



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

DIVERSIDAD CLONAL DEL COMPLEJO
***Aspidoscelis cozumela* (Squamata: Teiidae)**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:

VÍCTOR MANUEL MARTÍNEZ BUSTOS

DIRECTORA: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Applied Sciences

Mineral de la Reforma, Hgo., a 26 de noviembre de 2018

Número de control: ICBI-D/1140/2018

Asunto: Autorización de impresión de tesis.

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Por este conducto le comunico que el comité revisor asignado al C. Víctor Manuel Martínez Bustos, alumno de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación con número de cuenta 233017, autoriza la impresión del proyecto de tesis titulado "DIVERSIDAD CLONAL DEL COMPLEJO *Aspidoscelis cozumela* (Squamata: Teiidae)" en virtud de que se han efectuado las revisiones y correcciones pertinentes.

A continuación se registran las firmas de conformidad de los integrantes del comité revisor.

PRESIDENTE	Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea
SECRETARIO	Dr. Jaime Antonio Zaldívar Rae
VOCAL	Dra. Norma Leticia Manríquez Morán
SUPLENTE	Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco

Sin otro particular reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente
"Amor, Orden y Progreso"

Dr. Oscar Rodolfo Suárez Castillo
Director del ICBI

ORSC/LVCL



Ciudad del Conocimiento
Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia
Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
México. C.P. 42184
Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 2231
Fax 2109
direccion_icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx

AGRADECIMIENTOS

A mi madre, Adela Bustos González que me apoyo en todo momento para la culminación de esta maestría. ¡Gracias mamá!

A mi familia por brindarme su cariño, apoyo y comprensión, que me animaron a continuar con mis estudios.

A Yolotzin por siempre creer en mí. Por estar siempre a mi lado en los buenos y malos momentos brindándome su cariño, confianza y comprensión.

A mis amigos de laboratorio que me orientaron e hicieron más agradables los congresos y el trabajo de laboratorio. Gracias Anahí, Lalo, Saúl y Santi.

A mis compañeros de maestría por hacer las clases mas divertidas y entretenidas.

A la Dra. Norma por aceptarme como tesista (una vez más) a pesar de los enojos que la hago pasar. Por depositar su confianza y amistad que me han impulsado a seguir adelante. ¡Muchísimas gracias!

A los revisores que contribuyeron en gran medida a la culminación y mejora de este trabajo: Dra. Irene Goyenechea Mayer Goyenechea, Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco, Dr. Jaime Antonio Zaldívar Rae y Dra. Norma Leticia Manríquez Morán.

A SEMARNAT por los permisos de colecta otorgados (FAUT-0220, DOO.02.-2496 y DOO.02.-2627).

A CONACYT por la beca de estudios de posgrado otorgada y por el apoyo brindado a través de la Red Temática Código de Barras de la Vida en México (MEXBOL), que hicieron posible la realización de este trabajo.

Al proyecto PAPIIT No. IN217818 por el apoyo y las facilidades brindadas.

ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
II. GRUPO DE ESTUDIO	5
III. ÁREA DE ESTUDIO.....	6
IV. LITERATURA CITADA	9
V. CAPITULO 1: VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL COMPLEJO <i>Aspidoscelis cozumela</i>	15
1. INTRODUCCIÓN	15
2. ANTECEDENTES	16
3. JUSTIFICACIÓN	20
4. OBJETIVO	21
5. HIPÓTESIS	21
6. MÉTODO	21
6.1 Obtención de muestras.....	21
6.2 Análisis de diversidad.....	24
7. RESULTADOS	26
8. DISCUSIÓN	34
8. CONCLUSIÓN.....	38
9. LITERATURA CITADA	39
VI. CAPITULO 2: VARIACIÓN GENÉTICA DEL COMPLEJO <i>Aspidoscelis cozumela</i>	48
1. INTRODUCCIÓN	48
2. ANTECEDENTES	49
2.1 Microsatélites.....	49
2.2 DNA mitocondrial	52
3. JUSTIFICACIÓN	53
4. OBJETIVO	54
5. HIPÓTESIS	54
6. MÉTODO	54
6.1 Obtención de muestras.....	54
6.2 Selección de los marcadores moleculares	56
6.2.1 Análisis de los microsatélites.....	56
6.2.2 Análisis mitocondrial.....	56
6.3 Extracción y amplificación del DNA.....	56
6.4 Determinación del tamaño alélico de los microsatélites	57
6.5 Análisis de los microsatélites.....	57
6.6 Secuenciación del marcador mitocondrial	58
6.7 Análisis del DNA mitocondrial	58
6.8 Red de haplotipos	59
7. RESULTADOS	59
7.1 Genotipos detectados mediante el análisis de los microsatélites	59
7.2 Diversidad clonal detectada mediante los microsatélites.....	60
7.3 Diversidad clonal detectada mediante los genes mitocondriales	62
7.4 Red de haplotipos	62
8. DISCUSIÓN	65
8.1 Diversidad genética (microsatélites).....	65

8.2 Diversidad genética mitocondrial	68
9. CONCLUSIÓN.....	74
10. LITERATURA CITADA	74
VII. DISCUSIÓN GENERAL	84
VIII. CONCLUSIONES GENERALES	86
LITERATURA CITADA	86
IX. ANEXOS.....	90
VII. GENOTIPOS Y ALELOS DETECTADOS PARA CADA UNO DE LOS MICROSATÉLITES UTILIZADOS	90

ÍNDICE DE FIGURAS ÁREA DE ESTUDIO

FIGURA 1. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA HISTÓRICA DE LAS ESPECIES UTILIZADAS EN EL ESTUDIO.	7
--	---

ÍNDICE DE CUADROS CAPITULO 1

CUADRO 1. POBLACIONES UTILIZADAS EN EL ESTUDIO Y TAMAÑO DE MUESTRA.	22
CUADRO 2. VALORES OBTENIDOS DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES.	27
CUADRO 3. ANÁLISIS DISCRIMINANTE FUNDAMENTADO EN VARIABLES MORFOLÓGICAS ESTUDIADAS.....	28
CUADRO 4. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE VARIACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS MORFOMÉTRICAS.....	30

ÍNDICE DE FIGURAS CAPITULO 1

<u>FIGURA 1. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS POBLACIONES UTILIZADAS EN EL ESTUDIO.....</u>	23
FIGURA 2. VISTA LATERAL DE LA CABEZA DE <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	24
FIGURA 3. VISTA DORSAL DE LA CABEZA DE <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	25
FIGURA 4. VISTA DORSAL DE <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	25
FIGURA 5. GRÁFICO DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES.	27
FIGURA 6. DIAGRAMA DE DISPERSIÓN DE LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES CANÓNICAS 1 Y 2.....	29
FIGURA 7. ANÁLISIS DE VARIANZA DE LAS CARACTERÍSTICAS LT Y DT4D	31
FIGURA 8. ANÁLISIS DE VARIANZA DE LAS CARACTERÍSTICAS LC, AC, LP, DNO, DOH Y AIC	32
FIGURA 9. ANÁLISIS DE VARIANZA DE LAS CARACTERÍSTICAS MO, LHC, DIA, DAC, DC3D Y LF	33

ÍNDICE DE CUADROS CAPITULO 2

CUADRO 1. POBLACIONES UTILIZADAS EN EL ESTUDIO Y TAMAÑO DE MUESTRA	55
CUADRO 2. VARIABILIDAD GENÉTICA DEL COMPLEJO <i>A. cozumela</i> Y SUS ESPECIES PARENTALES	61

ÍNDICE DE FIGURAS CAPITULO 2

FIGURA 1. RED DE HAPLOTIPOS	64
-----------------------------------	----

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Dentro de los eucariontes existen dos tipos de reproducción, la reproducción sexual que es la más común dentro de este grupo de organismos y la reproducción clonal, que se presenta en taxones constituidos por un solo sexo (Avisé, 2008).

