



00343
5
2y.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"HISTOCOMPATIBILIDAD Y CICLO REPRODUCTOR EN DOS
POBLACIONES DE LA LAGARTIJA PARTENOGENETICA
Cnemidophorus rodecki, EN EL EDO. DE QUINTANA ROO".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A:

OSWALDO HERNANDEZ GALLEGOS

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

MEXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

263882 1998



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

Indudablemente, si alguien merece este trabajo son mis padres, ustedes que me dieron la oportunidad nuevamente de seguir adelante, gracias por su apoyo incondicional, por su constante estímulo y por creer en mi, pero sobre todo, gracias por ser unos padres excepcionales. En verdad, mi mundo no sería el mismo sin su compañía.

Por supuesto a ustedes hermanos: Jorge, Maricruz, Verónica, Nancy y Felipe, su constante preocupación reflejo de el gran amor que existe entre nosotros. Este trabajo fue posible gracias a la inyección de esos inolvidables momentos de la niñez que todavía perduran en la actualidad. Ustedes han estado presentes en cada renglón de este trabajo.

Paulina, Fernando y Ximena, como olvidar a estos niños tan increíbles que han llenado mi vida de grandes satisfacciones e ilusiones.

A mis abuelos Cruz y Fidel.

A mis familiares y amigos, especialmente a esa camada de primos: Rocío, Bertha y Pepe, que hemos logrado dibujar en el horizonte metas importantes.

A Norma, este trabajo es el fruto de gratas experiencias, con el cual se cierra un capítulo trascendental en nuestra vidas.

AGRADECIMIENTOS

Indudablemente quiero hacer patente mi más profundo agradecimiento, a un ejemplo a seguir, a mi maestro y amigo el Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz. Su confianza, apoyo y consejos fueron fundamentales en cada etapa de este trabajo y han sido parte medular no sólo en mi formación profesional. Su manera particular de ver la biología, ha despertado en mi un gran interés por ésta área del conocimiento.

A mi comité tutorial: Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz y Dr. Héctor Gadsden Esparza, por su guía durante el desarrollo de este trabajo. Al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, M. en C. Rodolfo García Collazo, M. en C. Enrique González Soriano y al M. en C. Fernando Mendoza Quijano, por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar y enriquecer este trabajo.

A usted maestra Maricela, por su estímulo y por haberme abierto las puertas del mundo herpetológico.

A Norma, por tu interés y tolerancia en cada fase de este trabajo, así como tus ideas y comentarios para mejorarlo.

Porque diez manos trabajan mejor que dos, gracias a Norma Manríquez, Felipe Rodríguez, Orlando Cuellar y especialmente a Fausto Méndez, por su compañía y su gran sentido del humor, que hicieron más agradable la faena en las aventuras del trabajo de campo.

A las familias Hernández Gallegos y Hernández Hernández, a Lucía Manríquez y Felipe Rodríguez, por resguardar a las lagartijas en innumerables ocasiones.

A mis compañeros y amigos del clan herpetológico por compartir, estos últimos años, el ajetreo de la labor científica.

Especialmente al Orlando Cuellar, un incansable estudioso de la partenogénesis. Por usted es que estoy inmerso en este maravilloso microcosmos de la biología. Gracias por sus enseñanzas segundo a segundo y por esas aventuras increíbles.

A la SEMARNAP, particularmente a Teresa Jiménez, por las facilidades otorgadas para la realización del trabajo en Isla Contoy.

Este trabajo se desarrolló en el Laboratorio de Herpetología del Instituto de Biología de la UNAM, gracias al apoyo otorgado por la DGAPA a través del Proyecto IN-210594 y la beca para estudios de posgrado.

Y claro, a ti Claudia por llegar en el momento justo.

INDICE

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
INDICE.....	iii
RESUMEN.....	iv
LISTA DE CUADROS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vi
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	3
Histocompatibilidad.....	4
Ciclo reproductor.....	9
OBJETIVOS.....	13
ÁREAS DE ESTUDIO.....	15
Localización.....	15
Climatología.....	15
Vegetación.....	17
Geología.....	17
Suelo.....	18
Hidrología.....	18
MATERIAL Y MÉTODOS.....	19
Histocompatibilidad.....	19
Ciclo reproductor.....	22
RESULTADOS.....	25
Histocompatibilidad.....	25
Ciclo reproductor.....	37
DISCUSIÓN.....	42
Histocompatibilidad.....	42
Homogeneidad genética: implicaciones.....	42
Edad de origen de <i>Cnemidophorus rodecki</i>	45
Hábitat ocupado por <i>Cnemidophorus rodecki</i>	49
Ciclo reproductor.....	50
Período de actividad reproductora.....	50
Tamaño de nidada.....	55
Nidadas por año.....	59
Efecto del tipo de ambiente.....	62
Influencia de la partenogénesis.....	66
CONCLUSIONES.....	68
LITERATURA CITADA.....	69

RESUMEN

Con el objeto de inferir el número de ocasiones independientes que evolucionó la partenogénesis, se analizó la afinidad genética mediante trasplantes de piel, de una población continental y una insular de la lagartija *Cnemidophorus rodecki*, endémica del noreste del Estado de Quintana Roo, México. Además, con el fin de evaluar las predicciones teóricas entorno a algunos parámetros de historia de vida que existen acerca de los organismos continentales e insulares, se definió la biología reproductora de las dos poblaciones, comparando la talla a la que alcanzan la madurez sexual, el período de actividad reproductora y el tamaño y frecuencia de las nidadas.

Se realizaron un total de 292 trasplantes de piel en 62 individuos de Puerto Juárez e Isla Contoy; de los cuales 62 fueron autoinjertos, 38 aloinjertos entre individuos de Puerto Juárez, 32 aloinjertos entre los de Isla Contoy y 160 aloinjertos entre individuos de las dos poblaciones. Los resultados indican que los individuos de las dos poblaciones presentan amplia homogeneidad genética y sugieren un origen único de la partenogénesis. La homogeneidad genética puede ser consecuencia de un origen reciente de la partenogénesis y/o de similitud ambiental.

Las hembras adultas de Puerto Juárez miden en promedio 63.5 ± 0.3 mm y alcanzan la madurez sexual a los 59 mm de LHC, mientras que en Isla Contoy las hembras adultas miden en promedio 67.4 ± 0.6 mm y alcanzan la madurez sexual a los 63 mm. Las hembras del continente son significativamente más pequeñas ($F = 41.238$, $P < 0.05$). La madurez sexual y el tamaño corporal de las hembras se ajustan aparentemente a las predicciones teóricas entorno a los parámetros de historia de vida de los organismos continentales e insulares, sin embargo, se cuestiona si se presentan por los mismos factores ecológicos que actúan en las especies gonocóricas.

En las dos poblaciones la actividad reproductora es marcadamente estacional. En Puerto Juárez se encontraron hembras vitelogénicas y/o gestantes de abril a septiembre, mientras que en Isla Contoy se registraron de marzo a septiembre. Las primeras crías aparecen en junio y julio en Isla Contoy y en Puerto Juárez, respectivamente. En las dos poblaciones la duración del período reproductor está relacionada con la actividad de las hembras adultas, la cual está restringida por los "nortes" que ocurren en otoño e invierno y posiblemente por los huracanes que inciden en el noreste de la Península de Yucatán.

Las hembras de Puerto Juárez producen típicamente dos huevos ($\bar{x} = 2.1$). No se encontró correlación entre el número de huevos y el tamaño de la hembra ($r^2 = 2.7$, $P > 0.05$). En Isla Contoy las hembras producen de 2 a 4 huevos ($\bar{x} = 2.4$). Se encontró una correlación positiva entre el número de huevos oviductales y el tamaño de la hembra ($r^2 = 76.42$, $P < 0.05$). En las dos poblaciones las hembras pueden producir, al menos, dos nidadas al año. El tamaño de nidada "fijo" en Puerto Juárez, parece deberse a que las hembras en esta población no alcanzan tallas más grandes.

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Predicciones de las diferencias relativas en la historia de vida entre lagartijas de continente e isla (Tomado de Andrews, 1979).

Cuadro 2. Fecha y número de ejemplares recolectados de *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo, para los experimentos de histocompatibilidad.

Cuadro 3. Detalles de cinco experimentos de histocompatibilidad realizados en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán.

Cuadro 4. Datos de los ejemplares de *Cnemidophorus rodecki* recolectados en Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo. Se resalta el tratamiento que se le dio a los organismos en las recolectas.

Cuadro 5. Población, número de ejemplar, fecha de colecta, días de sobrevivencia, número y resultado de los auto, alo y xenoinjertos, en los individuos de *Cnemidophorus rodecki*.

Cuadro 6. Número inicial y resultado de los injertos de piel realizados en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las lagartijas partenogénicas del complejo *Cnemidophorus cozumela* y de sus especies parentales en la Península de Yucatán.

Figura 2. Localización de los sitios de recolecta de *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, en el Estado de Quintana Roo, México.

Figura 3. Promedio mensual de temperatura y precipitación de Isla Mujeres, Quintana Roo, México (García, 1973).

Figura 4a. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○ aceptado, ● rechazado; ● perdido.

Figura 4b. Secuencia de intercambio de injertos piel en *Cnemidophorus rodecki*. Los rectángulos representan un individuo, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○ aceptado; ● rechazado.

Figura 4c. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○ aceptado; ● perdido.

Figura 4d. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○ aceptado; ● perdido.

Figura 4e. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○ aceptado; ● perdido.

Figura 5. Actividad reproductora estacional en las hembras de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez, Quintana Roo.

Figura 6. Actividad reproductora estacional en las hembras de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki* en Isla Contoy, Quintana Roo.

Figura 7. Número de huevos en relación a la LHC de la hembra en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* en Quintana Roo, México. Arriba (PJ) y debajo (IC) de la línea se señala la n para cada población.

Figura 8. Período de actividad reproductora en dos poblaciones de la lagartija partenogenética, *Cnemidophorus rodecki* en el noreste de Quintana Roo. Se indican las temporadas de "nortes" y huracanes.

Figura 9. Tamaño de nidada en relación a la LHC para *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez (PJ) e Isla Contoy (IC) y otras 9 especies de *Cnemidophorus* (templadas y tropicales).

Figura 10. Peso promedio del huevo en relación al peso corporal de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez (PJ) e Isla Contoy (IC) y otras 7 especies de *Cnemidophorus*.

INTRODUCCIÓN

Prácticamente todos los animales que se conocen se reproducen sexualmente, al menos en alguna parte de su ciclo de vida (Bell, 1982). Sin embargo, aproximadamente 51 especies, que representan 0.1% de vertebrados conocidos, se reproducen exclusivamente por partenogénesis (Cuellar y Kluge, 1972; Vrijenhoek *et al.*, 1989). Estas especies consisten enteramente de hembras que producen huevos que se desarrollan sin ser fecundados por el espermatozoide (Hardy y Cole, 1981).

El tratamiento taxonómico de los organismos partenogénéticos es complicado (Maslin, 1968; Walker, 1986; Frost y Wright, 1988; Cole, 1990) y su posición que ocupan en un esquema biológico que gira en torno del paradigma Darwiniano podría ser un enigma evolutivo (Bell, 1982; Mayr, 1982). ¿Cómo podría la selección natural favorecer a algunos de los integrantes de las poblaciones si no existe variabilidad genética entre ellos ?.

Con excepción de una especie de serpiente, todos los vertebrados con partenogénesis obligada son lagartijas (Vrijenhoek *et al.*, 1989). Este modo de reproducción clonal ha sido registrado en siete familias de lagartijas (Darevsky, 1992), pero las mejor documentadas han sido las familias Teiidae, Gekkonidae y Lacertidae. La diversidad más amplia de especies ocurre en los teiidos del género *Cnemidophorus*, en donde aproximadamente una tercera parte de las 50 especies son partenogénéticas (Maslin y Secoy, 1986; Wright, 1993).

Este grupo de lagartijas ha sido intensamente estudiado, y muchas de las hipótesis evaluadas están relacionadas con aspectos reproductores, ecológicos y conductuales. La biología básica ha sido estudiada en muchas especies,

principalmente las del norte del país, aunque no todas se han estudiado con la misma profundidad.

Para entender mejor las tácticas reproductoras de estos organismos, así como el efecto de la variabilidad genética producida por el modo clonal de reproducción, se requiere estudiar poblaciones de la misma especie sujetas a diferentes condiciones ambientales.

ANTECEDENTES

En los vertebrados pueden ser distinguidas tres formas de reproducción clonal: hibridogénesis, ginogénesis y partenogénesis. En la partenogénesis, a diferencia de las otras formas de reproducción clonal, el espermatozoide no activa ni contribuye genéticamente al óvulo (Darevsky *et al.*, 1985).

Se ha argumentado mucho acerca del tipo de ambiente que pudo originar el surgimiento de este tipo de reproducción. Cuellar (1977a, 1994) sugiere que la partenogénesis solo pudo evolucionar en hábitats en donde los machos tienden a ser raros, y además, debe ocurrir en donde los sexos de las especies gonocóricas (con sexos separados y que requieren de la fertilización para reproducirse) tienen dificultades para encontrarse, esto es, ambientes remotos o insulares. Wright y Lowe (1968) proponen que el hábitat ocupado por varias especies partenogenéticas, aunque diverso, muestra varias características comunes como de ecotono, extremo y de perturbación, en los cuales las especies gonocóricas son reemplazadas por sus similares partenogenéticas.

Cualquiera que haya sido la razón por la cual la partenogénesis surgió, existen dos hipótesis que se han postulado para tratar de explicar cómo evolucionó este modo reproductor. La primera considera que la partenogénesis surgió al presentarse una diploidización espontánea del óvulo (Cuellar *et al.*, 1995); las evidencias están basadas en los casos espontáneos de poliploidia natural y en la isogenicidad de las poblaciones. La segunda propone que fue, más bien, la hibridación entre 2 especies gonocóricas (Tomlinson, 1968) cercanas lo que originó la formación de un híbrido diploide o triploide capaz de

preservar su genoma sin fecundación (Lowe y Wright, 1966; Cole, 1975; Darevsky *et al.*, 1985; Moritz *et al.*, 1989); las evidencias están basadas principalmente en cariotipos, electroforésis de proteínas y ADN mitocondrial. Al parecer ambas corrientes poseen evidencias que las apoyan, sin embargo, el origen de la partenogénesis sigue siendo motivo de gran controversia.

HISTOCOMPATIBILIDAD

Una de las herramientas utilizadas en el estudio de la partenogénesis en lacertilios ha sido los experimentos de histocompatibilidad. Estos experimentos han permitido, entre otras cosas:

- 1) Confirmar la existencia de partenogénesis (Maslin, 1967);
- 2) Establecer el número de clones presentes en una especie (Maslin, 1967; Cuellar, 1976, 1977b, 1984; Abuhteba, 1990; Cordes *et al.*, 1990; Cuellar y Wright, 1992; Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito; Manríquez-Morán, manuscrito) y su variabilidad (Abuhteba, 1990);
- 3) Inferir el número de ocasiones independientes que ha evolucionado la partenogénesis (Abuhteba, 1990; Cuellar y Wright, 1992; Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito) y
- 4) Realizar modificaciones taxonómicas en los complejos clonales (Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito).

Está ampliamente aceptado que los individuos de las especies gonocóricas rechazan los tejidos que son intercambiados entre ellos, debido a que los donadores presentan propiedades inmunológicas diferentes a los individuos receptores (Cuellar y Smart, 1977).

Lo anterior contrasta con lo que ocurre en los individuos de la mayoría de las especies partenogénicas, en donde los estudios de histocompatibilidad han demostrado ausencia de respuesta inmune y por tanto homogeneidad genética intraespecífica (Cuellar y Kluge, 1972; Cuellar, 1976, 1977a; Cuellar y McKinney, 1976; Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito; Manríquez-Morán, manuscrito). Es importante considerar que ciertos estudios han registrado histoincompatibilidad parcial ó total de algunos injertos intercambiados entre individuos de la misma especie partenogénica (Cuellar, 1984; Abuhteba, 1990).

La histocompatibilidad registrada en algunas especies partenogénicas sugiere la existencia de un solo clon y de un origen único de la partenogénesis a partir de una hembra ancestral. Por ejemplo, Maslin (1967) registró una afinidad genética amplia entre poblaciones de *Cnemidophorus tessellatus* separadas por 350 km, Cuellar (1976, 1977b) y Cordes *et al.* (1990) entre poblaciones de *C. neomexicanus* separadas por 120, 270, y 640 km respectivamente y Hernández-Gallegos *et al.* (manuscrito) en poblaciones de *C. maslini* distanciadas 250, 320 y 410 km.

El rechazo parcial y total de tejidos se ha detectado en *Lepidodactylus lugubris* (Cuellar, 1984), en los dos morfotipos clonales LAR-A y LAR-B del complejo *Cnemidophorus laredoensis* (Abuhteba, 1990), *C. tessellatus* (Maslin, 1967) y *C. velox* (Cuellar, 1977b). En *Lepidodactylus lugubris*, LAR-A y LAR-B el rechazo, por su lentitud, no indica orígenes independientes de la partenogénesis, más bien sugiere que algunos individuos manifiestan cierta

diferenciación genética por mutación y/o recombinación dentro de clones vía hibridación con individuos gonocóricos.

