comparativo de dos poblaciones de la lagartija Sceloporus grammicus microlaelidatus, en el Ajusco y Federal de San Angel, Distrito Federal. Tesis de Licenciatura, E.N.E.P. Ixtacala, U.N.A.M., México. 45 p.
- MAYR, E., 1954. Notes on nomenclature and classification. Syst. Zool. 3: 86-89.
- MAYR, E., 1969. Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, New York. 628 p.
- MOOSER, F., 1961. Los Volcanes de Colima. Bol. Inst. Geol. Univ. Nat. Autón. Mex. 61: 49-71.
- NEI, M., T. MARUYAMA y R. CHAKRABORTY, 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. Evolution 29: 1-10.
- PIRANI, G. R. y J. VILLA, 1974. Guía de técnicas de preservación de anfibios y reptiles. Misc. Publ. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. (2): 1-24.
- PORTER, C. A. y J. W. SITES, Jr., 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic population. Cytogen. Cell Gen. 39: 250-257.
- PORTER, C. A. y J. W. SITES, Jr., 1986. Evolution of the Sceloporus grammicus complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. I. Population cytogenetics. Syst. Zool. (en revisión).
- REIG, O. A., 1983. Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. Informe final IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Arequipa, Perú. P. 37-57.
- REMBINGTON, R. D. y M. A. SCHORR, 1974. Estadística bioétrica y sanitaria. Prentice-Hall Internacional, Madrid. 387 p.
- RZEDOWSKI, J., 1978. Vegetación de México. Limusa, México. 432 p.

- SIMPSON, G. G., 1961. Principles of animal Taxonomy. Columbia University Press, New York. 247 p.
- SITES, J. W., Jr., 1982. Morphological variation within and among three chromosomal races of Sceloporus grammicus (Sauria, Iguanidae) in the north-central part of its range. Copeia 1982: 920-941.
- SITES, J. W., Jr., 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. I. Chromosomal polymorphisms. Evolution 37: 38-53.
- SITES, J. W., Jr., J. L. CAMAREILLO-R., A. GONZALEZ-M., F. MENDOZA-O. y G. LARA-G., 1986. Allozyme variation and population genetic structure in some central Mexico populations of the Sceloporus grammicus complex (Sauria, Iguanidae). (En revisión).
- SITES, J. W., Jr. y J. R. DIXON, 1981. A new subspecies of the iguanid lizard, Sceloporus grammicus, from north-central Mexico, with comments on its evolutionary implications and the status of S. g. disparilis. Jour. Herpetol. 15: 59-69.
- SITES, J. W., Jr. e I. F. Greenbaum, 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. II. Allozyme variation. Evolution 37: 54-65.
- SMITH, H. M., 1939. The Mexican and Central American lizards of the genus Sceloporus. Bull. Field Mus. Nat. Hist. Zool. Ser. 26 (445): 1-397.
- SMITH, H. M., 1946. Handbook of lizards. Cornell University Press, Comstock Publishing Co., New York. 357 p.
- SMITH, H. M. y L. E. LAUFER, 1945. Mexican amphibians and reptiles in the Texas Cooperative Wildlife Collections. Trans. Kans. Acad. Sci. 48 (3): 325-354.
- SMITH, H. M. y R. B. SMITH, 1976. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. III. Source analysis and index for Mexican reptiles. John Johnson, North Bennington, Vt.
- SMITH, H. M. y E. H. TAYLOR, 1948. An annotated checklist and key to the amphibians of Mexico. Bull. U. S. Natl. Mus. (194): 1-118.
- SECRETARIA DE LA PRESIDENCIA-Instituto de Geografía, UNAM, 1970. Carta de Cii-mas. Hoja 14-Q-V, "México". México, D. F.
- TANNER, W., 1966. A new rattlesnake from western Mexico. Herpetologica 22: 298-302.
- TEMPLETON, A. R., 1980. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. Evolution 34: 719-729.
- THOMPSON, P. y J. W. SITES, Jr., 1986. Comparison of population structure in chromosomally polytypic and monotypic species of Sceloporus (Sauria, Iguanidae) in relation to chromosomally-mediated speciation. Evolution 40: 303-314.

- TOLEDO, V. M., 1982. Pleistocene changes of vegetation in Tropical Mexico, pp. 93-111. In: France, G. T. (ed.), Biological diversification in the tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- WEBB, E. G., 1967. Variation and distribution of the iguanid lizard Sceloporus hulleri, and the description of a related new species. Copeia 1967 (1): 202-213.
- WEBB, E. G., 1969. Variation, status, and relationship of the iguanid lizard Sceloporus shannonorum. Herpetologica 25: 300-307.
- WHITE, M. J. D., 1968. Models of speciation. Science 159: 1065-1070.
- WHITE, M. J. D., 1969. Chromosomal rearrangements and speciation. Ann. Rev. Genet. 2: 75-98.
- WHITE, M. J. D., 1978. Modes of speciation. Freeman, San Francisco, CA. 455 p.
- WILEY, E. O., 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic Systematics. J. Wiley & Sons, Inc., U.S.A. 439 p.
- WRIGHT, S., 1941. On the probability of fixation of reciprocal translocations. Amer. Natur. 75: 513-522.