De acuerdo con algunos autores, una de cada mil especies de eucariontes multicelulares es unisexual (Simon *et al.*, 2003). Estas especies se han originado a partir de ancestros gonocóricos (especies constituidas por machos y hembras) y se caracterizan por presentar una meiosis alterada en la que se inhibe la recombinación genética, generando individuos con reproducción clonal y linajes constituidos exclusivamente por hembras (Avisé, 2008).

Dentro de los animales, la reproducción clonal está presente en artrópodos, rotíferos, nematodos y alrededor de 100 especies de vertebrados. En estos últimos se han documentado tres tipos de reproducción clonal: hibridogénesis, ginogénesis y partenogénesis (Dawley, 1989; Avisé, 2015), que se distinguen entre sí por la existencia de gametos de ploidía reducida (haploides) o no reducida (diploides o poliploides) y el requerimiento o no, de los espermatozoides para desarrollarse (Dawley, 1989). En la hibridogénesis se producen gametos reducidos debido a que solo el genoma de una de las especies parentales se transmite al óvulo y se requiere de los espermatozoides de los machos de una de las especies parentales para restituir el número cromosómico característico de la especie. La ginogénesis se caracteriza porque las hembras producen gametos no reducidos, que requieren de la presencia de los espermatozoides de machos de alguna de las especies parentales para iniciar la embriogénesis (Dawley, 1989; Manríquez-Morán, 2007). Por otra parte, la partenogénesis es el tipo de reproducción clonal en el que las hembras generan descendientes genéticamente

idénticos a ellas sin reducción en la ploidia y sin necesidad de la fecundación. Dentro de los vertebrados, la partenogénesis se presenta de manera exclusiva en los saurópsidos del orden Squamata (lagartijas y serpientes).

Actualmente se conocen 40 especies de escamados partenogenéticos, distribuidas en diferentes familias: Lacertidae, Liolaemidae, Xantusiidae, Gekkonidae, Agamidae, Gymnophthalmidae, Scincidae, Chamaelonidae y Teiidae (Darevsky *et al.*, 1985; Vrijenhoek *et al.*, 1989; Zug *et al.*, 2001; Martínez-Núñez, 2010). Esta última familia es la que cuenta con un número mayor de especies unisexuales, las cuales se encuentran presentes en cinco de sus dieciocho géneros: *Ameivula*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Kentropyx* y *Teius* (Reeder *et al.*, 2002; Manríquez-Morán, 2007; Harvey *et al.*, 2012; Tucker *et al.*, 2016). Dentro de ellos, *Aspidoscelis* es el género que presenta el mayor número de especies clonales de lacertilios, ya que la tercera parte de sus 87 taxones, son partenogenéticos (Reeder *et al.*, 2002; Manríquez-Morán, 2007; Martínez-Núñez, 2010).

De manera general se considera que las especies partenogenéticas de lagartijas presentan un origen híbrido, están constituidas exclusivamente de hembras y tienen descendientes genéticamente idénticos a ellas (Manríquez-Morán *et al.*, 2014). Sin embargo, varios estudios han mostrado que todas ellas exhiben cierto grado de variabilidad (Parker *et al.*, 1989; MacCulloch *et al.*, 1995; Fu *et al.*, 1999; Manríquez-Morán, 2007; Vegun *et al.*, 2014). La diversidad a nivel genético se atribuye a la recombinación durante la meiosis (Parker *et al.*, 1989), pero estudios recientes revelan que las mutaciones posteriores al origen de estas especies (mutaciones postformacionales) son la principal fuente de variación (Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

La diversidad genética que se presenta dentro de los organismos partenogenéticos, denominada diversidad clonal, ha sido evaluada utilizando diversas evidencias, como histocompatibilidad, cariotipos, morfología externa, aloenzimas y marcadores moleculares nucleares y mitocondriales (Avisé *et al.*, 1992; Manríquez-Morán, 2002; Murphy *et al.*, 2000).

Inicialmente, el estudio de la variación en estos organismos estaba basados en caracteres morfológicos, ecológicos y de distribución, entre otros (Manríquez-Morán, 2002). Sin embargo, la utilización de marcadores moleculares tanto nucleares como mitocondriales ha permitido detectar el origen de la partenogénesis, los mecanismos responsables de la pérdida de sexo, la antigüedad de los linajes clonales y su variación genética (Simon *et al.*, 2003). Además, los análisis moleculares han permitido determinar el origen genético y geográfico de las especies unisexuales, al caracterizar a las poblaciones de las especies clonales y sus especies parentales (Murphy *et al.*, 2000).

Desde el descubrimiento de la partenogénesis en la lagartija *Darevskia saxicola* (Darevsky, 1958), se han planteado dos teorías que explican el origen de la partenogénesis en escamados: la teoría del origen híbrido y la teoría del origen espontáneo.

La teoría del origen híbrido propone que los linajes unisexuales de lagartijas han surgido a través de la alteración que conlleva la combinación de genomas provenientes de especies gonocóricas distintas (Avisé *et al.*, 1992). Debido al entrecruzamiento, se produce la alteración del proceso meiótico en los individuos resultantes, dando origen a descendencia viable que se reproduce por partenogénesis (Cuellar, 1977). Por otra parte, la teoría del origen espontáneo sugiere que la pérdida de la reproducción sexual es producto de mutaciones que

se presentan en los genes que regulan la meiosis, alterándola y dando origen a hembras que se reproducen clonalmente al producir gametos no reducidos (Cuellar, 1977).

El uso de marcadores moleculares como aloenzimas, microsatélites y DNA mitocondrial ha permitido descifrar el mecanismo de origen en las especies unisexuales y se ha encontrado que la hibridación, es el proceso que ha dado origen a la mayor parte de ellas (Avisé *et al.*, 1992). Además, es el mecanismo responsable del origen de todas las especies poliploides (Cuellar, 1977; Frost y Wright, 1988; Vrijenhoek *et al.*, 1989).