En *Cnemidophorus tessellatus* (Maslin, 1967) y en *C. velox* (Cuellar 1977b; Cuellar y Wright, 1992), el rechazo está relacionado con el nivel de ploidia de los individuos involucrados, más que a variabilidad genética resultado de mutaciones. Lo anterior sugiere orígenes múltiples *de novo* de la partenogénesis para estos taxones (Cuellar, 1977b; Cuellar y Wright, 1992).

En México, el género *Cnemidophorus* cuenta con nueve especies de lagartijas partenogénicas, de las cuales seis (*C. exsanguis*, *C. opatae*, *C. sonorae*, *C. uniparens*, *C. neomexicanus* y *C. tessellatus*) se localizan en el norte del país y tres conocidas colectivamente como complejo *C. cozumela* (*C. maslini*, *C. cozumela* y *C. rodecki*), se encuentran en el sureste del mismo (Fig. 1). Las especies del sureste están comparativamente menos estudiadas (Darevsky *et al.*, 1985).

La evidencia cariológica indica que *Cnemidophorus maslini* tuvo un origen híbrido entre individuos de dos especies gonocóricas. La evidencia morfológica involucra a las mismas especies en el origen de *C. cozumela* y *C. rodecki* (Fritts, 1969; Taylor y Cooley, 1995a, b). Las tres especies fueron aparentemente derivadas de apareamientos interespecíficos entre integrantes de dos poblaciones aún no identificadas de *C. angusticeps* y *C. deppii*. Sin embargo, existe gran controversia acerca del origen y la taxonomía de este grupo de lagartijas (Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito).

De las tres especies partenogénicas, *Cnemidophorus cozumela* y *C. rodecki* son las que poseen una distribución más restringida (Lee, 1996). *C. rodecki* se localiza al noreste del estado de Quintana Roo, en las localidades de Puerto

Juárez, Punta Sam, Isla Mujeres e Isla Contoy (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Lee, 1996).

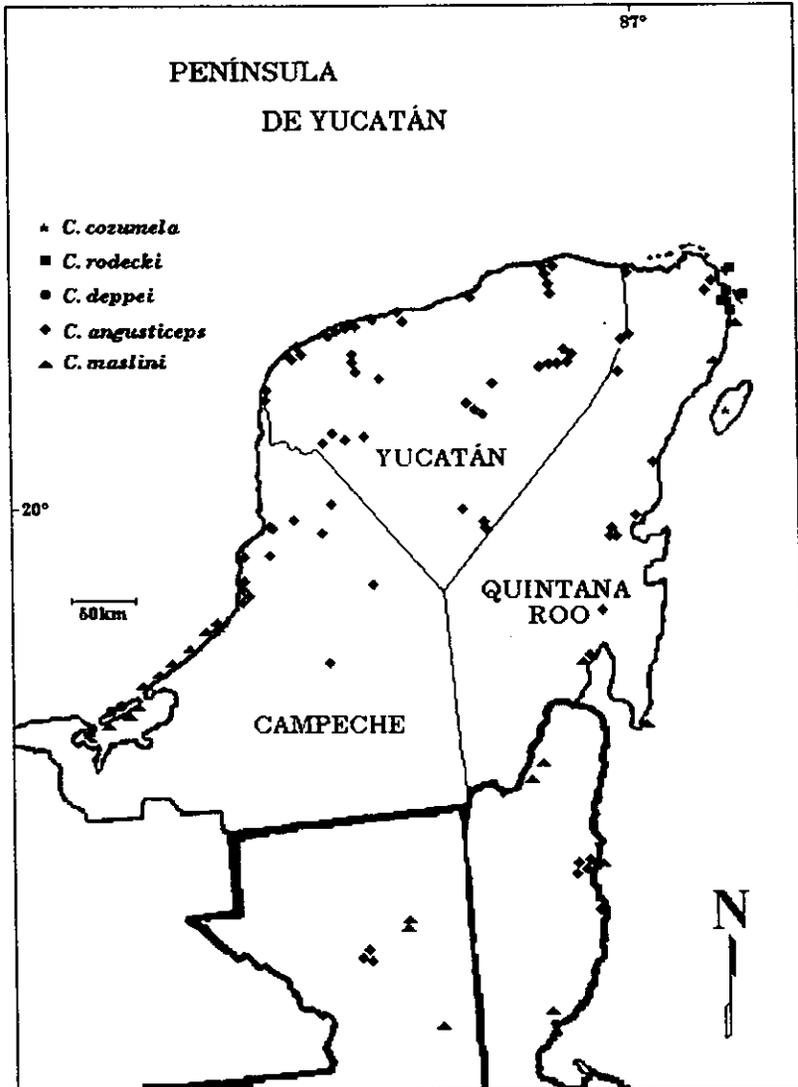


Figura 1. Distribución de las lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* y de sus especies parentales en la Península de Yucatán.

De acuerdo con un análisis molecular efectuado en las lagartijas del complejo *Cnemidophorus cozumela* y sus especies parentales (Moritz *et al.*, 1992a), la divergencia en el ADN mitocondrial entre los *taxa* partenogenéticos y sus ancestros gonocóricos es menor de 1% y es considerablemente más bajo que la divergencia que existe entre las especies gonocóricas. Asumiendo tasas similares de evolución en el ADN mitocondrial, lo anterior indica que los linajes partenogenéticos de este complejo tienen un origen relativamente reciente.

Fritts (1969) encontró en un análisis morfológico del mismo complejo, que las poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez e Isla Mujeres no difieren significativamente en el promedio de gránulos dorsales; sin embargo, un ejemplar de Isla Contoy colectado por McCoy y Maslin (1962), no entra en el promedio o el error estándar de estas poblaciones. Taylor y Cooley (1995a, b) extienden el trabajo de Fritts (1969), pero no manifiestan que haya diferencias morfológicas significativas entre las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Mujeres.

De acuerdo con los análisis morfológicos realizados, es probable que exista un origen único de la partenogénesis para las poblaciones continentales e insulares de *Cnemidophorus rodecki*, sin embargo, hacen falta datos para visualizar si la aseveración anterior es correcta.

Por lo anterior, se valoró el grado de afinidad genética, mediante trasplantes de piel, entre individuos de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo. Se esperaba que, si existe un origen único de la partenogénesis para este lacertilio, todos los injertos realizados entre los individuos de las dos poblaciones serán permanentemente aceptados.

CICLO REPRODUCTOR

Se han realizado un gran número de estudios en los que se abordan características de historias de vida, incluyendo aspectos reproductores, de las lagartijas del género *Cnemidophorus* (ver revisión de Vitt y Breitenbach; 1993). Estos estudios han incluido especies de zonas templadas y tropicales, tanto gonocóricas como partenogenéticas.

El gran interés en la biología reproductora de las especies de zonas tropicales ha revelado una marcada variación de ciclos reproductores. A diferencia de lo que ocurre en zonas templadas (Medica, 1967; Cuellar, 1971, 1984; Martori y Aun, 1993), en donde los individuos sincronizan su período de actividad reproductora con las fluctuaciones térmicas de primavera-verano y otoño-invierno, varias especies de zonas tropicales exhiben una reproducción continua (p. ej. *Cnemidophorus murinus*, Dearing y Schall, 1994; *C. lemniscatus*, León y Cova, 1973; *C. ocellifer*, Vitt, 1983), aparentemente debido a la poca variación de temperatura que ocurre durante el año; y estacional cuando las condiciones no son favorables (Vitt y Breitenbach, 1993).

Fitch (1982) sugirió que los ciclos reproductores en reptiles están restringidos de cierta manera por la precipitación. Posteriormente, varios estudios aportaron datos que indican que los ciclos reproductores de las especies del trópico no sólo están influenciados por la precipitación (Licht y Gorman, 1970; Colli, 1991), sino también por el fotoperíodo (Rodríguez-Ramírez y Lewis, 1991) y la filogenia (Dunham y Miles, 1985). En el caso de colonizadores recientes (en tiempo geológico), los ciclos también pueden reflejar condiciones ecológicas similares a aquéllas en las cuales evolucionaron

sus ancestros (Censky y McCoy, 1988). Estos estudios muestran que el período reproductor es altamente variable en las especies del trópico y que muchos son los factores que influyen en su regulación.

Los estudios de ciertas características de historia de vida en las especies del género *Cnemidophorus* (v. gr., frecuencia y tamaño de nidada), indican que se presentan una (Medica, 1967; Stevens, 1983; Martori y Aun, 1993), dos (Medica, 1967; Cuellar, 1971, 1984) o tres nidadas por año (Vitt, 1983; Manríquez-Morán, manuscrito). El tamaño de nidada es relativamente bajo: en *C. exsanguis*, es de 2.7 a 4.4 (Medica, 1967; Parker, 1973; Schall, 1978); en *C. neomexicanus*, de 1.6 a 2.2 (Medica, 1967; Christiansen, 1971); en *C. ocellifer*, de 2.7 (Vitt, 1983); y en *C. lemniscatus*, de 1.9 a 2.4 (Hoogmoed, 1973; León y Cova, 1973).

La frecuencia de nidada parece estar relacionada con la duración del período reproductor (Vitt y Breitenbach, 1993). Las especies de latitudes y elevaciones altas (*Cnemidophorus tigris*, McCoy, 1965; *C. tigris*, Burkholder y Walker, 1973; *C. inornatus*, Stevens, 1983) producen una nidada, mientras que ciertas especies del trópico producen tres nidadas por año (*C. ocellifer*, Vitt, 1983; Manríquez-Morán *et al.*, 1997). Otros estudios han sugerido que la adaptación a condiciones locales, tales como la precipitación y la disponibilidad de alimento, pueden explicar mejor el esfuerzo reproductor de los individuos (Duvall *et al.*, 1982; Colli, 1991).

En otro orden de ideas, varias observaciones sugieren que las lagartijas que viven en el continente difieren en gran medida en la forma en la que se regulan sus poblaciones en comparación con las que viven en las islas. Las

lagartijas del continente tienen numerosos competidores y depredadores, en relación al bajo número de ellos que se encuentran en las islas, en donde existen pocas especies de aves, serpientes, anuros y lagartijas (posibles competidores y/o depredadores) (Rand, 1961; MacArthur y Wilson, 1967; Case, 1975; Schwartz y Thomas, 1975; Andrews, 1979).

Estas diferencias substanciales en el tipo de ambiente, disponibilidad de alimento y riesgo de depredación, dan como resultado que los organismos de estos dos tipos de ambientes canalicen su energía disponible de una manera diferente y provoca que ciertas características de historia de vida se expresen de forma diferente (ver Cuadro 1).

La elevada competencia en ambientes saturados: reduce la cantidad de energía que los organismos puedan ganar por unidad de tiempo y/o provoca cambios en la repartición de energía entre las diferentes actividades de los mismos (crecimiento, manutención, almacenamiento y reproducción, todas necesarias para sobrevivir y dejar descendencia). La cantidad de energía que puede ser usada para la reproducción es limitada. Por lo anterior, se espera un esfuerzo reproductor bajo en aquéllos organismos que viven en ambientes saturados (Andrews, 1979).

Tinkle *et al.* (1970) comentaron que las lagartijas que viven en ambientes saturados (\approx islas) tendrán huevos de tamaño relativamente grande y sus crías, por ende, también serán grandes y la selección favorecerá positivamente a estos individuos, ya que tendrán ventaja para obtener una mayor cantidad de alimento y apareamientos en relación con los más pequeños (Rand, 1967; Trivers, 1976).

Cuadro 1. Predicciones de las diferencias relativas en la historia de vida entre lagartijas de continente e isla (Tomado de Andrews, 1979).

	CONTINENTE	ISLA
MADUREZ SEXUAL	TEMPRANA	TARDÍA
TALLA	PEQUEÑA	GRANDE
ESFUERZO		
REPRODUCTOR	ALTO	BAJO
TAMAÑO DE CRÍAS	PEQUEÑO	GRANDE

Por otro lado, las lagartijas del continente están más limitadas por sus depredadores que las lagartijas de las islas, las cuales están más limitadas por los recursos alimentarios (MacArthur y Wilson, 1967; Andrews, 1979). Por ello, en las lagartijas del continente el riesgo de muerte es alto para todas las clases de edad y la adecuación será máxima cuando los individuos manifiesten un esfuerzo reproductor alto. Los atributos que maximicen la reproducción presente serán favorecidos por la selección, dado que la oportunidad de reproducción futura se reduce.

La historia natural de algunas especies insulares de *Cnemidophorus* del Caribe, parece excepcional para el género. Estas especies son herbívoras, a diferencia de sus congéneres en el continente las cuales son insectívoras (Schall y Ressel, 1991; Dearing y Schall, 1992). La biología reproductora también es peculiar, ya que típicamente producen un sólo huevo muy grande (Schall, 1983; Dearing y Schall, 1994).

Varias poblaciones del complejo *Cnemidophorus cozumela* se encuentran en la región del Caribe (Lee, 1996); las tres especies (*C. cozumela*, *C. maslini* y *C. rodecki*) han sido estudiadas intensamente en aspectos cariológicos (Fritts, 1969,

Manríquez-Morán, manuscrito), moleculares (Moritz *et al.*, 1992b), morfológicos (Taylor y Cooley, 1995a, b) y biogeográficos (Lee, 1996). Gran parte de la investigación realizada ha tenido como finalidad discutir su origen y inestabilidad taxonómica. Sin embargo, aún existe controversia en estos aspectos y los estudios en cuanto a su reproducción han sido prácticamente nulos.

Lee (1996) menciona que a nivel reproductor la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki* no ha sido estudiada, y el hecho de que se encuentre distribuida en ambientes continentales e insulares en la Península de Yucatán ofrece una oportunidad magnífica para realizar una comparación y ver la posible variación en la madurez sexual, duración del período reproductor, y tamaño y frecuencia de nidada, con el fin de establecer las diferencias que se dan a este nivel y evaluar las predicciones acerca de los atributos reproductores en los organismos continentales e insulares.

Asimismo, dada la restringida distribución geográfica de *Cnemidophorus rodecki* en la Península de Yucatán (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969, Lee, 1996), resulta imperioso efectuar estudios con este lacertilio, dado el fuerte impacto que produce el hombre con la industria turística en las playas, que son el único refugio de estos lacertilios partenogenéticos.

Por lo anterior, este trabajo pretende:

- 1) Valorar el grado de homogeneidad genética vía trasplantes de piel, entre las poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo.

2) Con base en el grado de afinidad genética, discutir el número de ocasiones independientes que ha evolucionado la partenogénesis en esta especie.

3) Definir y comparar la biología reproductora de *Cnemidophorus rodecki* de las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo, contemplando la talla a la que se alcanza la madurez sexual, el período de actividad reproductora y el tamaño y la frecuencia de nidada.

4) Con base en su biología reproductora de las poblaciones de esta especie, evaluar las predicciones teóricas entorno a algunos parámetros de historia de vida que existen acerca de los organismos continentales e insulares.

ÁREAS DE ESTUDIO

LOCALIZACIÓN

Puerto Juárez e Isla Contoy se localizan al noreste del Estado de Quintana Roo, dentro de las coordenadas $21^{\circ} 10' 24''$ de latitud norte y $86^{\circ} 48' 36''$ de longitud oeste y $21^{\circ} 30'$ de latitud norte y $86^{\circ} 48'$ de longitud oeste respectivamente (Fig. 2). Las dos zonas de estudio, se localizan a nivel del mar.

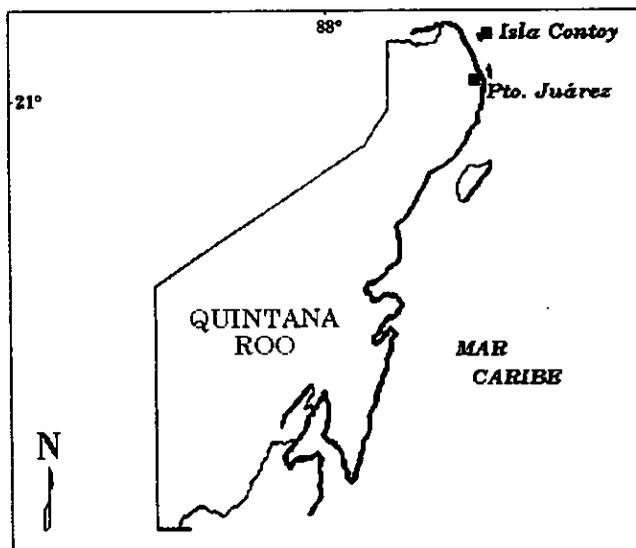


Figura 2. Localización de los sitios de recolecta de *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, en el Estado de Quintana Roo, México.

CLIMATOLOGÍA

De acuerdo con García (1973) el clima predominante en las dos áreas es el Aw, (X)(i), que corresponde a un clima cálido subhúmedo, con régimen de lluvias durante todo el año. Los porcentajes más altos de precipitación se presentan durante el verano e invierno; se presenta poca oscilación térmica.

No existen datos de temperatura ni precipitación para las áreas de estudio. Sin embargo, se asume que el patrón estacional de estos factores es muy similar al de Isla Mujeres (Fig. 3), debido a su cercanía (10-12 km al noreste de Puerto Juárez y 22-25 km al sur de Isla Contoy) y similitud en topografía y vegetación.