ANEXO

Se ofrece aquí una lista de los caracteres morfométricos, merísticos y multiestado registrados en los ejemplares de Sceloporus grammicus. Las definiciones de las escamas pueden hallarse en Smith (1939, 1946), excepto cuando otra cosa sea especificada.

MORFOMETRICOS

1. Longitud hocico-cloaca (LHC). Medida de la punta del hocico al margen anterior de la cloaca.
2. Longitud de la cabeza (LC). Medida de la punta del hocico al margen posterior de la escama interparietal.
3. Ancho de la cabeza (AC). Medido de oído a oído, en línea recta, al nivel de los márgenes anteriores de los ojos.
4. Longitud femoral (LF). Tomada como la mitad de la medida de rodilla a rodilla, estando los fémures perpendiculares al eje longitudinal del cuerpo.
5. Longitud tibial (LT). Medida de la base de la rodilla al talón.

MERISTICOS

1. Número de escamas mediodorsales (DOR). Contadas desde el margen posterior de la escama interparietal hasta la base de la cola, que se halla, a su vez, al nivel de la inserción posterior de las patas posteriores.
2. Número de escamas alrededor de la mitad del cuerpo (DC). Contadas al nivel aproximado del punto medio entre las patas anteriores y las posteriores.
3. Número de escamas supraoculares mediales (SPM). Contando como tales, a todas aquellas escamas supraoculares que se encuentran en contacto con las escamas de los semicirculos supraorbitales.
4. Número de hileras de escamas supraoculares no mediales (SPNM). Contando como tales, todas las hileras de escamas que se hallan entre las escamas supraoculares mediales y las superciliares.

5. Número de escamas supralabiales (SPL). Contadas desde la escama rostral hasta la comisura de la boca.
6. Número de escamas infralabiales (IFL). Contadas desde la escama mentonal hasta la comisura de la boca.
7. Número de escamas sublabiales (SBL). Contadas desde la escama mentonal hacia atrás, hasta encontrar una escama de la mitad del tamaño, ó menos, que la escama precedente.
8. Número de escamas "mentonales" (EM). Estas escamas no tienen un nombre específico en la literatura, por lo que se nombraron aquí, provisionalmente, escamas "mentonales", contando como tales, a todas las escamas que se hallan entre el tercer par de escamas sublabiales, en línea más ó menos recta (ver figura 2).
9. Número de laminillas subdigitales (LS). Contadas sobre la cara interna del cuarto dedo de la extremidad posterior.
10. Número de escamas que rodean a la escama interparietal (EIP). Contando como tales, a todas las escamas que están en contacto con la escama interparietal.
11. Número de pares de escamas que se encuentran entre las escamas rostral y frontonasal media (EFNM). Autodefinido (ver figura 2).
12. Número de escamas postmentonales (EP). Contando como tales, a todas las escamas que se hallan en contacto con el borde posterior de la escama mentonal y que se hallan entre las primeras sublabiales.

MULTIESTADO

A. Patrón de escutelación de la cabeza.

1. Escamas frontal anterior y frontonasal media en contacto ó separadas (F / FN).

1 = En contacto.

2 = Separadas.

B. Patrón de coloración (según Sites, 1982).

1. Coloración dorsal (DORSAL).

1 = Sin patrón.

2 = Con franjas transversales oscuras en forma de W.

3 = Con motas.

- 4 = Con franjas longitudinales negras.
- 5 = Con hileras de puntos negros dispuestos en hileras longitudinales.
- 8⁺ = Intermedio entre los patrones 2 y 4.

2. Coloración ventral (VENTRAL).

- 1 = Con manchas azules bordeadas medialmente por negro y garganta moteada.
- 2 = Sin patrón.
- 3 = Con manchas azules bordeadas medialmente por negro y garganta azul oscuro ó negro.
- 4 = Con manchas azules bordeadas medialmente por negro y una sola franja oscura en la garganta.
- 5 = Sin manchas ventrales azules, pero con trazas de franjas oscuras mediales.
- 7⁺ = Intermedio entre los patrones 3 y 4.
- 9⁺ = Intermedio entre los patrones 1 y 4.

3. Franja lateral del cuello (FLC).

- 1 = Franja angosta, de menos de una escama de ancho, sin extenderse apreciablemente al dorso.
- 2 = Franja de una y media a dos escamas de ancho, extendiéndose al dorso.
- 3 = Franja de más de dos escamas de ancho y formando una prominente mancha sobre el hocbre.

* Estos patrones no fueron definidos por Sites (1982), pero se definieron en este trabajo por su ocurrencia en las muestras examinadas (ver fuentes de error).

Finalmente, cabe señalar que todas las medidas y conteos que se pueden efectuar ya sea en un sólo lado de los organismos, ó en ambos, se determinaron sólo en el lado derecho de los mismos.