Estos marcadores también han servido para establecer el número de eventos de hibridación que han dado origen a los complejos clonales (Avisé *et al.*, 1992; Manríquez-Morán, 2002). Por lo anterior, es que el uso de marcadores moleculares ha sido de gran ayuda en la evaluación de distintos aspectos que permiten una mejor comprensión y delimitación de los linajes que presentan este tipo de reproducción, además de evidenciar la variación genética que se presenta dentro de ellos.

En México se distribuyen al menos 10 especies partenogenéticas del género *Aspidoscelis* (Flores-Villela, 1993), varias de las cuales se ubican en el norte del país y pertenecen a los grupos *A. sexlineatus* y *A. tessellatus* (Manríquez-Morán 2007; Martínez-Núñez, 2010). En la región sureste del país, se encuentra el complejo *Aspidoscelis cozumela*¹ que está integrado por tres especies unisexuales de lagartijas endémicas de la península de Yucatán, *A. cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki* (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Taylor y Cooley, 1995a, b; Lee, 1996).

¹ Con base en la recomendación nomenclatural de Tucker *et al.* (2016), actualmente *Aspidoscelis cozumelus*.

Dentro del complejo *A. cozumela* se han realizado algunos estudios evolutivos, taxonómicos, poblacionales y de diversidad genética (Manríquez-Morán, 2007). Sin embargo, en años recientes se han planteado propuestas contradictorias sobre su origen y evolución. Por ello, en el presente estudio se pretende hacer una propuesta sobre el surgimiento y la diversificación de las especies partenogenéticas del complejo *Aspidoscelis cozumela*, mediante el uso caracteres morfológicos y moleculares.

II. GRUPO DE ESTUDIO

COMPLEJO *ASPIDOSCELIS COZUMELA*

El complejo *Aspidoscelis cozumela* está integrado por tres lagartijas partenogenéticas que se sugiere son resultado de la hibridación entre especies del grupo *A. deppii* y el grupo *A. sexlineatus*. Las tres especies (*Aspidoscelis cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki*) son endémicas de la península de Yucatán (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Taylor y Cooley, 1995a, b; Lee, 1996).

La taxonomía y el origen del grupo ha sido controversial, ya que desde su descubrimiento, diversos autores han realizado distintas propuestas acerca del origen del grupo partenogenético.

Inicialmente McCoy y Maslin (1962) reconocieron a la especie *Aspidoscelis cozumela*, con las subespecies *A. c. cozumela* y *A. c. rodecki*. Posteriormente Fritts (1969) reconoció a la subespecie *A. c. maslini* y elevó al nivel de especie a *A. rodecki*.

Por su parte, Taylor y Cooley (1995) elevaron a nivel de especie a *A. cozumela* y *A. maslini*, al considerar que presentaban suficiente diferenciación morfológica. Esta propuesta fue apoyada más tarde por Manríquez-Morán *et al.* (2000), quienes encontraron diferencias

cariológicas entre los dos taxones (Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2007; Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

Según algunos autores las especies *A. maslini* y *A. rodecki* se originaron a partir de dos eventos de hibridación entre las especies *A. deppii*, propuesta como especie paterna y *A. angusticeps*, sugerida como especie materna (Moritz *et al.*, 1992; Hernández-Gallegos *et al.*, 2003; Manríquez Morán *et al.*, 2014). Además, se considera que la especie *A. cozumela* surgió como resultado de divergencia postformacional de la especie *A. maslini* con la cual presenta diferencias morfológicas, cariológicas y aislamiento geográfico (Taylor y Cooley, 1995; Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

Recientemente Taylor *et al.* (2014) basándose en estudios de morfología y cariolología, propusieron que el origen del complejo *A. cozumela* se dio a partir de una sola hibridación entre las especies parentales seguida de divergencia postformacional de los tres taxones. Sin embargo, son varios los estudios que apoyan la existencia de dos hibridaciones (Moritz *et al.*, 1992; Manríquez-Morán, 2002; Martínez-Núñez, 2010; Esquivel-Ramírez, 2012; Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

III. ÁREA DE ESTUDIO

Las poblaciones bajo estudio de las especies *Aspidoscelis cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki*, y sus especies parentales se encuentran distribuidas en la península de Yucatán y zonas adyacentes en el estado de Tabasco (*A. deppii*). Sin embargo, algunas de estas especies presentan una distribución geográfica histórica que abarcan los países de Belice y Guatemala (Figura 1).