Los vientos dominantes son alisios, los cuales soplan del este en forma constante entre marzo y noviembre, siendo sustituidos por los "nortes" en otoño e invierno. Los "nortes" son vientos de dirección N-NE, los cuales hacen descender la temperatura y aportan precipitación alta. Eventualmente se presentan huracanes (depresiones atmosféricas con vientos superiores a los 120 km/h), durante los meses de junio a noviembre (Escobar-Nava, 1981).

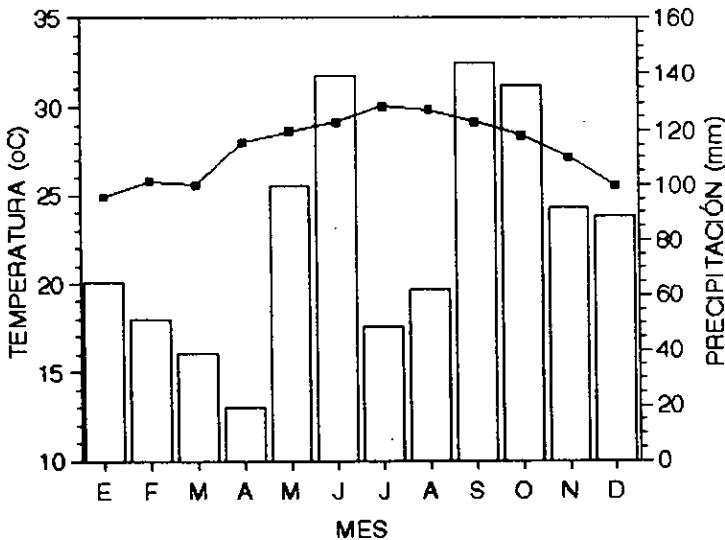


Figura 3. Promedio mensual de temperatura y precipitación de Isla Mujeres, Quintana Roo, México (García, 1973).

VEGETACIÓN

La vegetación predominante en las playas (hábitat característico de los lacertilios) de las zonas de estudio, es la del tipo halófila (Miranda, 1959). Es una comunidad compuesta por formas arbustivas y herbáceas erectas y postradas, que están expuestas a elevados índices de salinidad e insolación. Las especies comunes en este tipo de vegetación son similares para las dos áreas, y entre ellas se encuentran, *Suriana maritima* y *Tournefortia gnaphalodes*, que llegan a formar un matorral de duna, pero también son frecuentes especies como *Ernodea litoralis*, *Hymenocallis americana*, *Cyperus complanatum*, *Ipomea pes-caprae*, *Coccoloba uvifera*, *Ipomea alba* y *Crotalaria pumila*.

GEOLOGÍA

El subsuelo de Puerto Juárez forma parte de la formación geológica Chichén-Itzá, y se caracteriza por presentar rocas calizas de colores blancos, grises y amarillos impuros, a veces cristales macizos o en capas regulares de poco o mediano espesor (Escobar-Nava, 1981).

La formación geológica Pleistoceno, de la cual forma parte el subsuelo de Isla Contoy, es de origen más reciente y se caracteriza por presentar capas de coquinas de color crema con una gran cantidad de conchas de moluscos (Escobar-Nava, 1981).

De acuerdo con Wadell (1926) y Robles-Ramos (1950), en el Mioceno se dio una serie de hundimientos en la región sureste de México, lo cual originó la formación de bahías de poca profundidad, canales e islas.

SUELO

El suelo presente en las áreas de estudio es conocido como regosol calcáreo (Escobar-Nava, 1981). Este suelo se caracteriza por ser muy delgado, de tipo arenoso-pedregoso y carente de materia orgánica acumulada, y por descansar sobre un lecho de roca calcárea (SEMARNAP, 1995).

HIDROLOGÍA

En general, el Estado de Quintana Roo carece de corrientes superficiales de agua. El agua generada por las lluvias desaparece por absorción y por el alto grado de evaporación (Escobar-Nava, 1981). En las zonas de estudio, no existen cuerpos de agua dulce permanentes, pero existen cuerpos de agua temporales que son depresiones desprovistas de vegetación, las cuales se inundan en la temporada de lluvias.

MATERIAL Y MÉTODOS

HISTOCOMPATIBILIDAD

Se recolectaron 34 especímenes de *Cnemidophorus rodecki* de la población de Puerto Juárez y 28 especímenes de la población de Isla Contoy. Las recolectas se realizaron durante la primavera y el verano de 1995 y 1996 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Fecha y número de ejemplares recolectados de *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo, para los experimentos de histocompatibilidad.

FECHA	n
PUERTO JUÁREZ	
20-03-1995	2
26-05-1995	8
29-06-1995	6
23-07-1995	2
20-09-1995	6
10-03-1996	3
5-04-1996	5
20-06-1996	2
ISLA CONTOY	
22-03-1995	3
27-04-1995	5
22-09-1995	8
19-03-1996	6
22-06-1996	6

Con el objeto de identificar fácilmente a cada una de las lagartijas, éstas se marcaron permanentemente mediante la técnica de ectomización de falanges (Tinkle, 1967).

Las lagartijas fueron acondicionadas en terrarios de plástico de 76 cm de largo x 48 cm de ancho x 21 cm de altura. El sustrato fue arena esterilizada de la localidad donde ellas ocurren con un espesor de 4 cm. Se les suministró calor 8 horas diariamente y mediante focos de luz infrarroja de 250 watts, los cuales se

colocaron en un extremo del terrario y estuvieron suspendidos a unos 35 cm del mismo. Para evitar enfermedades en las lagartijas, principalmente en el metabolismo del calcio (Townsend y Cole, 1985), lámparas Vita-Lite, cuyas longitudes de onda son similares a las de la luz natural, incluyendo luz ultravioleta, estuvieron suspendidas a unos 30 cm del terrario.

Las lagartijas se alimentaron cada tercer día con larvas de la mariposa *Galleria mellonella* y larvas de *Tenebrio*, además cuando fue posible también se alimentaron con grillos. El agua fue provista *ad libitum*.

Para valorar el grado de afinidad genética entre las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Contoy se efectuaron cinco experimentos de histocompatibilidad (Cuadro 3). Los experimentos I, II y III se realizaron en 1995 y se practicaron 32, 28 y 88 injertos respectivamente. Durante 1996 se realizaron los experimentos IV y V, practicando 84 y 60 trasplantes respectivamente.

El número total de trasplantes que se realizó en cada lagartija estuvo en función del tamaño de la muestra disponible de cada población. Por ejemplo, en algunas lagartijas sólo se practicaron tres injertos, mientras que en otras se realizaron hasta 7 trasplantes. Los injertos que se realizaron fueron de tres tipos: autoinjertos (en el mismo individuo), aloinjertos (entre individuos de la misma especie) y xenoinjertos (entre individuos de especies diferentes).

Con el objeto de endurecer y marcar la piel de los animales y poder cortarla con facilidad, un día antes del experimento, en el dorso de cada lagartija se trazaron círculos de 2 a 3.5 mm de diámetro con pegamento de piel de uso quirúrgico (VI-DRAPE). Antes de cada experimento, los animales fueron

Cuadro 3. Detalles de cinco experimentos de histocompatibilidad realizados en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán.

EXPERIMENTO	FECHA	n		AUTOINJERTOS					ALOINJERTOS						
		PJ	IC	PJ	IC	IC vs IC	PJ vs PJ	IC vs IC	PJ vs IC	IC vs PJ	PJ	IC	IC vs IC	PJ vs PJ	IC vs PJ
I	13-06-1995	6	8	6	8	8	6	8	2	2					2
II	7-07-1995	10	-	10	-	-	18	-	-	-					-
III	8-11-1995	8	8	8	8	8	14	14	22	22					22
IV	3-05-1996	6	6	6	6	6	-	-	36	36					36
V	23-07-1996	4	6	4	6	6	-	10	20	20					20
TOTAL		34	28	34	28	28	38	32	80	80					80

Donde: IC = Isla Contoy, PJ = Puerto Juárez, n = número de ejemplares.

inmovilizados con una inyección subcutánea de anestésico (ketamina dilución 1: 10), la cual se aplicó a la altura del cuello. La cantidad que se inyectó fue de dos unidades para las hembras jóvenes y de cuatro unidades para las hembras adultas. La piel de la región dorsal de las lagartijas se levantó con unas pinzas y usando una perforadora quirúrgica se cortó en los sitios previamente marcados. Los cambios de piel se realizaron una vez que se había cortado la piel en todas las lagartijas involucradas. Después de realizar los trasplantes, se dejó secar la sangre que se presentó en el área y después, cada injerto se cubrió con pegamento de piel para evitar su pérdida prematura (Cuellar, 1976). Para evitar la pérdida prematura de los trasplantes, después del experimento las lagartijas fueron mantenidas en recipientes individuales por 24 horas, posteriormente fueron regresadas a sus terrarios correspondientes.

Las observaciones sobre el desarrollo de los trasplantes, se realizaron con un microscopio estereoscópico (Olympus CO11) cada semana durante el primer mes y medio de experimentación y posteriormente, sólo dos veces al mes.

CICLO REPRODUCTOR

Para establecer el período de actividad reproductora se recolectaron 130 ejemplares de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez (n = 74) e Isla Contoy (n = 56), Quintana Roo, de acuerdo con el permiso de colecta científica con número D00.-700.-(2) y expedido por la SEMARNAP. Los datos de las recolectas que se efectuaron en cada localidad aparecen en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Datos de los ejemplares de *Cnemidophorus rodecki* recolectados en Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo. Se resalta el tratamiento que se le dio a los organismos en las recolectas.

MES/AÑO	n	DISECCIÓN	PALPACIÓN
PUERTO JUÁREZ			
marzo/1995	15	7	8
junio/1995	6	0	6
julio/1995	8	8	0
septiembre/1995	9	0	9
marzo/1996	7	0	7
abril/1996	6	6	0
junio/1996	18	13	5
mayo/1997	5	0	5
ISLA CONTOY			
marzo/1995	4	0	4
abril/1995	6	0	6
septiembre/1995	16	6	10
marzo/1996	4	0	4
abril/1996	5	5	0
junio/1996	4	4	0
mayo/1997	17	0	17

Las lagartijas se capturaron mediante una trampa de intercepción elaborada a base de malla de alambre (de 2.5 m de longitud por 0.5 m de altura), la cual se colocó sobre la arena. Las lagartijas siguieron esta malla hasta que quedaron atrapadas en uno de los extremos, después de lo cual se capturaron manualmente.

Se disectó un total de 49 ejemplares, los cuales fueron sacrificados por hipotermia, y se obtuvieron los siguientes datos: 1. Peso corporal, 2. Longitud hocico cloaca (LHC), 3. Peso gonadal, 4. Número de folículos ováricos y su condición (previtelogénicos o vitelogénicos) y 5. Número de huevos en oviducto (si se presentaron).

En algunos meses no se sacrificaron ejemplares, debido a que se utilizaron para llevar a cabo los experimentos de histocompatibilidad. De ellos sólo se notó su condición reproductora mediante la palpación externa, ya que era evidente el estadio reproductor en el que se encontraban. De hecho, algunos organismos ovipositaron en el laboratorio. Es importante aclarar que estos ejemplares también fueron incluidos en los análisis de la reproducción.

La actividad reproductora en ambas poblaciones se definió estacionalmente y los meses del año se agruparon de la siguiente manera: de abril a junio, primavera; de julio a septiembre, verano; de octubre a diciembre, otoño y de enero a marzo, invierno. Durante la temporada de otoño no se recolectó, debido a que observaciones previas de campo (F. Méndez-de la Cruz, datos no publicados) indicaban que las hembras adultas de *Cnemidophorus rodecki* no están activas durante esta temporada.

Para ilustrar la actividad reproductora, se efectuaron gráficos del porcentaje de hembras en cada uno de los diferentes estadios reproductores (*i. e.*, previtelogénesis, vitelogénesis y gestación) en cada estación.

El tamaño de camada se estimó mediante el conteo de huevos oviductales, folículos vitelogénicos y/o cuerpos lúteos (Vitt, 1982; Routman y Hulse, 1984; Taylor *et al.*, 1992). Para inferir la relación entre el número de huevos y la LHC de las hembras, se efectuó un análisis de regresión entre estos factores.

Se consideró que las hembras producían más de una camada cuando presentaban simultáneamente huevos oviductales, folículos vitelogénicos y/o cuerpos lúteos.

RESULTADOS

HISTOCOMPATIBILIDAD

La adaptación de los individuos de *Cnemidophorus rodecki* a las condiciones de cautiverio puede considerarse como exitosa; si bien algunos ejemplares murieron durante el experimento o pocos días después, hubo algunos que vivieron hasta 310 (ejemplar 7-13 de Isla Contoy), 333 (ejemplar 6-19 de Isla Contoy), 394 (ejemplar SPG de Isla Contoy) y 494 días (ejemplar 12-19 de Isla Contoy). Es un hecho que los individuos de Isla Contoy exhibieron una más alta sobrevivencia a las condiciones de cautiverio (Cuadro 5).

La dirección de intercambio, el número y resultado de trasplantes que se efectuaron en cada hembra aparecen en las Figuras 4a-e. La fecha de recolecta, días de sobrevivencia, el número de auto, alo y xenoinjertos practicados en cada ejemplar, así como el resultado de cada uno de ellos se muestra en el Cuadro 5.

TRASPLANTE DE INJERTOS

Se trasplantó un total de 292 injertos de piel entre 62 individuos de Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo. Del total de trasplantes realizados, 62 fueron autoinjertos, 70 fueron aloinjertos intrapoblacionales y 160 fueron aloinjertos interpoblacionales (Cuadro 6).

La técnica de histocompatibilidad arrojó primordialmente resultados de tipo cualitativo, denotando la existencia de rechazo o aceptación de la piel en los individuos receptores. El rechazo pudo caracterizarse debido a la acumulación de melanina en algunas de las escamas, lo cual provocó que los injertos aparecieran más oscuros que la piel del hospedero. Por otro lado, la

aceptación permanente del injerto se caracterizó debido a que las escamas de los injertos conservaban su tamaño, forma, color y lustre original.

Una aspecto importante que fue necesario contemplar para llevar a cabo el análisis de los datos de histocompatibilidad, fue el de definir con precisión qué animales deberían ser tomados en cuenta. Lo anterior fue crucial para este estudio, ya que influyó directamente en el número de injertos que finalmente fueron analizados. A este respecto, prácticamente en ningún trabajo de histocompatibilidad se menciona con claridad qué animales deben de considerarse en los análisis. Cuellar (1984) menciona que algunos injertos en *Lepidodactylus lugubris* muestran signos de rechazo en las primeras semanas después del trasplante y posteriormente son aceptados, y otros injertos no muestran características de rechazo hasta el tercer mes después del trasplante. Por esta razón Cuellar (1984) sólo contempla aquéllos animales que sobrevivieron más de tres meses después de cada experimento.

Para tener un punto de referencia de las lagartijas que deberían ser incluidas en los análisis, en el experimento I en 8 hembras y en el II en 10 hembras, también se realizaron xenoinjertos con *Cnemidophorus cozumela* y *C. maslini*.

Los resultados de estos xenoinjertos demuestran que el fenómeno de rechazo (*i. e.* melanización, colapso y disolución de escamas) entre *Cnemidophorus rodecki* y *C. cozumela* y *C. maslini* ocurre dentro del primer mes después del trasplante.

Tomando como base este hecho, se consideraron sólo aquéllas lagartijas que vivieron más de 45 días después del experimento. 19 de los 62 individuos

de *C. rodecki* que se utilizaron no fueron contemplados en el análisis. 11 de ellos murieron prematuramente o dentro de los 45 días posteriores al experimento y 8 presentaron pegamento quirúrgico hasta el día que murieron, el cual impidió realizar con claridad las observaciones al microscopio.

El total de injertos entre los 43 individuos restantes, incluyendo los autoinjertos, fue de 215. En 8 lagartijas se perdieron accidentalmente 9 injertos, debido a problemas técnicos como la mala colocación del injerto en el sitio del trasplante, exceso de pegamento quirúrgico después de la colocación del injerto y a muda prematura.

El porcentaje de aceptación de los 206 injertos que se analizaron fue de la siguiente manera: en los autoinjertos ($n = 42$) fue de 100%, en los aloinjertos dentro de las poblaciones ($n = 47$) fue de 100% y en los aloinjertos entre las poblacionales ($n = 117$) fue también de 100% (Cuadro 6). Las escamas de estos injertos conservaron sus características originales; *i. e.*, tamaño, forma, color y lustre; que se presentan cuando existe afinidad genética amplia entre los individuos.