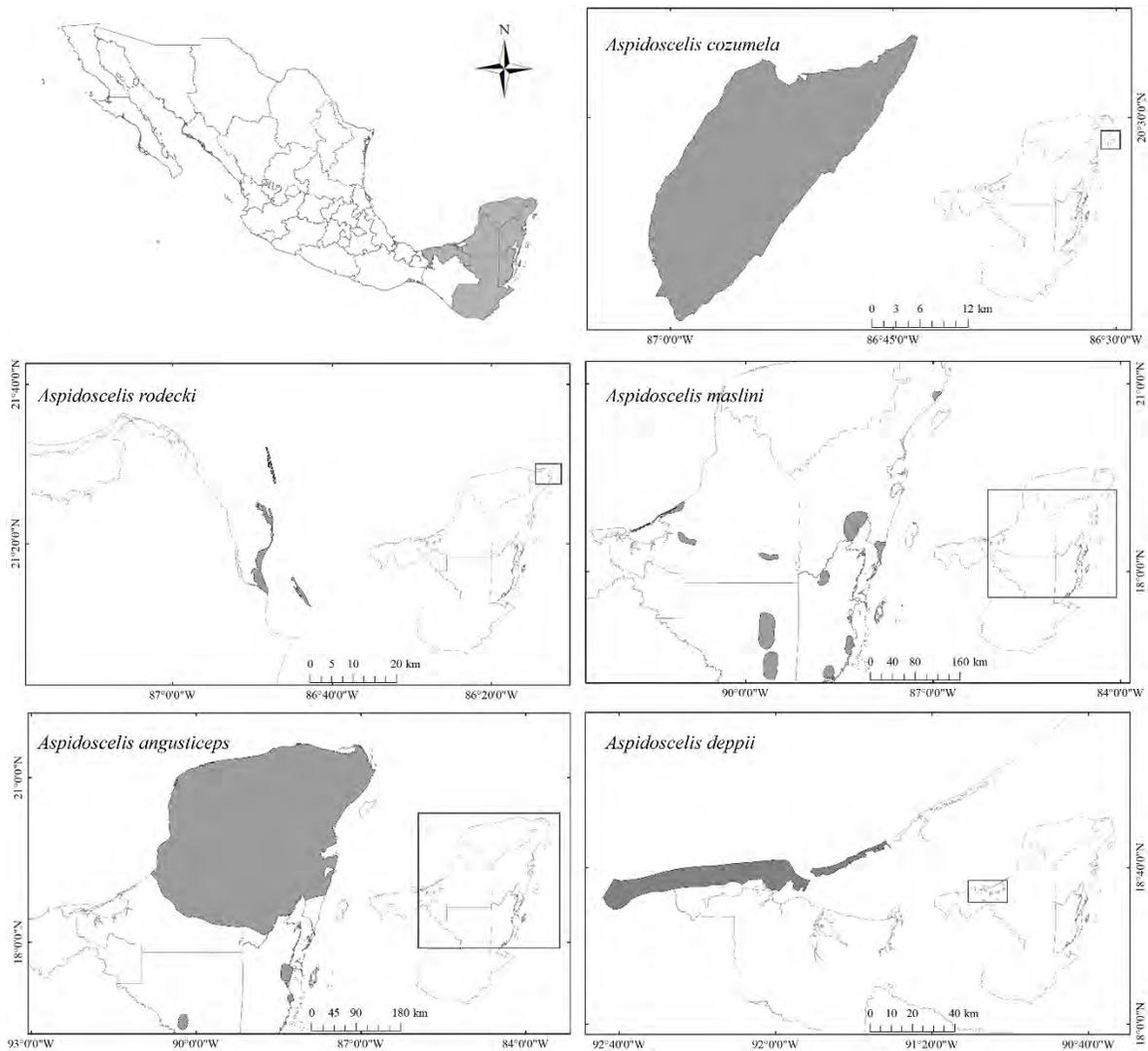


Figura 1. Mapa de distribución geográfica histórica de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies parentales (*A. angusticeps* y *A. deppii*).

La península de Yucatán se encuentra al sureste de la República Mexicana, entre el Golfo de México y el mar Caribe. Se localiza entre los paralelos $17^{\circ} 50'$ - $21^{\circ} 30'$ de latitud norte y los meridianos $87^{\circ} 00'$ - $91^{\circ} 00'$ de longitud oeste. Abarca tanto el territorio mexicano, como el Petén guatemalteco y el norte de Belice (Schmitter *et al.*, 2002).

La geología de la plataforma de la península de Yucatán es relativamente simple, está constituida por cuerpos de caliza, dolomita y evaporitas, dispuestos horizontalmente, cuya

edad abarca todo el Cenozoico. Las unidades paleocénicas afloran en una estrecha faja ubicada al sureste de Campeche. Los cuerpos eocénicos cubren en concordancia a los paleocénicos y su área de afloramiento es mayor, pues cubre casi todo el estado de Campeche, Yucatán y el oriente de Quintana Roo. Los cuerpos del mioceno y plioceno forman una amplia zona que rodea al eoceno, y aflora en Yucatán y en gran parte de Quintana Roo. Por último, una estrecha banda de calizas y depósitos de playa cuaternarios flanquean la península, especialmente en la porción norte (Ramamoorthy *et al.*, 1998).

Esta secuencia cenozoica indica sedimentación calcárea marina somera sobre un banco o plataforma continental con un escenario tropical. La posición casi horizontal de los estratos que componen estos cuerpos significa que han sido afectados por deformación después de su deposición, lo que sugiere estabilidad tectónica en esta región durante todo el cenozoico sugiriendo además la emergencia de la plataforma durante este periodo geológico (Ramamoorthy *et al.*, 1998).

Al norte de la península existen cuevas, cavernas, cenotes y vías fluviales subterráneas. Aunque la región carece casi por completo de algún tipo de relieve, existe la sierrita de Ticul, donde las altitudes de los cerros alcanzan un máximo de 350 metros (Schmitter *et al.*, 2007).

Al sur de la península es común encontrar lagos, lagunas y ríos y es en esta región donde se encuentra la topografía más conspicua de la península, ya que en la porción central del sur de Belice existe una región conocida como Montañas Maya, donde las elevaciones alcanzan hasta 1160 metros de altitud (Rodríguez y García, 2007).

Debido a que se encuentra en una zona tropical, a que tiene una baja elevación y a que existe una fuerte influencia marítima, la temperatura de la península de Yucatán es cálida

y relativamente homogénea, con ligeras fluctuaciones en la temperatura media entre localidades y estaciones, que oscila a lo largo del año entre 25 y 26°C (Quero, 1992). La temporada de lluvia es de mayo a octubre y la precipitación anual varía año con año, de acuerdo con las localidades y las estaciones, siendo el verano la estación más lluviosa. Ya que existen aspectos como elevación, drenaje, factores edáficos, efectos climáticos y enormes disturbios producidos por el hombre, la vegetación es muy compleja y heterogénea y no se le puede dar una simple generalización, pero sí se pueden distinguir algunos tipos de vegetaciones principales, como son: manglares, dunas costeras (vegetación halófila), selva espinosa, selva tropical caducifolia, selva tropical perenne, selva tropical lluviosa, bosque mesófilo de montaña y bosque de pino encino (Escamilla *et al.*, 2005).

IV. LITERATURA CITADA

- Awise J. C., J. M., Quattro y R. C. Vrijenhoek. 1992. Molecular clones within organismal clones. *Evolutionary biology*. Boston, Massachusetts: Springer. 225-246 pp.
- Awise, J. C. 2008. *Clonality: The genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals*. Oxford: Oxford University Press. 237 pp.
- Awise, J. C. 2015. Evolutionary perspectives on clonal reproduction in vertebrate animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 8887- 8873.
- Cuellar, O. 1977. Animal parthenogenesis. *Science* 197: 837-843.
- Darevsky, I. S. 1958. Natural parthenogenesis in certain subspecies of rock lizard, *Lacerta saxicola*. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 122: 730-732.

- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzel. 1985. Parthenogenesis in reptiles. En: Biology of the reptilian. Gans, C. y F. Billet (eds.). Pp. 412- 526. Wiley Interscience, New York.
- Dawley, R. M. 1989. An introduction to unisexual vertebrates. En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Dawley, R. M y J. P. Bogart (eds.). Pp. 1-21. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Escamilla, B. J. A., F. Quintal, L. Medina, A. Guzmán, E. Pérez y L. M. Calvo. 2005. Relaciones suelo-planta en ecosistemas naturales de Península de Yucatán. En: Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones agropecuarias Forestales y Ambientales. Bautista, Z. F y A. G. Palacio (eds.). Pp. 150-172. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán.
- Esquivel-Ramírez, A. 2012. Filogeografía de *Aspidoscelis angusticeps* y el origen de la partenogénesis en el complejo *A. cozumela*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. 96 pp.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. Carnegie Museum of Natural History 17.
- Fritts, T. H. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. Copeia 1868: 519-535.
- Frost, D. R., y J. W. Wright. 1988. The taxonomy of uniparental species with special reference to parthenogenetic *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae). Systematic Zoology 37: 200-208.
- Fu, J., R. W. Murphy e I. S. Darevsky. 1999. Limited genetic variation in *Lacerta mixta* and its parthenogenetic daughter species: Evidence from cytochrome b and ATPase 6 gene DNA sequences. Genetics 105: 227–231.