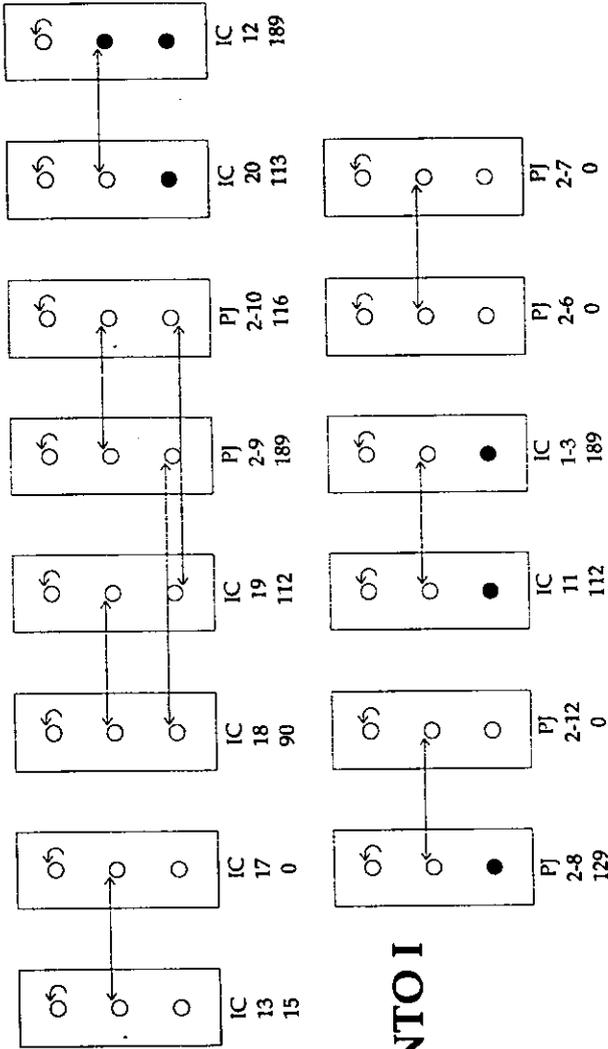
Cuadro 5. Población, número de ejemplar, fecha de colecta, días de sobrevivencia, número y resultado de los auto, alo y xenoinjertos, en los individuos de *Cnemidophorus rodercki*.

POBLACIÓN/No.	FECHA DE COLECTA	SOBREVIVENCIA	AUTO		ALOINJERTOS		XENO		NOTAS		
			INJERTOS	INTRA	INTER	INJERTOS					
EXPERIMENTO I											
IC/13	22-03-1995	15	1	?	1	?	1	?	-	con pegamento	
IC/17	27-04-1995	0	1	?	1	?	1	?	-		
IC/18*	27-04-1995	90	1	A	1	A	1	A	-		
IC/19*	27-04-1995	112	1	P	1	A	1	A	-		
PJ/2-9*	26-05-1995	189	1	A	1	A	1	A	-		
PJ/2-10*	26-05-1995	116	1	A	1	A	1	A	-		
IC/20*	27-04-1995	113	1	A	1	A	-	-	1	R	
IC/12*	22-03-1995	189	1	A	1	P	-	-	1	R	
PJ/2-8*	26-05-1995	129	1	A	1	A	-	-	1	R	
PJ/2-12	26-05-1995	0	1	?	1	?	-	-	1	?	
IC/11*	22-03-1995	112	1	A	1	A	-	-	1	R	
IC/1-3*	27-04-1995	189	1	A	1	A	-	-	1	R	
PJ/2-6	26-05-1995	0	1	?	1	?	-	-	1	?	
PJ/2-7	26-05-1995	0	1	?	1	?	-	-	1	?	
EXPERIMENTO II											
PJ/9	20-03-1995	14	1	?	-	-	1	?	1	?	con pegamento
PJ/2-11	26-05-1995	0	1	?	2	?	-	-	3	?	
PJ/3-14*	29-06-1995	165	1	A	2	A	-	-	3	R	
PJ/2-13*	26-05-1995	165	1	A	2	A	-	-	3	R	
PJ/6*	20-03-1995	57	1	A	2	A	-	-	3	R	

PJ/3-15*	29-06-1995	130	1	A	2	A	-	-	3	R
PJ/3-17*	29-06-1995	165	1	A	2	A	-	-	3	R
PJ/3-13	29-06-1995	25	1	?	2	?	-	-	3	?
PJ/3-16	29-06-1995	0	1	?	2	?	-	-	3	?
PJ/3-12*	29-06-1995	89	1	A	2	A	-	-	3	R
EXPERIMENTO III										
PJ/5-19*	20-09-1995	95	1	A	2	A	3	A	-	-
PJ/6-12	20-09-1995	0	1	?	2	?	3	?	-	-
PJ/5-20	20-09-1995	97	1	?	2	?	3	?	-	con pagamento
IC/12-19*	22-09-1995	494	1	A	2	A	3	A	-	-
IC/13-18*	22-09-1995	101	1	A	2	A	3	A	-	-
IC/13-16*	22-09-1995	99	1	A	2	A	3	2A,1P	-	-
PJ/5-15	23-07-1995	0	1	?	2	?	3	?	-	-
PJ/6-14	20-09-1995	75	1	?	2	?	3	?	-	con pagamento
PJ/6-13*	20-09-1995	110	1	A	2	A	3	A	-	-
IC/12-16*	22-09-1995	235	1	A	2	A	3	A	-	-
IC/12-18	22-09-1995	75	1	?	2	?	3	?	-	con pagamento
IC/13-19*	22-09-1995	138	1	A	2	A	3	A	-	-
PJ/5-10	23-07-1995	0	1	?	1	?	2	?	-	-
PJ/5-18*	20-09-1995	104	1	A	1	A	2	A	-	-
IC/13-17	22-09-1995	90	1	?	1	?	2	?	-	con pagamento
IC/12-17*	22-09-1995	247	1	A	1	A	2	A	-	-
EXPERIMENTO IV										
IC/1-13*	19-03-1996	59	1	A	-	-	6	5A,1P	-	-

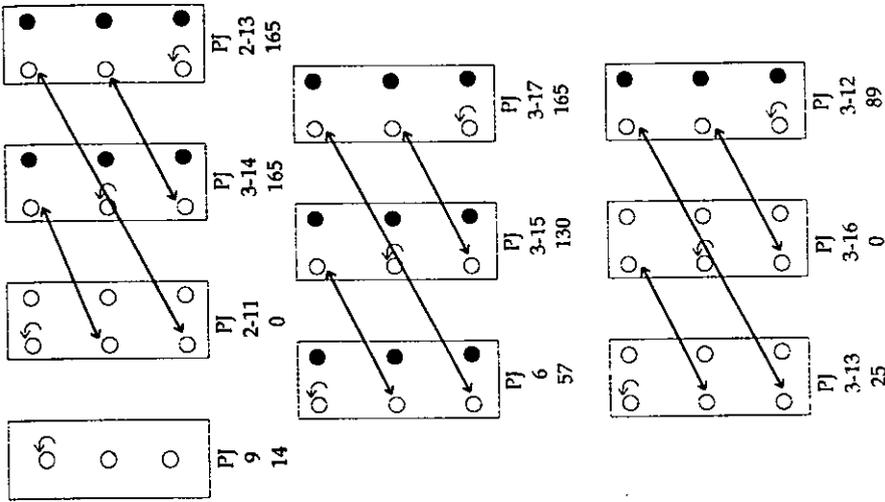
IC/1-14*	19-03-1996	232	1	A	-	6	A	-
IC/1-15*	19-03-1996	56	1	A	-	6	4A,2P	-
IC/1-12*	19-03-1996	80	1	A	-	6	5A,1P	-
IC/SPC*	19-03-1996	59	1	A	-	6	A	-
IC/SPG*	19-03-1996	394	1	A	-	6	A	-
PJ/4-19*	5-04-1996	97	1	A	-	6	A	-
PJ/1-7	10-03-1996	0	1	?	-	6	?	-
PJ/4-15-18*	5-04-1996	130	1	A	-	6	A	-
PJ/4-20	5-04-1996	0	1	?	-	6	?	-
PJ/4-16*	5-04-1996	266	1	A	-	6	A	-
PJ/4-17*	5-04-1996	56	1	A	-	6	A	-
EXPERIMENTO V								
IC/6-20*	22-06-1996	189	1	A	1	A	4	A
IC/6-19*	22-06-1996	333	1	A	1	A	4	A
IC/7-13*	22-06-1996	310	1	A	1	A	4	A
IC/7-12*	22-06-1996	186	1	A	1	A	4	3A,1P
IC/7-14*	22-06-1996	49	1	A	1	A	4	A
IC/7-11*	22-06-1996	49	1	A	5	A	-	-
PJ/7-16*	20-06-1996	49	1	A	-	-	5	A
PJ/7-15*	20-06-1996	49	1	A	-	-	5	4A,1P
PJ/1-10	10-03-1996	7	1	?	-	-	5	?
PJ/7-17*	10-03-1996	49	1	A	-	-	5	A

Donde PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy, *ejemplares que se incluyeron en los análisis, A = injerto aceptado, P = injerto perdido, R = injerto rechazado y ? indica incertidumbre acerca del resultado del injerto, debido a muerte prematura o presencia de pegamento en los individuos.



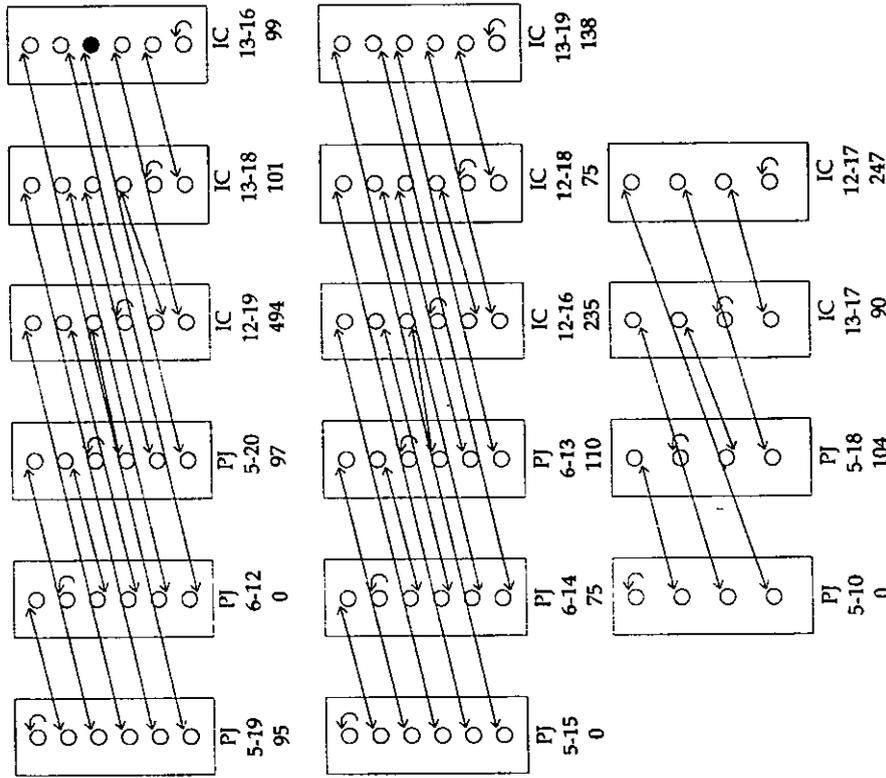
EXPERIMENTO I

Figura 4a. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotaron los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○, aceptado; ●, rechazado; ●, perdido.



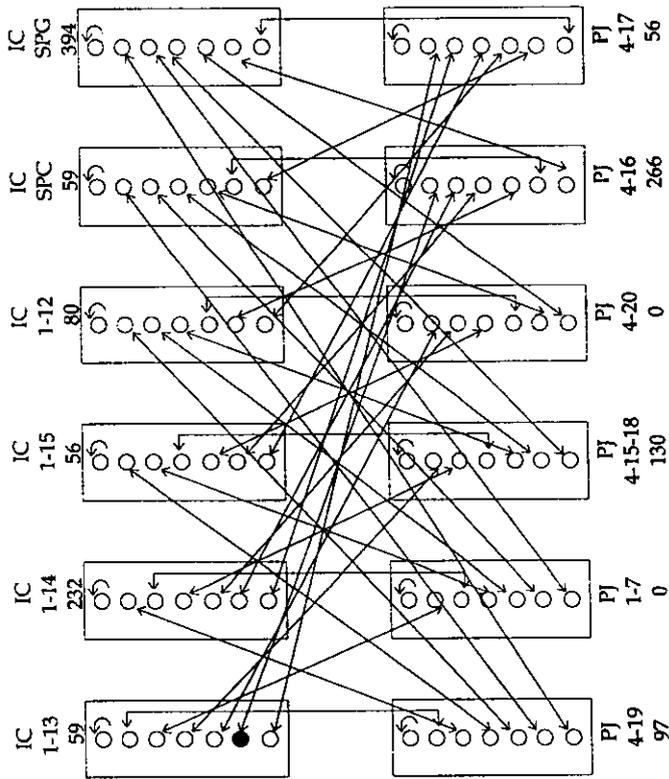
EXPERIMENTO II

Figura 4b. Secuencia de intercambio de injertos piel en *Cnemidophorus rodecki*. Los rectángulos representan un individuo, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○, aceptado; ●, rechazado.



EXPERIMENTO III

Figura 4c. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cnemidophorus rotdecki* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotaron los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. O, aceptado; ●, perdido.



EXPERIMENTO IV

Figura 4d. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cuernidophorus rodecki* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○, aceptado; ●, perdido.

EXPERIMENTO V

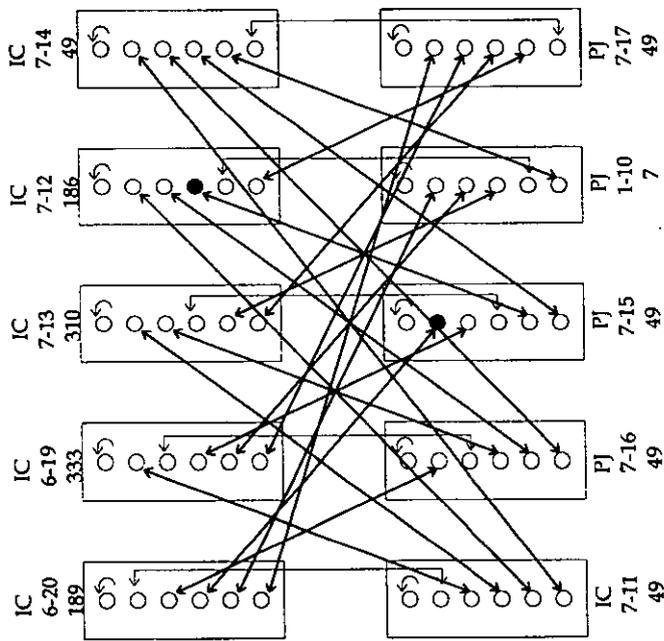


Figura 4e. Secuencia de intercambio de injertos de piel en dos poblaciones de *Cnemidophorus rotecti* de la Península de Yucatán. Los rectángulos representan una lagartija, los círculos los injertos y las flechas indican los injertos recíprocos. Se indica la población a la que pertenece cada individuo (PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy), los dedos cortados permanentemente en cada lagartija y el número de días que sobrevivió cada animal después del experimento. Sólo se anotan los resultados de injertos de individuos que sobrevivieron más de 45 días. ○, aceptado; ●, perdido.

Cuadro 6. Número inicial y resultado de los injertos de piel realizados en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* de la Península de Yucatán.

POBLACIONES EXAMINADAS	TOTAL DE INJERTOS	ANIMALES QUE SE TOMARON EN CUENTA				INJERTOS PERDIDOS	INJERTOS RESTANTES	INJERTOS ACEPTADOS	PORCENTAJE DE ACEPTACIÓN
		TOTAL DE INJERTOS	INJERTOS PERDIDOS	INJERTOS RESTANTES	INJERTOS ACEPTADOS				
AUTOINJERTOS									
PJ	34	19	0	19	0	19	19	100%	
IC	28	24	1	23	1	23	23	100%	
ALOINJERTOS									
INTRA									
PJ vs PJ	38	20	0	20	0	20	20	100%	
IC vs IC	32	28	1	27	1	27	27	100%	
INTER									
PJ vs IC	80	75	6	69	6	69	69	100%	
IC vs PJ	80	49	1	48	1	48	48	100%	
TOTAL	292	215	9	206	9	206	206	100%	

Donde: IC = Isla Contoy, PJ = Puerto Juárez.

CICLO REPRODUCTOR

La hembra más pequeña con folículos vitelogénicos o huevos oviductales midió 59 mm de LHC en la población de Puerto Juárez y 63 mm en Isla Contoy. Tomando como base este hecho, 53 ejemplares en Puerto Juárez y 32 en Isla Contoy fueron adultos.

Las hembras en Puerto Juárez alcanzan un máximo de 69 mm de LHC y son significativamente más pequeñas que las hembras en Isla Contoy, las cuales alcanzan un máximo de 76 mm de LHC [$F = 41.238$, $P < 0.05$]. El tamaño promedio de las hembras en Puerto Juárez es de 63.5 ± 0.3 mm y en Isla Contoy es de 67.4 ± 0.6 mm.

La actividad reproductora en las hembras de Puerto Juárez es marcadamente estacional y está restringida a aproximadamente seis meses en el año. Se encontraron hembras con folículos vitelogénicos y/o huevos oviductales de abril a septiembre, denotando una actividad reproductora de primavera-verano (Fig. 5). Durante esta época, las hembras exhiben una marcada asincronía gonadal, ya que se encontraron simultáneamente los tres estadios reproductores (previtelogénesis, vitelogénesis y gestación).

Durante la primavera, 19% de las hembras fueron previtelogénicas ($n = 7$); 27% fueron vitelogénicas ($n = 10$) y la mayor parte de ellas fueron gestantes (54%; $n = 20$). En el verano, también se encontraron los tres estadios reproductores en las siguientes proporciones: 47% gestantes ($n = 7$), 47% previtelogénicas ($n = 7$) y 6% vitelogénicas ($n = 1$).