- Harvey, M. B., G. N. Ugueto y R. L. Gutberlet. 2012. Review of teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa* 3459: 1–156.
- Hernández Gallegos, O., F. R. Méndez de la Cruz, M. Villagrán Santa Cruz y O. Cuellar. 2003. Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from the Yucatan Peninsula. *Journal of Herpetology* 37: 527-532.
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. USA: Cornell University Press.
- MacCulloch, R. D., R. W. Murphy, L. A. Kupriyanova, I. S. Darevsky y F. D. Danielyan. 1995. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome* 38: 1057–1060.
- Manríquez-Morán, N. L. 2002. Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Doctorado, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 108 pp.
- Manríquez-Morán, N. L. 2007. Diversidad clonal en los lacertilios unisexuales del género *Aspidoscelis*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 15: 1-12.
- Manríquez Morán, N. L., M. Villagrán Santa-Cruz y F. R. Méndez de la Cruz. 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology* 34: 634-637.

- Manríquez-Morán N. L., F. R. Méndez de la Cruz y R. W. Murphy. 2014. Genetic variation and origin of parthenogenesis in the *Aspidoscelis cozumela* complex, evidence from mitochondrial genes. *Zoological Science* 31: 14-19.
- Martínez-Núñez, M. 2010. Origen y evolución de la partenogénesis en el complejo *Aspidoscelis cozumela* (Squamata: Teiidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo. 65 pp.
- McCoy, C. J. y 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.
- Melville, J., L. J. Harmon y J. B. Losos. 2006. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 557-563
- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetologica* 48: 417-424.
- Murphy, R. W., J. Fu, R. D. MacCulloch, I. S. Darevsky y L. A. Kupriyanova. 2000. A fine line between sex and unisexuality: The phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of Linnean Society* 130: 527–549.
- Parker, E. D., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. En: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds.). Pp. 72-86. New York State Museum Bulletin 446, New York.

- Quero, H. J. 1992. Las palmas silvestres de la Península de Yucatán. México, D. F: Instituto de Biología, UNAM. Publicaciones especiales.
- Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Comps.). 1998. Diversidad Biológica de México, Orígenes y Distribución. México, D. F: Instituto de Biología, UNAM. 7.
- Reeder, T. W., C. J. Cole y H. C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365:1-61.
- Rodríguez, R. F. y C. G. García. 2007. Plan de Conservación de Áreas: Zona Noreste de la Península de Yucatán. Pronatura Península de Yucatán A. C., Amigos de Sian Káan A. C. Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. y The Nature Conservancy. 201 pp.
- Schmitter-Soto, J. J., F. A. Comín, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales y B. Steinich. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiología* 467: 215-228.
- Simon, J. C., F. Delmotte, C. Rispe y T. Crease. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: The possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 151-163.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995a. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica* 51: 67-76.

- Taylor, H. L y C. R. Cooley. 1995b. Patterns of meristic variation among parthenogenetic teiid lizards (genus *Cnemidophorus*) of the Yucatán Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* and *C. deppei*. *Journal of Herpetology* 29: 583-592.
- Taylor, H. L., C. J. Cole y C. R. Cooley. 2014. Origins and evolution in the *Aspidoscelis cozumela* complex of parthenogenetic teiid lizards: morphological and karyotypic evidence and paradoxes. *Journal of Herpetology* 48:343-354.
- Tucker, D. B., G. R. Colli, L. G. Giugliano, S. B. Hedges, C. R. Hendry, E. M. Lemmon y R. A. Pyron. 2016. Methodological congruence in phylogenomic analyses with morphological support for teiid lizards (Sauria: Teiidae). *Molecular phylogenetics and evolution* 103: 75-84.
- Vergun, A. A., I. A. Martirosyan, S. K. Seraphima, A. V. Omelchenko, V. G. Petrosyan, O. E. Lazebny, O. N. Tokarskaya, V. I. Korchagin y A. L. Ryskov. 2014. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia dahli*. *Plos One* 9:1-9. vertebrates. En: *Evolutionary Biology* 26. Hecht, M. K., B. Wallace y R. J. Macintyre (eds). Pp. 225-246. New York: Plenum Press.
- Vrijenhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. A list of the known unisexual vertebrates. En: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds.). Pp. 19-23 New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Zug, G. R., L. J. Vitt y J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Second edition. San Diego California U. S. A. Academic Press. 630 pp.

V. CAPITULO 1

VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL COMPLEJO *Aspidoscelis cozumela*

1. INTRODUCCIÓN

La variación morfológica de los seres vivos ha sido fundamental para analizar diferencias inter e intraespecíficas (Ashburner y Friston, 2003; Adams *et al.*, 2013). Además, en asociación con estudios ecológicos se ha utilizado para evaluar la forma en que los organismos se adaptan a su entorno. Estos estudios, han permitido establecer el vínculo evolutivo entre la morfología, el uso del hábitat y la radiación y aparición de especies nuevas (Warheit *et al.*, 1999; Butler *et al.*, 2007),

La morfología, como parte del fenotipo de un organismo puede explicarse por la interacción entre los factores genéticos y los factores ambientales (Seilacher, 1970; Sälgeback, 2006; Galindo *et al.*, 2015). Por lo tanto, la variación morfológica puede ser resultado de factores intrínsecos a los organismos como la aparición de mutaciones y extrínsecos como la deriva génica y el flujo genético, que causan diferencias en las frecuencias genotípicas poblacionales, que eventualmente se traducirán en diversidad fenotípica. En este aspecto, los eventos históricos son relevantes porque han modelado las poblaciones a través del tiempo, provocando que algunos fenotipos sean más frecuentes (Eguiarte *et al.*, 2007).

Por otra parte, las condiciones ambientales son factores que juegan un papel importante para explicar la variación morfológica observada. En consecuencia, especies con una distribución geográfica amplia y que ocupan ambientes heterogéneos estarían expuestas

a distintos factores ambientales, provocando variaciones en las características fenotípicas de los organismos (Futuyma, 2005; Eguiarte *et al.*, 2007).

En las especies partenogénicas se han observado niveles altos de heterocigosidad genética, producto de su origen híbrido (Reeder *et al.*, 2002), pero bajos niveles de variación a nivel genético intraespecífico, como resultado de la reproducción clonal (Lutes *et al.*, 2011). Sin embargo, las mutaciones de tipo postformacional, pueden conducir a la aparición de variación tanto a nivel genético como morfológico (Parker y Selander, 1976; Dessauer y Cole, 1989).

Considerando que la variación morfológica depende de la variación genética de las especies, se espera que las especies partenogénicas presenten variación morfológica menor que las especies gonocóricas. Sin embargo, es importante considerar que las condiciones ambientales variables, pueden producir diversidad morfológica en este tipo de especies.

2. ANTECEDENTES

Dentro de los escamados, las características morfológicas han sido utilizadas ampliamente en trabajos taxonómicos. Sin embargo, en años recientes se han abordado aspectos sobre su función, evolución y su relación con las características ambientales (Bok, 1994). La morfología de varios grupos de animales se ha estudiado desde un punto de vista más integrativo y eso fue fundamental para el surgimiento de la ecomorfología que se ha definido como la relación que existe entre las características morfológicas de los organismos y el ambiente que ocupan, desde una perspectiva evolutiva (Betz, 2006).

Los estudios sobre ecología morfológica han permitido determinar factores relevantes para la adecuación de los organismos, a nivel de poblaciones, especies y géneros, entre otros (Collette, 1961; Carrascal *et al.*, 1990; Winemiller, 1991; Aguirre *et al.*, 2002). Además, han mostrado la evolución convergente de formas asociados a un mismo hábitat (Jackman *et al.*, 1997).

Algunos autores consideran que la morfología está directamente relacionada con aspectos ecológicos relacionados con la complejidad del hábitat y con procesos evolutivos como divergencia, especiación o radiación adaptativa (Aerts *et al.*, 2000; Knox *et al.*, 2001; Melville *et al.*, 2006; Vidal *et al.*, 2006; Herrel *et al.*, 2008).

Dentro de los escamados, se ha documentado que los factores ambientales heterogéneos moldean el desarrollo de los caracteres morfológicos (Andrews *et al.*, 2000). Un ejemplo de esto, son las lagartijas del género *Anolis*, ya que presentan un fenómeno de evolución convergente que asocia la forma que tiene cada una de las especies con el hábitat en el cual se desarrollan (Toyama, 2014).

Los estudios ecomorfológicos han revelado que las especies de *Anolis* presentan fenotipos similares en poblaciones sujetas a presiones de hábitat y competencia afines, de manera que ciertas variantes morfológicas se repetirán en lugares separados, pero con hábitats de características similares. Los ecomorfos pueden ser morfológicamente parecidos, pero alejados filogenéticamente, evidenciando a los factores ecológicos como principales modeladores de los rasgos morfológicos (Williams, 1972; Losos y Ricklefs, 2009).

Además, se ha documentado que las características morfológicas de los escamados están influenciadas por la selección sexual, ya que en varias especies de este grupo se ha mostrado la existencia de dimorfismos sexual (Braña, 1996; Butler y Losos, 2002; Herrel *et*

al., 1999) y la asociación de ciertas características con el éxito reproductor de machos y hembras (Braña, 1996; Huyghe *et al.*, 2005). Se ha observado que de manera general, los machos presentan cuerpos y cabezas más grandes que las hembras, pero estas tienen un abdomen (región interaxilar) más grande que los machos (Braña, 1996).

Por otra parte, los estudios morfológicos realizados en varias especies unisexuales de escamados muestran que estas presentan niveles bajos de diferenciación y que muchas de ellas tienen características homogéneas a lo largo de su área de distribución (Parker y Selander, 1984). Sin embargo, algunos estudios han logrado documentar diferencias en cuanto al tamaño, patrones de coloración y escutelación en organismos partenogénéticos con distribución geográfica amplia (Parker *et al.*, 1989; Walker *et al.*, 1997; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998). En el género *Aspidoscelis* se ha visto que especies como *A. exsanguis* y *A. neomexicanus* presentan patrones de coloración distintos a lo largo de su área de distribución (Manning *et al.*, 2005; Cole *et al.*, 2016).

Un estudio en el que se realizó la comparación entre individuos de la especie partenogénica *A. exsanguis* reproducidos en laboratorio e individuos silvestres, mostró la existencia de diferencias en dos caracteres merísticos (número de escamas dorsales a la mitad del cuerpo y número de escamas semicirculares circumorbitales). Esto puede estar relacionado con el número de clones recolectados en campo y la variación generada por cambios en el ambiente con respecto a los parámetros ambientales controlados de laboratorio (Cole *et al.*, 2016).

Otra de las especies en las que se ha detectado variación morfológica es *A. tessellatus*, en la cual se han descrito dos patrones de coloración distintos (C y E) a lo largo de la

distribución de la especie. Además, las dos formas son distinguibles con base en caracteres de escutelación (Taylor *et al.* 2005).

La variación a nivel morfológico presentada por *Aspidoscelis neotesselatus* (especie originada a partir de la hibridación entre una hembra de *A. tessellatus* y un macho de *A. sexlineatus viridis*) muestra la existencia de individuos con cuatro patrones de coloración (A, B, C y D) que presentan distribución alopátrida, aunque se ha visto que de manera general, *A. neotesselatus* es morfológicamente similar a su progenitor materno (*A. tessellatus* C). La divergencia postformacional de esta especie es evidente, sin embargo, un estudio reciente reveló que los individuos que presentan los diferentes patrones de coloración pueden ser agrupados en dos conjuntos clonales distintos: A-D y B-C (Taylor *et al.*, 2015).

Otra especie en la cual se han detectado al menos tres patrones distintos de coloración (A, B y C) es *Aspidoscelis dixonii*. Los patrones de coloración A y B se encuentran restringidos al condado de Presidio, Texas, mientras que el patrón C, está aislado a más de 500 km al oeste-noroeste en el condado de Hidalgo, Nuevo México (Cordes *et al.*, 2006). Por lo que se propone que la variación morfológica es resultado de la variación ambiental dentro del área de distribución de la especie.

Por otra parte, la especie partenogenética *Aspidoscelis laredoensis* que presenta un área de distribución a ambos lados del Río Bravo en Estados Unidos y México (Paulissen, 2001), se compone de dos complejos clonales (*A. laredoensis* A y *A. laredoensis* B) que se caracterizan por diferencias en su distribución geográfica (Walker *et al.*, 2004; Walker *et al.*, 2016; Paulissen, 2001), patrones de color (Walker, 1987), caracteres merísticos (Walker *et al.*, 1989), histocompatibilidad (Abuhteba *et al.*, 2000, 2001) y aloenzimas (Parker *et al.*, 1989).

En el complejo *A. cozumela* se ha registrado cierto grado de diversidad morfológica (Taylor y Cooley, 1995 a,b). La especie *A. cozumela* se compone de individuos que presentan diferencias en escutelación (Taylor y Cooley, 1995 a,b). Sin embargo, los niveles más altos de diversidad morfológica se observan en *A. maslini*, que es la especie que se distribuye más ampliamente. Esta especie cuenta con al menos cinco fenotipos caracterizados con base en patrones de coloración y escutelación (Manríquez-Morán, 2002; Elizalde-Rocha, 2007; Manríquez-Morán, 2007). En *A. rodecki* también se ha detectado diversidad morfológica, que permite diferenciar a los individuos de las dos poblaciones que han sido estudiadas (Isla Contoy y Puerto Juárez; Elizalde-Rocha, 2007).

Sin embargo, la comparación entre especies partenogenéticas y gonocóricas muestra que estas últimas presentan una diversidad hasta 10 veces mayor (Avise *et al.*, 1992), que es determinada por la recombinación genética durante la meiosis lo que las hace genética y fenotípicamente más diversas que las partenogenéticas (Zweifel, 1965).