De los 22 ejemplares que se recolectaron en la temporada invernal (marzo de 1995 y 1996), sólo uno de ellos era adulto y no mostró indicios de

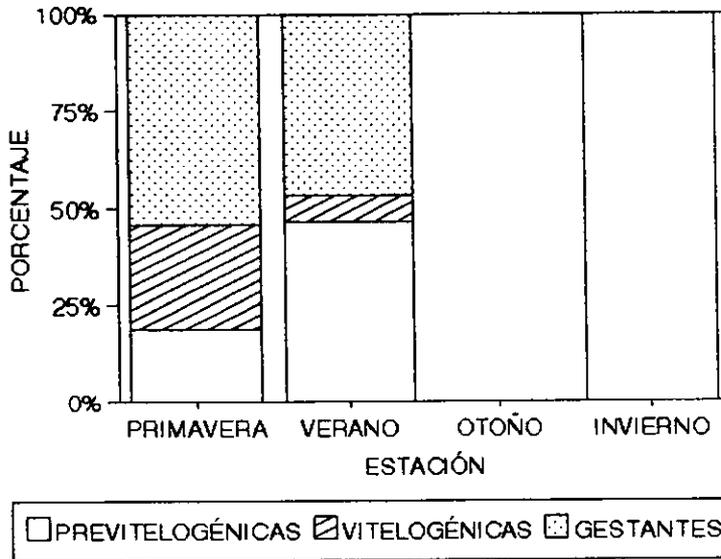


Figura 5. Actividad reproductora estacional en las hembras de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez, Quintana Roo.

actividad reproductora, lo cual se debe a la inactividad de los adultos durante esta temporada (F. Méndez-de la Cruz, datos no publicados).

El tamaño de nidada fue de 2 a 3 huevos ($\bar{x} = 2.1$) y su relación con la LHC de la hembra fue no significativa [$r^2 = 2.7$, $P > 0.05$]. 94% de las hembras tuvieron dos huevos y 6% tuvieron tres huevos (Fig. 7).

Durante junio y julio, cuatro hembras presentaban cuerpos lúteos y folículos vitelogénicos en crecimiento, y una hembra gestante presentó folículos vitelogénicos en crecimiento. Estas observaciones se consideraron como evidencia de una segunda nidada. Estas hembras presentaron longitudes que oscilaron entre 64 y 66 mm.

Las observaciones de campo indican que el proceso de incubación dura de dos meses y medio a tres meses, ya que las primeras crías empezaron a eclosionar hasta julio.

La caracterización de la actividad reproductora en Isla Contoy se dificulta por el bajo número de hembras recolectadas en este sitio. Sin embargo, dicha actividad es esencialmente igual a la descrita para la población de Puerto Juárez. La amplitud del período reproductor es de aproximadamente siete meses en el año, pero a diferencia de la población de Puerto Juárez, la actividad se inicia a finales de invierno (marzo) y culmina en verano (septiembre).

Se encontraron hembras con folículos vitelogénicos y/o huevos oviductales de marzo a septiembre (Fig. 6). Como en la población de Puerto Juárez, durante esta época las hembras exhiben una asincronía gonadal marcada.

Durante la primavera se recolectaron 26 hembras, de las cuales 35% fueron previtelogénicas, 38% fueron vitelogénicas y 30% fueron gestantes. En verano sólo se recolectaron 4 hembras, 75% de las cuales fueron previtelogénicas, con oviductos distendidos y pliegues laterales (evidencia de oviposición reciente) y 25% fue gestante.

En invierno (marzo) se recolectaron 8 hembras y sólo dos fueron adultas, las cuales se encontraron en fases de previtelogénesis y vitelogénesis.

El tamaño de nidada varió de 2 a 4 huevos ($\bar{x} = 2.4$) y tuvo una relación positiva con la LHC de las hembras [$r^2 = 76.42$, $P < 0.05$]. 64% de las hembras tuvieron dos huevos; 32% tuvieron 3 y 4% tuvieron 4 huevos (Fig. 7).

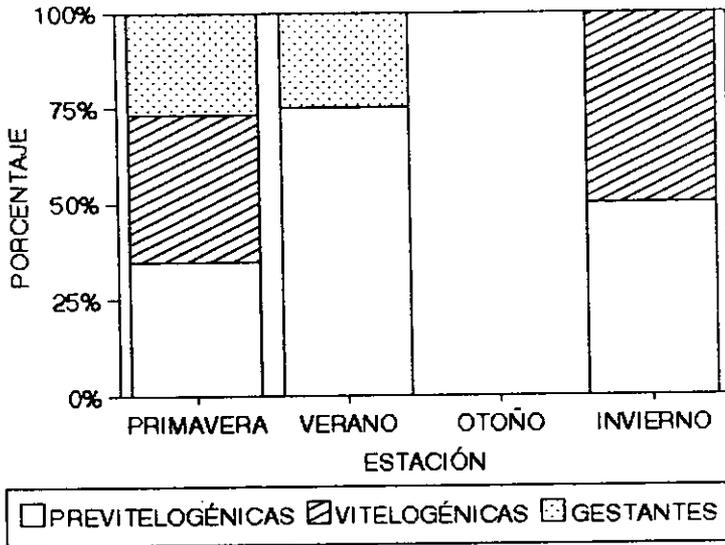


Figura 6. Actividad reproductora estacional en las hembras de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki* en Isla Contoy, Quintana Roo.

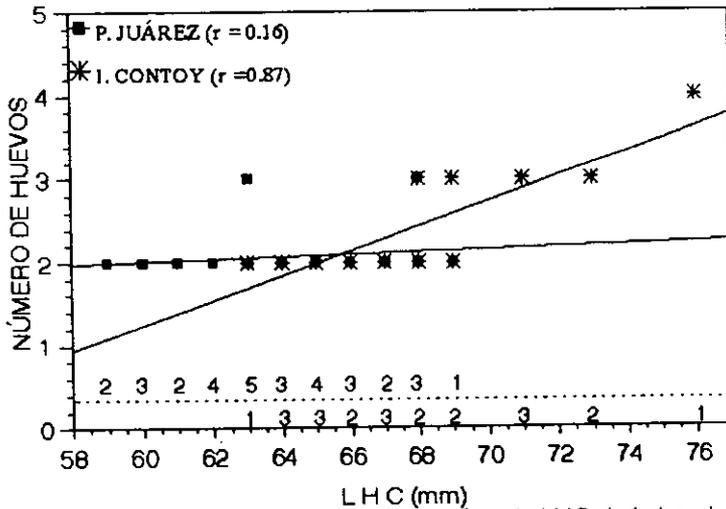


Figura 7. Número de huevos en relación a la LHC de la hembra en dos poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* en Quintana Roo, México. Arriba (P.J) y debajo (I.C) de la línea se señala la n para cada población.

Durante abril y junio cuatro hembras ($n = 3$ y 1 , respectivamente) presentaron cuerpos lúteos y folículos vitelogénicos en crecimiento. Al igual que en la población de Puerto Juárez, estas observaciones se consideraron como evidencia de una segunda nidada. A excepción de una hembra de 63 mm, la LHC de estos ejemplares osciló entre 68 y 73 mm.

Como en la población de Puerto Juárez, el proceso de incubación dura de dos meses y medio a tres meses, sólo que las primeras crías de Isla Contoy empezaron a eclosionar en junio.

DISCUSIÓN

HISTOCOMPATIBILIDAD

El trasplante de tejidos y los datos electroforéticos para peces partenogenéticos del género *Poeciliopsis* obtenidos por Vrijenhoek *et al.* (1977) y Angus (1980) han revelado que el número de clones detectados por el trasplante de tejidos es mucho más alto que el detectado por electroforésis en una relación de 22: 4 respectivamente.

Por lo anterior, se considera que los trasplantes de piel realizados entre las poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* reflejan de manera confiable su variabilidad génica, ya que la técnica resulta ser lo suficientemente sensible para detectar variaciones genéticas mínimas entre poblaciones.

Es importante resaltar que los resultados de los aloinjertos efectuados en *Cnemidophorus rodecki*, son contrastantes cuando se comparan con los xenoinjertos practicados con *C. cozumela* y *C. maslini*, en los cuales el trasplante de piel reveló que el proceso característico entre estas especies es el rechazo, lo cual nos habla de eventos de hibridación separados en la formación de estos *taxa* partenogenéticos.

Homogeneidad genética: implicaciones

El rechazo o aceptación de un trasplante de piel, está en función directa de las propiedades antigénicas presentes en la superficie celular de los individuos involucrados (Abuhteba, 1990).

Típicamente, un trasplante de piel es aceptado cuando establece conexiones vasculares con el individuo receptor, mismas que promueven que

las escamas del injerto conserven su tamaño, forma, color y lustre original (Cuellar y Kluge, 1972; Cuellar, 1976; Cuellar y Wright, 1992).

El rechazo de un trasplante se da como resultado de una respuesta inmune por parte del individuo receptor, hacia moléculas antigénicas presentes en la superficie celular del trasplante, pero ausentes en el individuo receptor. Cuando un injerto es rechazado, sus escamas se melanizan, colapsan y disuelven, a medida que el tejido del hospedero crece y va sustituyendo paulatinamente el trasplante; el tejido nuevo normalmente presenta escamas grandes y de forma irregular (Cuellar y Smart, 1977; Cuellar, 1984; Abuhteba, 1990).

Para el caso de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo, el hecho de que se haya registrado homogeneidad genética intra e interpoblacional de 100%, es indicativo de que los individuos de ambos lugares presentan una homogeneidad genética completa, al menos, en los genes que controlan las moléculas del complejo mayor de histocompatibilidad. Lo anterior, a pesar de que se ha detectado cierta variación en coloración y patrón de las líneas paravertebrales entre los individuos. Una situación similar fue registrada entre poblaciones de *C. maslini*, en donde los individuos muestran homogeneidad genética en prácticamente toda su área de distribución (Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito) y presentan diferencias morfológicas y de coloración (Fritts, 1969; Taylor y Cooley, 1995a, b; Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito).

De acuerdo con Cuellar (1976), la hipótesis del origen monofilético para un determinado taxón partenogénico, puede ser cierta si se demuestra

histocompatibilidad entre poblaciones distanciadas geográficamente. Por lo que los resultados de este estudio, permiten sugerir un sólo origen de la partenogénesis para los individuos de las dos poblaciones estudiadas, *i. e.*, cada individuo de las dos poblaciones, o aún la especie entera, provienen probablemente de una sola hembra ancestral.

De acuerdo a Frost y Wright (1988), los individuos de las dos poblaciones analizadas constituirían dos especies si se demostrara que éstos provienen de distintos huevos (aún dentro de la misma nidada). A este respecto, el hecho de haber encontrado histocompatibilidad de 100% entre los individuos de las dos poblaciones, da fuerte evidencia de que todos ellos provienen del mismo huevo en un único evento de hibridación (en caso de que éste sea su origen) entre *Cnemidophorus angusticeps* y *C. deppii*. Estos resultados apoyan la idea de que los individuos de las dos poblaciones constituyen un mismo linaje y por ende una sola entidad histórica: *i. e.*, una especie.

Los estudios de histocompatibilidad realizados hasta la fecha con lagartijas partenogénicas han revelado que las poblaciones alejadas geográficamente de algunas especies son genéticamente iguales. Maslin (1967) encontró que la mayoría de los morfotipos de *Cnemidophorus tessellatus* son histocompatibles, los injertos son aceptados aún entre poblaciones alejadas 350 km. De manera similar, Cuellar (1977b) y Cordes *et al.* (1990) registraron aceptación permanente de injertos entre poblaciones de *C. neomexicanus* separadas por 270 y 640 km, respectivamente; Hernández-Gallegos *et al.* (manuscrito) en poblaciones de *C. maslini* alejadas 410 km. Estos estudios sugieren un sólo origen de la partenogénesis para estos *taxa*.

Contrariamente a lo que sucede con las especies mencionadas anteriormente, ciertas poblaciones de *Cnemidophorus tessellatus* consisten de clones diploides y triploides (Maslin, 1967). Los diploides rechazan los injertos de los triploides y los triploides aceptan los injertos de los diploides. Un comportamiento similar de aceptación y rechazo fue registrado en *C. velox* (Cuellar, 1977b; Cuellar y Wrigth, 1992). Asimismo, aunque en el complejo *C. laredoensis* los morfotipos LAR-A y LAR-B son diploides, el análisis de histocompatibilidad reveló la existencia de un rechazo total entre las dos formas (Abuhteba, 1990). Estos estudios han llevado a proponer que los distintos clones representan linajes que se originaron independientemente y sugieren que la partenogénesis evolucionó en más de una ocasión en estos lacertilios.

Se ha estudiado poco acerca de los factores que promueven la homogeneidad o heterogeneidad genética en las diferentes especies partenogenéticas. Dos posibles factores, los cuales no son excluyentes, pueden explicar el que los individuos de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez e Isla Contoy, muestren afinidad genética amplia. El primero está vinculado con la edad de origen de la especie y el segundo con el hábitat que se encuentran ocupando sus poblaciones.

Edad de origen de *Cnemidophorus rodecki*

Cuellar (1984) registró porcentajes de aceptación intrapoblacional de 67%, 73%, 74% y 76% e interpoblacional de 31%, 33%, 39%, 46%, 49% y 50% en poblaciones del gecko *Lepidodactylus lugubris* de Hawaii y Polinesia. Este autor menciona que, ya que la mayoría de los individuos que rechazan algunos

injertos también aceptan otros, *L. lugubris* no consiste de diferentes clones originados independientemente. Más bien, la especie entera, o al menos la porción que se extiende desde las Society Islands a Hawaii (4000 km), parece haber derivado de una sola hembra ancestral. De acuerdo al autor, las diferencias observadas dentro y entre poblaciones probablemente pueden estar más relacionadas a mutaciones y selección, que a variantes genéticas producidas por orígenes independientes de la partenogénesis.

Un análisis de histocompatibilidad realizado en el complejo *Cnemidophorus laredoensis* (Abuhteba, 1990) reveló la existencia de cuatro clones diferentes en LAR-B y únicamente dos clones en LAR-A. Es factible pensar que los diferentes clones dentro de cada morfotipo no se originaron de manera independiente. Tomando como base la lentitud del rechazo, la mayoría de los clones, sino es que todos, se pudieron originar vía mutación.

De acuerdo con Cuellar (1984), el grado más alto de similitud genética en *Lepidodactylus lugubris* es de aproximadamente 75% (Kapoho vs Kapoho), sugiriendo un 25% de cambio desde la primera colonización hace aproximadamente unos 1500 años.

Con base en estudios ecológicos (Paulissen *et al.*, 1988; Walker *et al.*, 1990) e inmunológicos (Abuhteba, 1990), se piensa que el complejo LAR-B pudo haberse originado más tempranamente que el complejo LAR-A. En primer lugar, el complejo LAR-B posee una distribución mucho más amplia que el complejo LAR-A. En segundo lugar, la histocompatibilidad reveló que la diversidad clonal es mayor en el complejo LAR-B. La edad exacta de ambos complejos es desconocida.

Lo anterior sugiere que la edad de origen de los *taxa* partenogenéticos puede ser un factor importante para que algún mecanismo evolutivo, como la mutación, promueva diferenciación genética entre los individuos. A este respecto, el análisis del ADN mitocondrial realizado en las especies del complejo *Cnemidophorus cozumela* sugiere un origen relativamente reciente de la partenogénesis para estos lacertilios (Moritz *et al.*, 1992a), posiblemente del orden de cientos, más que de miles o millones de años (Moritz *et al.*, 1992b). Si en verdad el origen de estos *taxa* es reciente, esto podría explicar la homogeneidad genética entre las poblaciones analizadas de *C. rodecki*, si se piensa en que en este lacertilio no han ocurrido mutaciones, al menos, en los genes que controlan las moléculas del complejo mayor de histocompatibilidad, que produjeran cierta diferenciación genética entre los individuos.

Resulta difícil poder establecer la edad de origen de las diferentes especies de los complejos partenogenéticos, debido a que la evidencia disponible en ocasiones puede ser controversial. La evidencia molecular y biogeográfica del complejo *Cnemidophorus cozumela* puede ser un ejemplo en este sentido.

Como se mencionó anteriormente, el análisis de ADN mitocondrial de Moritz *et al.* (1992a) sugiere un origen reciente para las especies del complejo *Cnemidophorus cozumela*. Los autores no indican cuál de las tres partenofórmulas fue la que se originó primero; sin embargo, la magnitud de divergencia en el ADN mitocondrial de 0.2% entre *C. cozumela* - *C. maslini* y *C. angusticeps* y de 0.5% entre *C. rodecki* y *C. angusticeps*, sugiere que *C. rodecki* evolucionó más

tempranamente que las otras dos especies partenogenéticas del complejo, asumiendo evidentemente tasas de mutación similares en las tres especies.

Por otro lado, retomando la propuesta de Abuhteba (1990), que sugiere que el complejo LAR-B se originó más tempranamente que el complejo LAR-A, debido a su mayor divergencia interclonal y su distribución amplia, podríamos pensar que *Cnemidophorus maslini* evolucionó más tempranamente que *C. rodecki*, debido a la amplia distribución que exhibe *C. maslini* en la Península de Yucatán, en comparación con la distribución tan restringida de *C. rodecki* en el noreste de Quintana Roo. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en LAR-B (Abuhteba, 1990), *C. maslini* exhibe un sólo clon y las poblaciones estudiadas, que cubren gran parte de la distribución de este lacertilio, muestran homogeneidad genética (Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito).