3. JUSTIFICACIÓN

Las especies gonocóricas y unisexuales presentan distintos grados de variabilidad producto del modo de reproducción que muestran, por lo que se ha mencionado que las especies con reproducción sexual son genética y fenotípicamente más variables que las especies partenogenéticas. Sin embargo, en estas últimas se han encontrado cierto grado de variación a nivel morfológico que en ocasiones ha permitido el reconocimiento de especies nuevas. Por lo que en el presente trabajo se evaluó el grado de variación morfológica que presentan las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* y su especie materna (*A. angusticeps*).

4. OBJETIVO

Evaluar la diversidad morfológica de las especies unisexuales *Aspidoscelis cozumela*, *A. maslini*, *A. rodecki* y las hembras de su especie materna (*A. angusticeps*), mediante el análisis de características morfométricas lineales.

5. HIPÓTESIS

El grado de variación morfológica de las especies estará determinado por su tipo de reproducción, su área de distribución y la heterogeneidad del hábitat que ocupan.

Predicción: Las especies gonocóricas, con distribución geográfica amplia y hábitats heterogéneos, presentarán una variación morfológica mayor que aquellas con reproducción clonal y distribución geográfica menor.

6. MÉTODO

6.1 Obtención de muestras

Los ejemplares de las especies bajo estudio fueron recolectados por el personal del Laboratorio de Sistemática Molecular de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo del año 2009 al 2012, por lo que en el presente estudio se contó con una colección de 164 individuos de diferentes poblaciones de Campeche, Quintana Roo y Yucatán de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* y su especie materna (*A. angusticeps*), que permitieron la realización del análisis morfológico (cuadro 1, figura 1). Los ejemplares utilizados se

encuentran depositados en la Colección Herpetológica del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Cuadro 1. Poblaciones utilizadas en el estudio y tamaño de muestra utilizado (N) en el análisis morfológico.

Número	Especie	Población	N
1	<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Puerto Juárez	35
2	<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Isla Contoy	13
3	<i>Aspidoscelis cozumela</i>	Cozumel	28
6	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Puerto Morelos	16
7	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Mahahual	5
8	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Chetumal	1
9	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Champotón	1
10	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Escárcega	12
11	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pedro A. Santos	8
12	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Celestún	18
16	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Nuevo X-can	1
17	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Hampolol	2
18	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Telchac	1
19	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Motul	1
20	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Umán	3
21	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Felipe Carrillo Puerto	2
22	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Bacalar	4
23	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Holpelchen	2
25	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Polyuc	3
26	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Dzinup	6
27	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Tihosuco	1
28	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Oxkutzcab	1

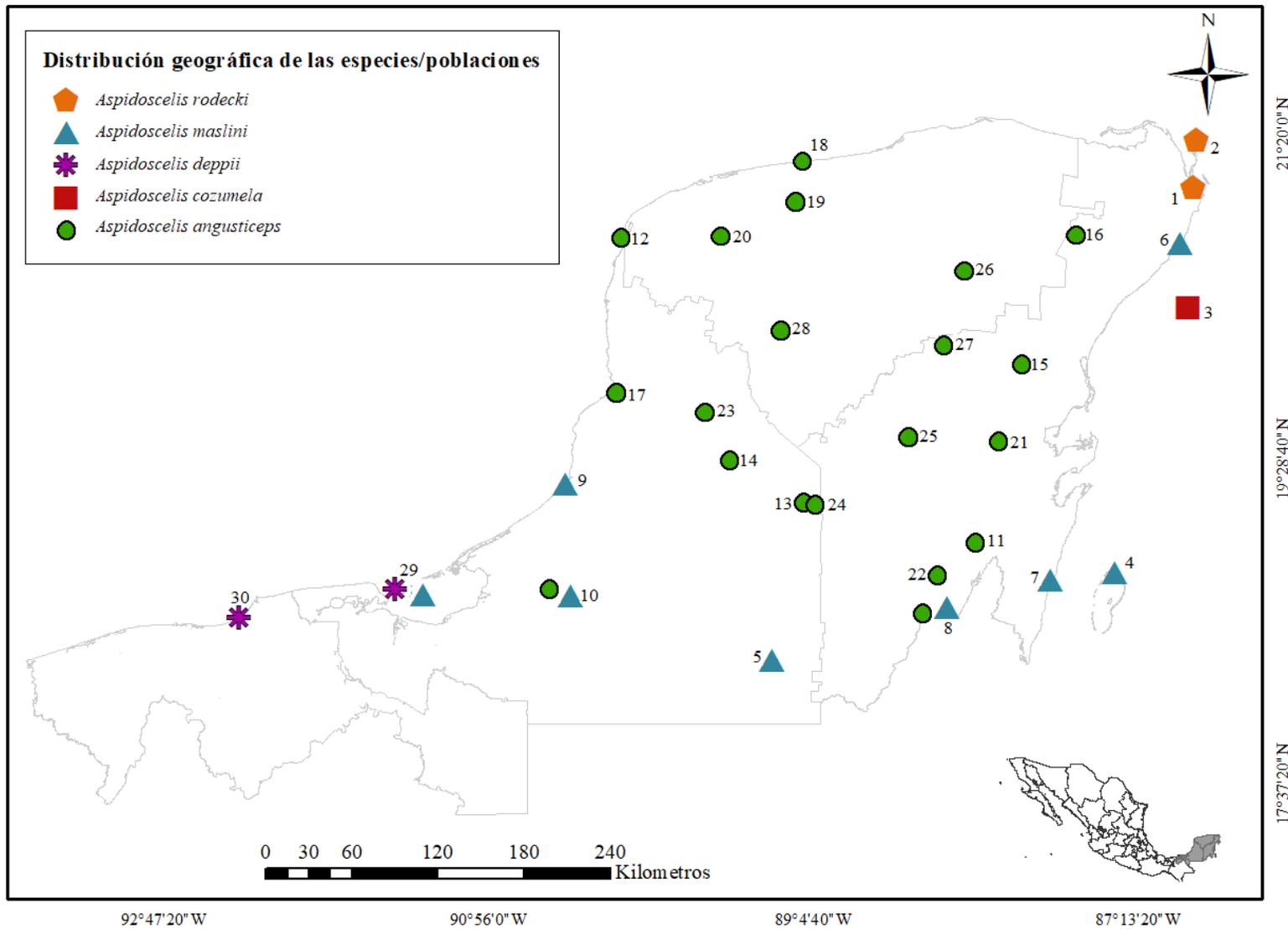


Figura 1. Distribución geográfica de las poblaciones utilizadas en el estudio (los números indican la localidad y corresponden a las del cuadro 1).