No existe evidencia que indique que el complejo *Cnemidophorus cozumela* no es de origen reciente. La evidencia biogeográfica podría en cierta medida ser engañosa si se demostrara que *Cnemidophorus maslini* y *C. rodecki* exhiben marcadas diferencias ecológicas, conductuales y de hábitat, que han permitido a *C. maslini* colonizar, al menos en el mismo tiempo, un área mayor en la Península de Yucatán. Las ligeras descripciones que existen en este sentido sugieren que este puede ser el caso (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Lee, 1996). Asimismo, observaciones personales indican que los individuos de *C. rodecki* y *C. cozumela* presentan pequeñas áreas de actividad, comparadas con las de otras *Cnemidophorus* del norte del país (Cuellar, 1993). Se desconocen cuan grandes pueden ser las áreas de actividad en *C. maslini*.

Hábitat ocupado por *Cnemidophorus rodecki*

El que exista homogeneidad genética o no entre diferentes poblaciones de una especie partenogenética parece estar en función del tipo de hábitat que están ocupando éstas. Cuellar (1976) asume que existe una correlación entre la uniformidad genética y uniformidad ambiental.

Cnemidophorus neomexicanus muestra una marcada histocompatibilidad entre poblaciones y ellas ocupan hábitats uniformes en toda su área de distribución a lo largo del Río Grande en Nuevo México (Cuellar, 1976). Asimismo, *C. maslini* exhibe isogenicidad y sus poblaciones ocupan playas, con vegetación halófila, de características similares en prácticamente toda su área de distribución en la Península de Yucatán (Hernández-Gallegos *et al.*, manuscrito). Por otro lado, las poblaciones de *C. velox* se encuentran ocupando diversos hábitats en Utah, Colorado y Nuevo México, los estudios de histocompatibilidad han demostrado la existencia de varios clones en este taxón, los cuales aparentemente han evolucionado en respuesta a sus diferentes ambientes (Cuellar, 1976).

En el caso de *Cnemidophorus rodecki*, si bien no se ha realizado una caracterización sistemática de los ambientes en donde ocurre este lacertilio, los hábitats en donde se presentan los individuos de las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Contoy son similares. Consisten de playas arenosas (principalmente) y abiertas con vegetación halófila de poca cobertura, en las cuales prevalece insolación alta (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Lee, 1996). Probablemente la aparente similaridad macroambiental de las playas que ocupa este lacertilio, al igual que las playas ocupadas por *C. maslini* y los hábitats

ribereños ocupados por *C. neomexicanus*, no permiten la evolución de diferencias genéticas que pudieran surgir en sitios más heterogéneos.

CICLO REPRODUCTOR

Período de actividad reproductora

La actividad reproductora en las especies de *Cnemidophorus* de zonas templadas (gonocóricas o partenogenéticas), es invariablemente estacional y está restringida a un período relativamente corto durante la primavera y el verano (Hulse, 1981; Routman y Hulse, 1984). La duración del período reproductor puede ser de cinco meses o menos, como en *C. tigris* (McCoy y Hoddenbach, 1966), *C. hyperythrus* (Bostic, 1966), *C. sonorae* (Routman y Hulse, 1984), *C. gularis* (Ballinger y Schrank, 1972) y *C. ocellifer* (Cruz, 1996). En regiones tropicales, la actividad reproductora puede ser continua como en *C. lemniscatus* (León y Cova, 1973) y *C. ocellifer* (Vitt, 1983) o estacional como en *C. cozumela* (Manríquez-Morán, *et al.*, 1997).

Como en otras especies de *Cnemidophorus*, los individuos de la lagartija partenogenética *C. rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, exhiben un patrón reproductor estacional (esencialmente similar en las dos poblaciones), restringido a aproximadamente entre seis y siete meses en el año, durante las estaciones de primavera y verano básicamente. En el continente, las hembras inician su período reproductor en abril y terminan en septiembre, mientras que en la isla, la actividad reproductora se inicia en marzo y parece culminar también en septiembre.

La actividad reproductora de primavera-verano de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez e Isla Contoy, es similar a la de *C. cozumela* (Manríquez-Morán *et al.*, 1997), pero difiere de la de otras especies del Caribe como *C. arubensis* (Schall, 1983) y *C. murinus*, en donde la actividad reproductora es continua (Dearing y Schall, 1994).

La temporada otoño-invierno (con sus implicaciones climatológicas y bióticas), parece actuar como un factor limitante en la duración de la temporada reproductora en teiidos de regiones templadas. Los adultos a menudo cesan su actividad y entran en un período de hibernación a finales de agosto, mientras que los jóvenes permanecen activos por más tiempo (Parker, 1972; Goldberg, 1976; Routman y Hulse, 1984). En regiones tropicales, no sólo la precipitación (Magnusson, 1987; Colli, 1991; Vitt y Colli, 1994) y el fotoperíodo (Rodríguez-Ramírez y Lewis, 1991) son los factores que determinan la duración de la temporada reproductora. En estos ambientes, la duración del período reproductor parece también estar en función del tiempo disponible para el forrajeo y/o de condiciones ambientales favorables para la oviposición (Vitt y Breitenbach, 1993). Aunque algunas especies pueden no mostrar una correlación entre el ciclo reproductor y los factores ambientales, a pesar de que exista estacionalidad (Simmons, 1975).

Los resultados de este estudio y las observaciones de campo, indican que el período de actividad reproductora de *Cnemidophorus rodecki*, en Puerto Juárez e Isla Contoy, está directamente relacionada con la actividad de los individuos adultos durante el año. Durante el otoño e invierno las hembras adultas no están activas. El hecho de que se manifieste una actividad de seis o siete meses,

no parece estar relacionado con sequías extremas como ocurre en otras especies tropicales de *Cnemidophorus* (Vitt y Breitenbach, 1993).

Cnemidophorus rodecki, al igual que las otras especies partenogenéticas del complejo *C. cozumela*, habita exclusivamente en playas arenosas y la vegetación halófila constituye su único refugio (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Lee, 1996). Debido al tipo particular de hábitat en donde se encuentran, es posible que la actividad de las hembras adultas se encuentre influenciada, por los vientos periódicos ("nortes"), que hacen descender fuertemente la temperatura y aportan precipitación alta y tal vez en menor grado por la dinámica de huracanes y tormentas tropicales que se presentan en la zona (Fig. 8).

Se ha visto que los vientos periódicos conocidos como "nortes" provenientes de Canadá, ocasionan perturbaciones meteorológicas en la parte norte de Quintana Roo, con fuertes vientos y marejadas durante otoño e invierno (Escobar-Nava, 1981). Esto evidentemente trae como consecuencia temperaturas relativamente más bajas, lluvias y por ende, días de poco sol durante esta temporada, que podrían impedir la actividad de los individuos, principalmente de los adultos.

Es un hecho que los teiidos realizan sus actividades a temperaturas corporales relativamente altas (promedio = 40.5 °C; Brattstrom, 1965). Las temperaturas más bajas durante el otoño e invierno dan menos tiempo a los individuos de *Cnemidophorus rodecki* para alcanzar las temperaturas necesarias para sus actividades diarias (termorregulación, forrajeo, etc.). Además, las lluvias provocadas por los "nortes" promueven que existan menos días con sol. Es bien conocido que los individuos más grandes se calientan más lentamente

que los más pequeños (Censky, 1995). Es posible que estos factores combinados: temperaturas bajas, días de poco sol y requerimiento de temperaturas corporales relativamente altas, puedan promover que las lagartijas más grandes no estén activas durante esta temporada. De hecho, a mediados de noviembre de 1997 se efectuó una visita a los sitios de estudio, la cual coincidió precisamente con un período de diez días de lluvias intermitentes y temperaturas bajas provocadas por un "norte", lo cual impidió observar y recolectar ejemplares.

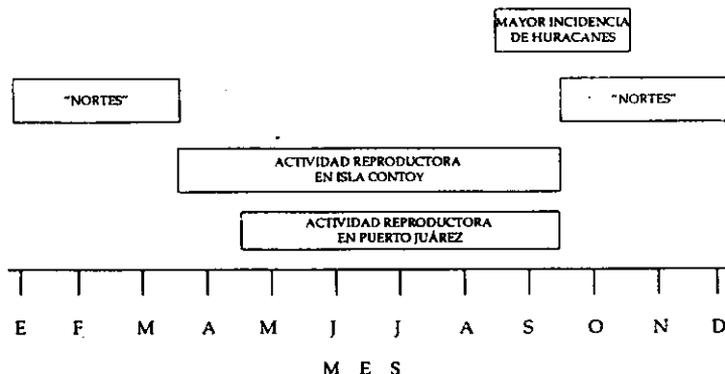


Figura 8. Período de actividad reproductora en dos poblaciones de la lagartija partenogenética, *Cnemidophorus rodecki* en el noreste de Quintana Roo. Se indican las temporadas de "nortes" y huracanes.

Un comportamiento similar de actividad de los adultos en relación con los factores ambientales fue observada en *Ameiva plei* (Censky, 1995). Este mecanismo de disminución de la actividad durante el otoño e invierno se contrapone con lo que sucede en otras especies del Caribe, en donde existe poca variación en la temperatura durante el año y las especies de *Cnemidophorus*

pueden sostener una actividad y período reproductor continuos (Dearing y Schall, 1994).

El noreste de la Península de Yucatán, donde se ubican las áreas de estudio, es la zona en donde más frecuentemente tocan tierra los huracanes; un total de 29 impactos del año 1871 a 1995 (Escobar-Nava, 1981). Aunque tales fenómenos puedan ocurrir a principios de junio o julio y hasta finales de noviembre, 77% de ellos se han presentado durante agosto, septiembre y octubre, época en la cual los individuos adultos en ambas poblaciones empiezan a disminuir su número y actividad.

De acuerdo con Escobar-Nava (1981) y Hernández-Gallegos *et al.* (manuscrito), este tipo de fenómenos remueven grandes cantidades de arena de las playas y su vegetación. Debemos tener presente que estos hechos son eventuales ya que no se presentan cada año, por lo que se pueden catalogar como impredecibles. Por lo anterior, los individuos que sean capaces de responder a esta dinámica de fluctuaciones azarosas en la disponibilidad de un ambiente físico para llevar a cabo sus actividades, tendrán una ventaja en minimizar la pérdida de energía en la búsqueda de alimento para el mantenimiento y/o reproducción.

Por otro lado, durante el período reproductor las hembras de Puerto Juárez e Isla Contoy manifiestan una asincronía ovárica marcada (*i. e.*, se pueden encontrar hembras inactivas, vitelogénicas y gestantes en la misma estación), debido probablemente a que las hembras maduran en momentos diferentes por la época en que nacieron. El hecho de que se hayan encontrado hembras inactivas durante el período reproductor puede ser debido a que

ciertas hembras que producen una segunda camada, pueden tener un período de quiescencia entre camadas. Si estas hembras fueron colectadas durante su período de quiescencia, es lógico que hayan estado inactivas. Otra posibilidad es que una hembra alcance la madurez sexual cuando la estación reproductora ha iniciado, produzca una sola camada y a finales de la estación aparezca como un adulto inactivo.

Finalmente, si bien la extensión del período reproductor en ambas poblaciones es de alrededor de 6 a 7 meses, existe un ligero desfase de un mes en el inicio. Dicho desfase puede traer ciertas repercusiones en el crecimiento de los individuos y por tanto en la consecución de la madurez sexual. En Puerto Juárez las crías empiezan a eclosionar en julio, mientras que en Isla Contoy comienzan a aparecer en junio. Lo anterior, podría conferirle ciertas ventajas a las primeras crías en Isla Contoy, que aprovechan la época más calurosa para obtener ciertos beneficios de crecimiento (Andrews *et al.*, 1997). Este hecho bien podría explicar el que las hembras en Isla Contoy alcancen tallas mayores respecto a las hembras en Puerto Juárez.

Tamaño de nidada

Varios estudios con teídos tropicales han demostrado que ciertas características de historia de vida, como el tamaño de nidada, varían dentro (Ballinger, 1977) y entre poblaciones (Vitt, 1982; Magnusson, 1987; Colli, 1991; Vitt y Colli, 1994). Este hecho ha llevado a proponer que la variación en estas características puede ser resultado de adaptaciones a condiciones locales de

precipitación y disponibilidad de alimento, mismas que pueden influir directa o indirectamente en la intensidad reproductora (Duvall *et al.*, 1982; Colli, 1991).

El tamaño de nidada en *Cnemidophorus* es relativamente bajo (Vitt y Breitenbach, 1993) y varía desde 1 en especies como *C. arubensis* (Schall, 1983) y *C. murinus* (Dearing y Schall, 1994), hasta 5.9 en especies como *C. sacki* (Walker, 1981). El tamaño de nidada en las lagartijas de este género típicamente aumenta con el tamaño de las hembras, *i. e.* las especies más grandes tienden a incrementar el tamaño de nidada (Schall, 1978, 1981; Vitt, 1983).

Como en otros *Cnemidophorus* del Caribe (Schall, 1983; Dearing y Schall, 1994; Manríquez-Morán *et al.*, 1997), las poblaciones de *C. rodecki* exhiben tamaños de nidada relativamente bajos, que se ajustan al comportamiento típico descrito para los lacertilios de este género (Fig. 9), y exhiben valores promedio de tamaño de nidada semejantes a otros *Cnemidophorus* de talla similar (León y Cova, 1973; Schall, 1978, 1983; Vitt, 1983; Manríquez-Morán *et al.*, 1997). Sin embargo, existen algunas características peculiares y diferencias en las poblaciones estudiadas.

En prácticamente todas las especies de *Cnemidophorus* estudiadas, algunas hembras tienen un solo huevo, independientemente del ambiente (templado-tropical), tamaño corporal (pequeño-grande) y modo sexual de reproducción (gonocórica-partenogenética) (ver revisión de Vitt y Breitenbach, 1993). Es intrigante el hecho de que *C. rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, sea una excepción a este patrón general. Las hembras en ambas poblaciones producen al menos dos huevos en cada evento reproductor. Es difícil precisar la ventaja que podría conferir este fenómeno y la razón por la cual se presenta.

En la población de Isla Contoy, el tamaño de nidada se incrementa con el tamaño de la hembra, como sucede en general en las lagartijas (Tinkle *et al.*, 1970), incluyendo las del género *Cnemidophorus* (Vitt y Breitenbach, 1993). Sin embargo, la población de Puerto Juárez presenta un tamaño de nidada "fijo", ya que 94% de las hembras producen dos huevos. Una situación similar fue registrada en otras especies del Caribe (*C. arubensis*, Schall, 1983; *C. murinus*,

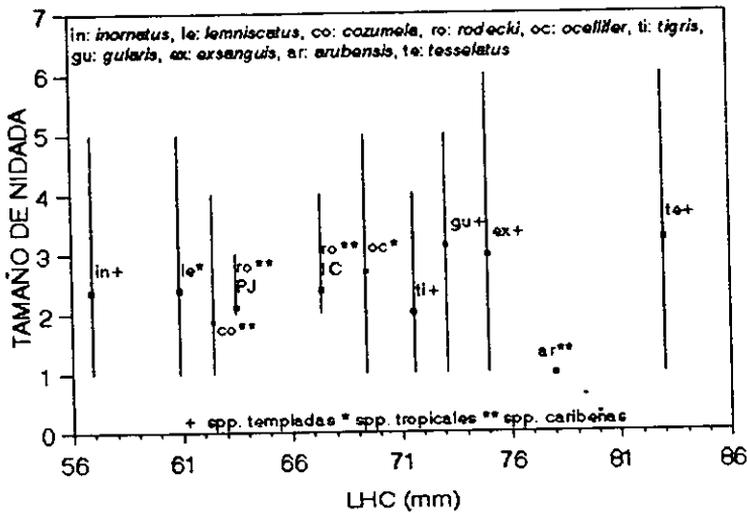


Figura 9. Tamaño de nidada en relación a la LHC para *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez (PJ) e Isla Contoy (IC) y otras 9 especies de *Cnemidophorus* (templadas y tropicales).

Dearing y Schall, 1994). Estas especies tienen un tamaño de nidada "fijo", pero a diferencia de *C. rodecki* en Puerto Juárez, las hembras producen típicamente un solo huevo muy grande. La razón por la que se produce un solo huevo en estas especies parece estar relacionada principalmente con sus hábitos herbívoros (Schall, 1983; Dearing y Schall, 1994) y a fenómenos de selección dependientes de la densidad (Schall, 1983).

El tamaño de nidada "fijo" de las hembras de Puerto Juárez no parece relacionarse con sus hábitos alimentarios, a diferencia de la herbivoría registrada en otras especies del Caribe (Schall, 1983; Dearing y Schall, 1994). Observaciones de campo indican que *Cnemidophorus rodecki* es un especie insectívora.

El tamaño de nidada invariable, o "fijo", ha evolucionado más de 20 veces en lagartijas. Este fenómeno ha sido asociado con un pequeño tamaño corporal, poca variación en el tamaño corporal de los adultos y pequeño tamaño de nidada (Shine y Greer, 1991). El tamaño de nidada "fijo" en Puerto Juárez parece relacionarse con la variación en el tamaño corporal de las hembras. Las hembras en Puerto Juárez alcanzan la madurez sexual a los 59 mm y cesan su crecimiento alrededor de los 69 mm de LHC, mientras que las hembras en Isla Contoy la madurez sexual se alcanza a los 63 mm y el crecimiento parece cesar a los 76 mm de LHC. Las dos hembras que tuvieron tres huevos en Puerto Juárez tenían una longitud de 63 y 68 mm, y es precisamente entre los 68 y 69 mm de LHC cuando las hembras en Isla Contoy empiezan a producir tres huevos (Fig. 7). Si las hembras en Puerto Juárez alcanzaran tamaños más grandes, posiblemente el tamaño de nidada pudiera estar relacionado con el tamaño corporal de la hembra como sucede en Isla Contoy.

Las hembras que tienen tamaños de nidada constantes o "fijos" pueden compensar este hecho por dejar huevos más grandes o incrementar la frecuencia reproductora (Doughty, 1997). Es evidente que las hembras de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez producen huevos relativamente pesados

para su peso corporal de 6 gramos (Fig. 10), cuando se compara con hembras de otras especies de *Cnemidophorus* que pesan en promedio 15 gramos como *C. tessellatus* (Schall, 1978).

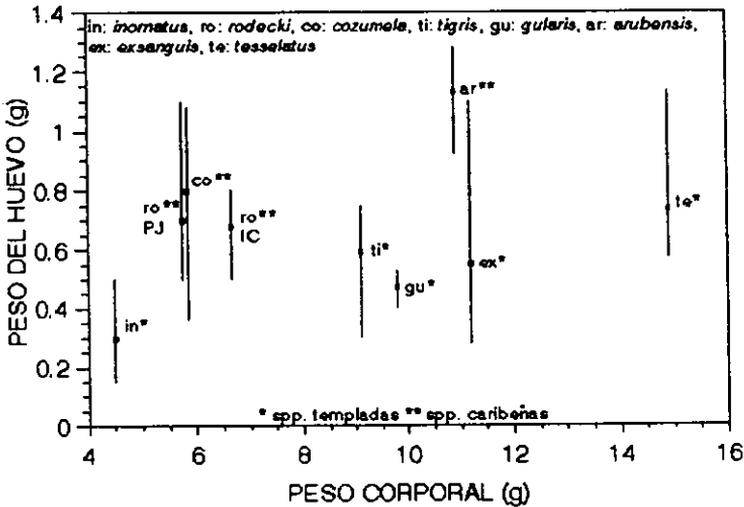


Figura 10. Peso promedio del huevo en relación al peso corporal de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez (PJ) e Isla Contoy (IC) y otras 7 especies de *Cnemidophorus*.

Nidadas por año

En las lagartijas partenogénicas que se han estudiado, pueden presentarse una (Medica, 1967; Martori y Aun, 1993) dos (Medica, 1967; Cuellar, 1971, 1984) ó tres nidadas por año (Routman y Hulse, 1984; Manríquez-Morán *et al.*, 1997).

Vitt y Breitenbach (1993) sugirieron que el número de nidadas parece estar asociado con la longitud de la temporada de reproducción. Esta aseveración ha sido corroborada en *Cnemidophorus tigris* (McCoy y

Hoddenbach, 1966), *C. ocellifer* (Vitt, 1983), *C. t. gracilis* y *C. t. septentrionalis* (Taylor *et al.*, 1992). Por otro lado, también se ha sugerido que la intensidad en el esfuerzo reproductor (*i. e.*, frecuencia de camada) puede ser una adaptación a condiciones locales de precipitación y disponibilidad de alimento (Duvall *et al.*, 1982; Colli, 1991), aunque es posible que la partenogénesis pueda promover que ocurran periodos más cortos entre nidadas, que permitan producir más nidadas que las especies gonocóricas (Manríquez-Morán *et al.*, 1997).

La propuesta de Vitt y Breitenbach (1993) es factible, sin embargo, debe tomarse con mucha precaución, ya que la duración del período reproductor podría no explicar adecuadamente la frecuencia de nidada en otras especies. En *Ameiva plei* la temporada reproductora es la misma en las dos islas que se estudiaron, sólo que las hembras en Anguilla Island producen múltiples nidadas, mientras que en Dog Island no existe evidencia que indique que las hembras produzcan una segunda camada (Censky, 1995). De acuerdo con el autor, la cantidad reducida de alimento parece limitar el crecimiento y el número de nidadas en *A. plei* en Dog Island.

Si consideramos únicamente la extensión del período reproductor, podemos pensar que las hembras de Puerto Juárez e Isla Contoy pueden presentar el mismo número de camadas por estación, ya que las hembras en ambas poblaciones exhiben esencialmente la misma duración en el período reproductor. De hecho, Andrews y Rand (1974) sugieren que las hembras en ambientes insulares pueden tener el mismo número de camadas que sus contrapartes en el continente.

En ambas poblaciones, observaciones de laboratorio indican que las hembras llevan a cabo cada evento reproductor (*i. e.*, vitelogénesis, gestación y oviposición), en un tiempo que oscila entre 25 y 30 días. Este período es similar al observado en el campo en otras especies partenogénicas de *Cnemidophorus* (Cuellar, 1984; Routman y Hulse, 1984; Martori y Aun, 1993).

Con la información actual, resulta difícil inferir el número máximo de nidadas que presentan las hembras en cada población y el efecto que pudiera tener la diferencia en el tamaño de las hembras adultas, ya que en Puerto Juárez las hembras son significativamente más pequeñas que en Isla Contoy (63.5 mm vs. 67.4 mm, respectivamente). Lo que se ha registrado en ambas poblaciones, es que hembras gestantes a punto de ovipositar o que ya han ovipositado con cuerpos lúteos, poseen además folículos vitelogénicos en crecimiento, siendo más grandes en el último caso. Esto nos lleva a pensar que en ambas poblaciones el número mínimo de nidadas que producen la mayoría de las hembras es de dos. Ahora bien, el hecho de que en Puerto Juárez se hayan encontrado hembras con evidencia de una nidada anterior durante junio y julio y en Isla Contoy durante abril y junio, puede tomarse como indicativo de que pudieran presentarse hasta tres nidadas, ya que la temporada reproductora culmina alrededor de agosto o septiembre, restando tiempo a las hembras para producir más nidadas. Considerando lo anterior, se puede sugerir que en ambas poblaciones las hembras pueden producir nidadas múltiples por estación reproductora.

Efecto del tipo de ambiente

La variación en las características de historia de vida intra e interespecíficas en las especies del género *Cnemidophorus*, ha sido atribuida a diferencias en el tipo de hábitat, patrones de precipitación, tipo de ambiente, tamaño corporal y modo reproductor (Vitt y Breitenbach, 1993).

Las investigaciones realizadas tanto en ambientes continentales como insulares indican que las lagartijas en el continente tienen competidores y depredadores numerosos, en comparación con los que se encuentran en las islas (Rand, 1961; MacArthur y Wilson, 1967; Schwartz y Thomas, 1975; Case, 1975; Andrews, 1979). Estas diferencias provocan que los organismos canalicen su energía disponible de una manera diferente (ver Cuadro 1).

Un primer ejemplo de lo anterior se encuentra en el trabajo de Andrews (1979). En este estudio se demostró que la densidad poblacional de las lagartijas del género *Anolis* (de igual tamaño, pero de especies diferentes) en las islas del Caribe y en el continente en América Central, son dos a cuatro veces más grandes en las especies insulares del Caribe. Las poblaciones insulares están limitadas por el alimento, mientras que en el continente las especies tienen tres veces más recursos alimentarios. La mortalidad es mucho más alta en el continente, por ende la depredación probablemente es mucho más elevada en este sitio. Las lagartijas en ambas áreas maduran a la misma talla, pero en el continente tienen la mitad de edad. Esta diferencia es debida a la disponibilidad de alimento, lo cual provoca que los *Anolis* de las islas crezcan más lentamente. La limitación de energía ha provocado que los *Anolis* de las islas expresen un esfuerzo reproductor bajo. Por lo tanto, la baja disponibilidad de presas

produce un efecto en la edad de madurez sexual y en la inversión reproductora, componentes importantes dentro de la historia de vida de los animales.

En otra comparación, en el género *Sauromalus*, los individuos de las islas tienen densidades más altas en relación a sus congéneres del continente (Case, 1982), además, en las islas las especies son dos veces más grandes. Como en *Anolis*, los *Sauromalus* en las islas están limitados por el alimento, lo cual lo compensan alimentándose por períodos de tiempo largos en una gran variedad de lugares. En ambos ambientes se invierte la misma energía en cada cría, pero en las islas las especies se reproducen menos frecuentemente. En estas especies, el gran tamaño parece ser una respuesta a la disponibilidad baja de alimento y a la depredación.

En el presente estudio se contemplaron algunas características de historia de vida de *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo. Las hembras de *C. rodecki* en el continente maduran más tempranamente, a los 59 mm de LHC, mientras en la isla las hembras maduran a los 63 mm de LHC. El tamaño de las hembras adultas indica que en el continente son significativamente más pequeñas que en la isla (63.5 ± 0.3 mm vs. 67.4 ± 0.6 mm). Estos resultados indican que la madurez y el tamaño de las hembras adultas, aparentemente se ajustan a lo que anteriormente se había registrado en otras lagartijas de los géneros *Anolis* (Andrews, 1979) y *Sauromalus* (Case, 1982).

Los individuos de un ambiente en donde el alimento es limitante, alcanzan la madurez sexual más tardíamente, debido principalmente a su baja tasa de crecimiento, y adquieren un tamaño corporal mucho mayor que les confiere un mayor territorio que les ofrezca mayores recursos (Andrews, 1979).

Por otro lado, dado que en el continente el riesgo de depredación es más alto debido al mayor número de depredadores, los atributos que maximicen la reproducción presente serán favorecidos por la selección, dado que la oportunidad de la reproducción futura es pequeña (Rand, 1961; MacArthur y Wilson, 1967; Schwartz y Thomas, 1975; Case, 1975 ; Andrews, 1979).

Si bien no se ha realizado un estudio acerca de la cantidad y clase de alimento disponible que existe en ambos ambientes, la cantidad de grasa almacenada en las hembras de Isla Contoy durante la temporada reproductora (cuando las hembras adultas están activas), se presenta en cantidades mínimas (1%), ó bien puede estar ausente en muchas de ellas, tal y como ocurre en el continente. Aparentemente, el alimento que las hembras consumen no es almacenado y lo canalizan casi de manera inmediata hacia diferentes actividades (p. ej. mantenimiento somático, crecimiento, reproducción, etc.). Lo anterior, podría sugerir que en Isla Contoy la cantidad de alimento disponible para las hembras no está limitado. El que se alcancen tallas más grandes en este ambiente, podría estar más en relación con el inicio de la actividad reproductora de las hembras, que repercute en la época en que ocurren las primeras eclosiones de las crías, quienes al haber nacido un mes antes, pueden obtener un mayor crecimiento.

Por otro lado, una evidencia que se ha utilizado como indicativa de presión de depredación en lagartijas ha sido la frecuencia de colas rotas (Tinkle y Ballinger, 1972; Parker y Pianka, 1973; Vitt y Ohmart, 1977). Es intrigante el hecho de que en la población de Isla Contoy las hembras presenten un porcentaje mucho más elevado de colas rotas (45.3%), en relación al que se

presenta en la población de Puerto Juárez (29.2%). Contrariamente a lo que se había registrado, lo anterior podría indicar que la depredación no es más elevada en el continente. Debido a que la ruptura de las colas puede ser resultado de otras causas, como defensa del territorio, competencia, etc., estos datos deben tomarse con mucha precaución (Schoener, 1979; Vitt, 1983). Sin embargo, las observaciones de campo y principalmente las de laboratorio indican que las hembras de *Cnemidophorus rodecki* no presentan agresiones entre ellas. De hecho, para los experimentos de histocompatibilidad, hubo ocasiones en las que se mantuvieron en cautiverio varios individuos en un solo terrario sin que se observaran comportamientos agresivos. Esto contrasta con lo que ocurre en *C. cozumela* y *C. maslini*, cuyas hembras mostraban comportamientos agresivos e inclusive, varios individuos, principalmente jóvenes, murieron debido a estas interacciones.

De acuerdo con las predicciones teóricas, la energía destinada a la reproducción en las hembras de las islas parece estar limitada (Andrews, 1979), por lo que manifiestan un bajo esfuerzo reproductor. En relación a esto, se detectó que el peso promedio de los huevos entre ambas poblaciones no difiere estadísticamente [$F = 0.469$; g. l. = 1, 55 ; $P < 0.05$] y es ligeramente más alto en la población de Puerto Juárez ($\bar{x} = 0.7 \pm 0.02$) en relación a la población de Isla Contoy ($\bar{x} = 0.68 \pm 0.01$). En este caso podemos manifestar que las hembras en las dos poblaciones están invirtiendo la misma energía en la producción de crías, tal y como lo indica el peso de huevos (Fig. 8).

Los resultados de este estudio podrían considerarse controversiales en relación a las predicciones de historia de vida que se tienen para los organismos

que viven en ambientes continentales e insulares. Aún se pueden formular varias preguntas, como: ¿ En Isla Contoy el recurso alimentario es una limitante para el crecimiento, reproducción y madurez sexual de las hembras ? y ¿ El número de depredadores y por ende el riesgo de depredación es menor en este ambiente ?.

Mucha de la información necesaria para evaluar confiablemente estas interrogantes es necesaria y se obtendría de estudios poblacionales, de hábitos alimentarios y de caracterización del hábitat que ocupa *Cnemidophorus rodecki* en ambos sitios.

Influencia de la partenogénesis

Los estudios comparativos realizados entre lagartijas partenogenéticas y gonocóricas indican que es incierta la influencia de esta forma de reproducción clonal sobre ciertas características reproductoras. Mientras que algunos estudios han establecido que efectivamente la partenogénesis puede afectar el tamaño y frecuencia de nidada por estación reproductora, el tamaño de huevos, la masa relativa de nidada y el esfuerzo reproductor, características que se encuentran moldeando parte de la historia de vida en lagartijas (Congdon *et al.*, 1978, 1981), otros estudios han sugerido que la partenogénesis no influye en estos atributos reproductores (Schall, 1978, 1981). Recientemente se concluyó que la partenogénesis no afecta las características reproductoras, como el tamaño y frecuencia de nidada (Vitt y Breitenbach, 1993).

En este estudio no hubo variabilidad en cuanto al modo sexual de reproducción, ya que tanto en Puerto Juárez como en Isla Contoy las hembras

son partenogénicas y, de acuerdo a los trasplantes de piel, genéticamente iguales.

Es claro que algunas de las características analizadas, como la madurez sexual y el tamaño de los individuos adultos en las dos poblaciones analizadas, exhiben tendencias aparentemente similares a las que se han encontrado en individuos de especies gonocóricas que habitan ambientes continentales e insulares, en donde existe variabilidad genética y los mecanismos evolutivos pueden operar.

Hay que tener en cuenta que la variación de las características de historia de vida observadas en un grupo de poblaciones puede surgir por factores genéticos y por factores no genéticos. Las diferencias en las historias de vida ocasionadas por factores no genéticos entre poblaciones, resultan de respuestas fenotípicas plásticas a condiciones ambientales locales que alteran el tiempo individual y el presupuesto energético. Por lo que puede considerarse que en realidad las diferencias observadas entre las poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* "tendrían" que ser resultado de diferencias ambientales (particularmente a nivel microambiental), que aparentemente no influyen en la genética de los individuos. Esto es claro, pero surge otra pregunta, ¿Por qué existe tal paralelismo de características de historia de vida entre las especies gonocóricas y partenogénicas, que habitan ambientes continentales e insulares?.

CONCLUSIONES

1. El análisis de histocompatibilidad en los individuos de *Cnemidophorus rodecki* de Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo, indica la existencia de una amplia homogeneidad genética intra e interpoblacional en esta especie.
2. La histocompatibilidad registrada en los individuos de las poblaciones analizadas, sugiere la existencia de un solo clon y de un origen único de la partenogénesis para *Cnemidophorus rodecki*.
3. Las hembras en Puerto Juárez alcanzan la madurez sexual a los 59 mm y son significativamente más pequeñas que las de Isla Contoy, las cuales maduran a los 63 mm de LHC. Estas características se ajustan aparentemente a las predicciones teóricas de historia de vida entorno a los organismos continentales e insulares.
4. El período de actividad reproductora de *Cnemidophorus rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy, Quintana Roo, es de seis y siete meses respectivamente, durante primavera y verano. La actividad en Puerto Juárez se inicia en abril y en Isla Contoy en marzo. Las primeras crías eclosionan en julio en Puerto Juárez y en junio en Isla Contoy.
5. La duración del período de actividad reproductora en las dos poblaciones, está estrechamente relacionado con la actividad de las hembras adultas, dicha actividad parece estar restringida por factores físicos como los "nortes" y posiblemente de huracanes.
6. En Puerto Juárez las hembras producen típicamente dos huevos ($\bar{x} = 2.1$) y no se encontró correlación entre el número de huevos y la LHC de las hembras. En Isla Contoy, las hembras producen de 2 a 4 huevos ($\bar{x} = 2.4$) y se encontró una correlación positiva entre el número de huevos y la LHC.

LITERATURA CITADA

- Abuhteba, R. M. 1990. Clonal diversity in the parthenogenetic whiptail lizard, *Cnemidophorus 'laredoensis'* complex (Sauria: Teiidae), as determined by skin transplantation and karyological techniques. Unpubl. Ph. D. Dissertation, Univ. Arkansas, Fayetteville. 82 p.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* (454): 1-51.
- Andrews, R. M. y A. S. Rand. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55: 1317-1327.
- Andrews, R. M., F. R. Méndez-de la Cruz y M. Villagrán-Santa Cruz. 1997. Body temperatures of female *Sceloporus grammicus*: thermal stress or impaired mobility?. *Copeia* 1997: 108-115.
- Angus, R. A. 1980. Geographic dispersal and clonal diversity in unisexual fish populations. *Amer. Nat.* 115: 531-550.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R. E. y C. D. Schrank. 1972. Reproductive potential of female whiptail lizards, *Cnemidophorus gularis gularis*. *Herpetologica*. 28:217-222.
- Bell, G. 1982. The masterpiece of nature. University of California Press, Berkeley.
- Bostic, D. L. 1966. A Preliminary report of reproduction in the teiid lizard, *Cnemidophorus hyperythrus beldingi*. *Herpetologica*. 22:81-90.
- Brattstrom, R. H. 1965. Body temperatures of reptiles. *Amer. Midl. Natur.* 73: 376-422.
- Burkholder, G. L. y J. M. Walker. 1973. Habitat and reproduction of the desert whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris* Baird and Girard in southwestern Idaho at the northern part of its range. *Herpetologica* 29: 76-83.
- Case, T. J. 1975. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in the Gulf of California. *Ecology* 56: 3-18.
- Case, T. J. 1982. Ecology and evolution of insular of the insular giant chuckwalla, *Sauramalus hispidus* and *Sauromalus varius*. p. 184-212. In G. Burghardt y A. Rand (Eds.).
- Censky, E. J. 1995. Reproduction in two Lesser Antillean populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *J. Herpetol.* 29: 553-560.
- Censky, E. J. y C. J. McCoy. 1988. Female reproductive cycles in five species of snakes (Reptilia: Colubridae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 20: 326-333.
- Christiansen, J. L. 1971. Reproduction of *Cnemidophorus inornatus* and *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae) in the northern New Mexico. *Amer. Mus. Novit.* 2442: 1-48.
- Cole, C. J. 1975. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. p. 340-355. In R. Reinboth (Ed.). *Intersexuality in the animal Kingdom*. Springer-Verlag, New York.
- Cole, C. J. 1990. When is an individual not a species?. *Herpetologica*. 46: 104-108.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Colli, G. R. 1991. Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria: Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Copeia* 1991: 1002-1012.
- Congdon, J. D., L. J. Vitt y N. F. Hadley. 1978. Parental investment: comparative reproductive energetics in bisexual and unisexual lizards, genus *Cnemidophorus*. *Amer. Nat.* 112: 509-521.
- Congdon, J. D., L. J. Vitt y N. F. Hadley. 1981. Reply to Schall. *Amer. Nat.* 117: 217-222.
- Cordes, C. J., J. M. Walker y R. M. Abuhteba. 1990. Genetic homogeneity in geographically remote populations of parthenogenetic *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). *Texas J. Sci.* 42: 303-305.
- Cruz, B. F. 1996. Reproductive biology of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* in dry chaco of Salta, Argentina. *Amphibia-Reptilia*. 17:80-86.
- Cuellar, O. 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. *J. Morphol.* 133 (2): 139-166.
- Cuellar, O. 1976. Intraclonal histocompatibility in a parthenogenetic lizard: evidence of genetic homogeneity. *Science*. 193: 150-153.
- Cuellar, O. 1977a. Animal parthenogenesis. *Science*. 197: 837-843.
- Cuellar, O. 1977b. Genetic homogeneity and speciation in the parthenogenetic lizards *Cnemidophorus velox* and *C. neomexicanus*: evidence from intraespecific histocompatibility. *Evolution*. 31: 24-31.
- Cuellar, O. 1984. Histocompatibility in Hawaii and Polynesian populations of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris*. *Evolution* 38: 176-185.
- Cuellar, O. 1993. Lizard population ecology: a long term community study. *Bull. Ecol.* 24: 109-149.
- Cuellar, O. 1994. Biogeography of the parthenogenetic animals. *Biogeographica*. 70: 1-13.
- Cuellar, O. y A. Kluge. 1972. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris*. *J. Genet.* 61: 14-26.
- Cuellar, O. y C. O. McKinney. 1976. Natural hybridization between parthenogenetic and bisexual lizards: detection of uniparental source by skin grafting. *J. Exptl. Zool.* 196 (3): 341-350.
- Cuellar, O. y C. Smart. 1977. Analysis of histoincompatibility in a natural population of the bisexual whiptail lizard *Cnemidophorus tigris*. *Transplantation*. 24(2): 127-133.
- Cuellar, O. y J. W. Wright. 1992. Isogenicity in the unisexual lizard *Cnemidophorus velox*. *C. R. Soc. Biogéogr.* 68: 157-160.
- Cuellar, O., A. Reuter-Cortez y F. R. Méndez-de la Cruz. 1995. Spontaneous triploidy in vertebrates, and the origin of parthenogenesis in lizards. *Evolución Biológica*. 8-9:275-282.
- Darevsky, I. S. 1992. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles, p. 21-39. *In* K. Adler (Ed.), *Herpetology: Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles*. Proceedings of the First World Congress of Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford (Ohio).

- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzell. 1985. Parthenogenesis in reptiles, p. 412-526. In C. Gans y F. Billet (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Wiley Interscience, New York.
- Dearing, M. D. y J. J. Schall. 1992. Diet of the lizard *Cnemidophorus murinus*: testing models of optimal diet assembly by generalist herbivores. *Ecology* 73: 845-858.
- Dearing, M. D. y J. J. Schall. 1994. Atypical reproduction and sexual dimorphism of the tropical Bonaire Island whiptail lizard, *Cnemidophorus murinus*. *Copeia*. 1994:760-766.
- Doughty, P. 1997. The effects of "fixed" clutch sizes on lizard life-histories: reproduction in the australian velvet gecko, *Oedura lesueurii*. *J. Herpetol.* 31: 266-272.
- Dunham, A. E. y D. B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny. *Amer. Nat.* 126: 231-257.
- Duvall, D. L., L. J. Guillette, Jr. y R. E. Jones. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. p. 201-231. In C. Gans and F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 13. Academic Press, New York.
- Escobar-Nava, A. 1981. *Geografía general del estado de Quintana Roo*. Estado de Quintana Roo. México. 139 pp.
- Fitch, H. S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occ. Pap.* 96: 1-53.
- Fritts, T. H. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia*. 1969(3): 519-535.
- Frost, D. R. y J. W. Wright. 1988. The taxonomy of unisexual species with special reference to parthenogenetic *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae). *Syst. Zool.* 37: 200-208.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Koppen. Instituto de Geografía, UNAM. México. 252 pp.
- Goldberg, S. R. 1976. Reproduction in a mountain population of the coastal whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris multiscutatus*. *Copeia*. 1976(2):260-266.
- Hardy, L. M. y C. J. Cole. 1981. Parthenogenetic reproduction in lizards: histological evidence. *J. Morphol.* 170: 215-237.
- Hernández-Gallegos, O., N. L. Manríquez-Morán, F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y O. Cuellar. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatán Peninsula of Mexico. Manuscrito.
- Hoogmoed, M. S. 1973. Notes of the herpetofauna of Surinam. IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. W. Junk, The Hague.
- Hulse, A. C. 1981. Ecology and reproduction of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* (Teiidae). *Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 50: 353-369.
- Lee, J. C. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*. Cornell University Press, USA. 500 p.
- León, J. R. y L. J. Cova. 1973. Reproducción de *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) en Cumana, Venezuela. *Carib. J. Sci.* 13:63-73.

- Licht, P. y G. C. Gorman. 1970. Reproductive and fat body cycles in Caribbean *Anolis* lizards. Univ. California Publ. Zool. 95: 1-52.
- Lowe, C. H. y J. W. Wright. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (Whiptail lizards) in Western North America. J. Ariz. Acad. Sci. 4: 81-87.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. Theory of island biogeography, Princeton University Press, Princeton.
- McCoy, C. J. 1965. Life history and ecology of *Cnemidophorus tigris septentrionalis*. Ph. D. Diss., Univ. Colorado, Boulder. 178 pp.
- McCoy, C. J. y T. P. Maslin. 1962. A review of the teiid Lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. Copeia. 1962: 620-627.
- McCoy, C. J. Jr., y G. A. Hoddenbach. 1966. Geographic variation in ovarian cycles and clutch size in *Cnemidophorus tigris* (Teiidae). Science. 154: 1671-1672.
- Magnusson, W. E. 1987. Reproductive cycles of the teiid lizards in Amazonian Savannah. J. Herpetol. 21: 307-316.
- Martori, R. A. y L. Aun. 1993. Reproductive cycle of the parthenogenetic lizard *Teius suquiensis*. Amphibia-Reptilia. 14: 389-393.
- Manríquez-Morán N. L. Origen, histocompatibilidad y ciclo reproductor de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Manuscrito.
- Manríquez-Morán, N. L. O. Hernández-Gallegos, M. Villagrán-Santa Cruz y F. R. Méndez-de la Cruz. 1997. Reproductive biology of the parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus cozumela*. 77th Annual Meeting ASIH, HL, SSAR, AFS-ELHS, AES y GIS. Seattle, Washington.
- Maslin, T. P. 1967. Skin grafting in the bisexual teiid lizard *Cnemidophorus sexlineatus* y the unisexual *C. tessellatus*. J. Exp. Zool. 166(1): 137-149.
- Maslin, T. P. 1968. Taxonomic problems in parthenogenetic vertebrates. Syst. Zool. 17: 219-231.
- Maslin, T. P. y D. M. Secoy. 1986. A checklist of the lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae). Contr. Zool. Univ. Colorado Mus. 1: 1-60.
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought. Belknap Press, Harvard Univ., Cambridge, Massachusetts.
- Medica, P. A. 1967. Food habits, habitat preference, reproduction, and diurnal activity in four sympatric species of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in south central New Mexico. Bull. So. California Acad. Sci. 66: 251-276.
- Miranda, F. 1959. La vegetación de la Península Yucateca. En: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento parte II, estudios particulares, tomo II. Eddd. I. Me. R. N. A. R., México, pp. 215-271.
- Moritz, C., J. W. Wright y W. M. Brown. 1989. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus* (Teiidae: Reptilia): *C. velox* and *C. exsanguis*. Evolution. 43: 958-968.
- Moritz, C., J. W. Wright y W. M. Brown. 1992a. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: Phylogenetic constraints on hybrid origins. Evolution. (46):184-192.

- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992b. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of the parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetologica*. 48: 417-424.
- Parker, W. S. 1972. Ecological study of the western whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris gracilis* in Arizona. *Herpetologica* 28: 360-369.
- Parker, W. S. 1973. Notes on reproduction of some lizards from Arizona, New Mexico, Texas and Utah. *Herpetologica* 29: 258-264.
- Parker, W. S. y E. R. Pianka. 1973. Notes on the ecology of the iguanid lizard, *Sceloporus magister*. *Herpetologica* 29: 143-152.
- Paulissen, M. A. J. M. Walker y J. E. Cordes. 1988. Ecology of the syntopic clones of the parthenogenetic whiptail lizard, *Cnemidophorus 'laredoensis'*. *J. Herpetol.* 22: 331-342.
- Rand, A. S. 1961. Ecology, behavior, and morphology of anoline lizards in Puerto Rico. Ph. D. Thesis., Harvard, Univ., Cambridge, Mass.
- Rand, A. S. 1967. Ecology and social organization in the iguanid lizard *Anolis lineatopus*. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 122: 1-79.
- Robles-Ramos, R. 1950. Los recursos naturales de Yucatán. *Bol. Soc. Méx. Geogr. Est.* I-XIX, no. 3.
- Rodríguez-Ramírez, J. y A. R. Lewis. 1991. Reproduction in the Puerto Rican teiids *Ameiva exsul* and *A. wetmorei*. *Herpetologica* 47: 395-403.
- Routman, E. J. y A. C. Hulse. 1984. Ecology and reproduction of a parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus sonora*. *J. Herpetol.* 18:381-386.
- Schall, J. J. 1978. Reproductive strategies in sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus*): two parthenogenetic and three bisexual species. *Copeia* 1978: 108-116.
- Schall, J. J. 1981. Parthenogenetic lizards: r-selected reproductive characteristics? *Amer. Nat.* 117: 212-216.
- Schall, J. J. 1983. Small clutch size in a tropical whiptail lizard (*Cnemidophorus arubensis*). *J. Herpetol.* 17:406-408.
- Schall, J. J. y S. Ressel. 1991. Toxic plant compounds and the diet of the predominantly herbivorous whiptail lizard, *Cnemidophorus arubensis*. *Copeia* 1991: 111-119.
- Schoener, T. W. Inferring the properties of predation an other injury-producing agents from injury frequencies. *Ecology* 60: 1110-1115.
- Schwartz, A. R. Thomas. 1975. Checklist of West Indian amphibians and reptiles. Carnegie Museum of Natural History, Special Publication No. 1. 216 pp.
- SEMARNAP. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. CONABIO, México. 159 pp.
- Shine, R. y A. E. Greer. 1991. Why are clutch sizes more variable in some species than others?. *Evolution* 45: 1696-1706.
- Simmons, J. E. 1975. The female reproductive cycle of the teiid lizard *Ameiva ameiva petersii* Cope. *Herpetologica* 31: 279-282.
- Stevens, T. P. 1983. Reproduction in an upper elevation population of *Cnemidophorus inornatus* (Reptilia, Teiidae). *Southw. Nat.* 28: 9-20.

- Taylor, H. L., C. R. Cooley, R. A. Aguilar y C. J. Obana. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *C. tigris septentrionalis*. *J. Herpetol.* 26: 443-447.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995a. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic Teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica*. 51 (1): 67-76.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995b. Patterns of meristic variation among parthenogenetic teiid lizards (genus *Cnemidophorus*) of the Yucatán Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* and *C. deppii*. *J. Herpetol.* 29: 583-592.
- Tinkle, D. W. 1967. The life and demography of the side blotched lizard *Uta stansburiana*. Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan, no. 132, 182 pp.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*. 24: 55-74.
- Tinkle, D. W. y R. E. Ballinger. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology*. 53: 570-584.
- Tomlinson, J. T. 1968. Improper use of the word bisexual. *Syst. Zool.* 17: 212.
- Townsend, C. R. y C. J. Cole. 1985. Additional notes on requirements of captive whiptail lizards (*Cnemidophorus*), with emphasis on ultraviolet radiation. *Zoo Biology*. 4: 49-55.
- Trivers, R. L. 1976. Sexual selection and resource-accurring abilities in *Anolis garmani*. *Evolution*. 30: 253-269.
- Vitt, L. J. 1982. Reproductive tactics of *Ameiva ameiva* (Lacertilia: Teiidae) in a seasonally fluctuating tropical habitat. *Can. J. Zool.* 60: 3113-3120.
- Vitt, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard, *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia*. 1983:359-366.
- Vitt, L. J. y R. D. Ohmart. 1977. Ecology and reproduction of Lower Colorado River lizards: II *Cnemidophorus tigris* (Teiidae), with comparisons. *Herpetologica*. 33:223-234.
- Vitt L. J. y G. L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae), p. 211-244. In J. Wright y L. Vitt (Eds.), *Biology of the whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Vitt, L. J. y R. Colli. 1994. The geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Can. J. Zool.* 72: 1986-2008.
- Vrijenhoek, R. C., R. A. Angus y R. J. Schultz. 1977. Variation and heterozygosity in sexually vs. clonally reproducing populations of *Poeciliopsis*. *Evolution*. 31: 767-781.
- Vrijenhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. A List of know unisexual vertebrates. p. 19-23. In: R. M. Dawley y J. P. Bogart (Eds.) *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. New York State Mus. Albany. Bull. 466.
- Wadell, H. 1926. La Península de Yucatán y su relación con las regiones contiguas centroamericanas. *Prep. Inst. Geogr. Univ. Lund. Serie O. No. 7. Soc. Geol. Sur Suecia*.
- Walker, J. M. 1981. Reproductive characteristics of sympatric whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*) in southern Mexico. *J. Herpetol.* 15:321-328.

- Walker, J. M. 1986. The taxonomy of the parthenogenetic species of hybrid origin: cloned hybrid populations of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Syst. Zool.* 35: 427-440.
- Walker, J. M. E. Cordes, R. M. Abuhteba y M. A. Paulissen. 1990. Additions to the distributional ecology of two parthenogenetic clonal complexes in the *Cnemidophorus laredoensis* subgroup (Sauria: Teiidae) in Texas and Mexico. *Texas J. Sci.* 42: 129-135.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus*. p. 27-81. In J. Wright y L. Vitt (Eds.), *Biology of the whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Wright, J. W. y C. H. Lowe. 1968. Weeds, polyploids, parthenogenesis, and geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus*. *Copeia*, 1968:128-138.