6.2 Análisis de diversidad

Se tomaron en cuenta 14 características biométricas comúnmente usadas en lacertilios (Aguilar-Moreno *et al.*, 2010; Vidal *et al.*, 2006; Kaliontzopoulou *et al.*, 2011; González-Marín *et al.*, 2016): longitud de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AC), longitud del píleo (LP), distancia de la narina al ojo (DNO), distancia de las escamas supraoculares al hocico (DOH), alto de la cabeza (AIC), apertura del hocico (MO), longitud hocico-cloaca (LHC), distancia axila-ingle (DIA), distancia axila-codo (DAC), distancia del codo-punta del tercer dedo (DC3D), longitud del fémur (LF), longitud de la tibia (LT) y distancia del talón-punta del cuarto dedo (DT4D; Figura 2, 3 y 4). Las medidas fueron tomadas con un vernier digital.

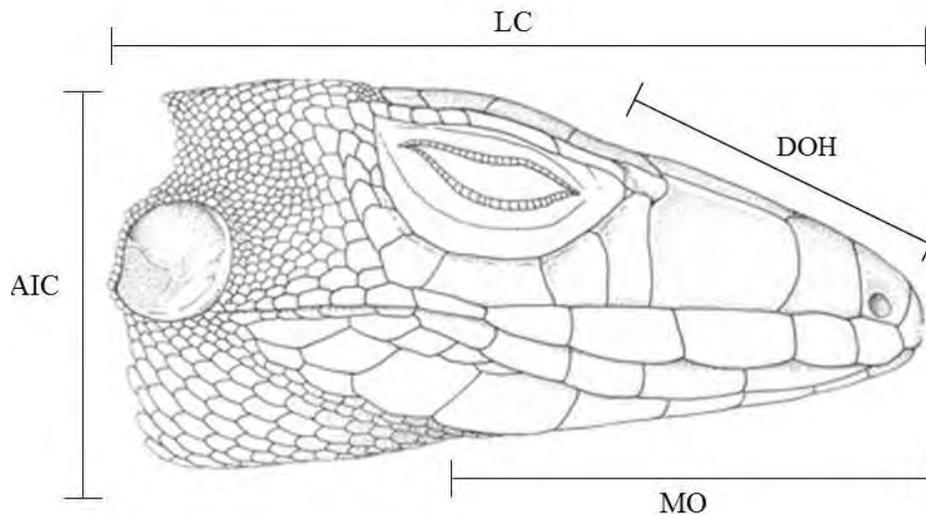


Figura 2. Vista lateral de la cabeza de *Aspidoscelis angusticeps* que muestra las características AIC (alto de la cabeza), LC (longitud de la cabeza), DNO (distancia de la narina al ojo) y MO (apertura del hocico).

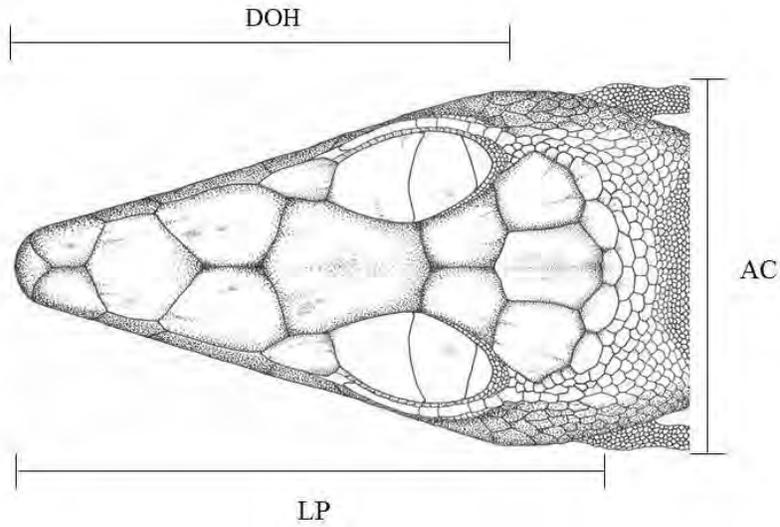


Figura 3. Vista dorsal de la cabeza de *Aspidoscelis angusticeps* que muestra las características DOH (distancia de las escamas supraoculares al hocico), LP (longitud del píleo) y AC (ancho de la cabeza).

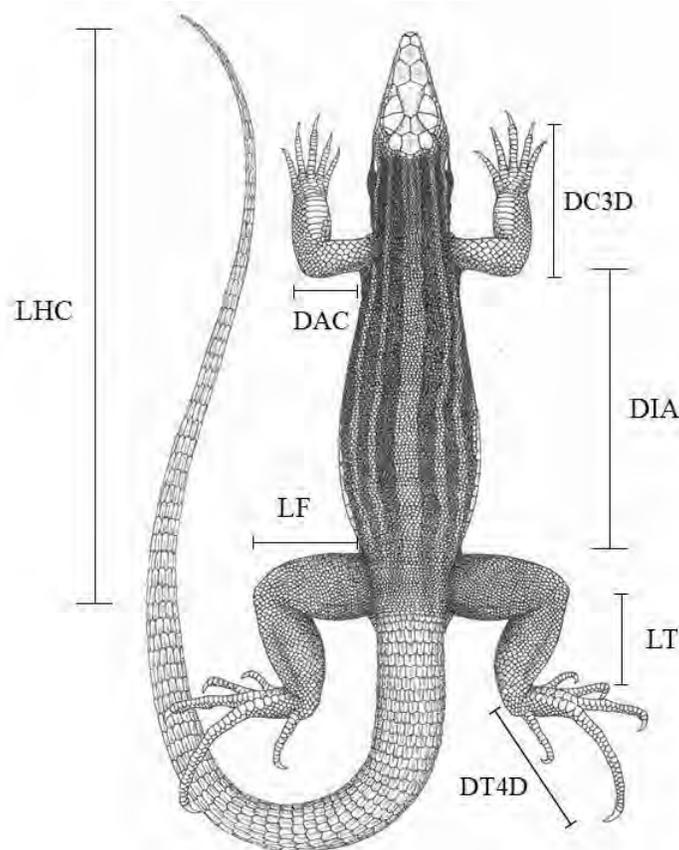


Figura 4. Vista dorsal de *Aspidoscelis angusticeps* que muestra las características LHC (longitud hocico-cloaca), DAC (distancia axila-codo), LF (longitud del fémur), DC3D (distancia del codo-punta del tercer dedo), DIA (distancia axila-ingle), LT (longitud de la tibia) y DT4D (distancia del talón-punta del cuarto dedo).

Inicialmente se evaluó la normalidad de los datos utilizando la prueba Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors, 1967) en el programa IBM SPSS statistics 22.0 (IBM, 2013), para cada una de las 14 variables morfométricas.

Con el fin de establecer la variación de las medidas evaluadas se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) y se graficaron los componentes que representaron más del 90% de la variación total. Posteriormente se realizó un análisis de discriminantes (AD) en el programa IBM SPSS statistics 22.0 (IBM, 2013) con la intención de representar la divergencia morfológica entre las diferentes especies del complejo *A. cozumela* y *A. angusticeps*.

Finalmente, se llevó a cabo un análisis de varianza de una vía (ANOVA) con los caracteres correlacionados con las funciones discriminantes obtenidas en el AD y se realizaron pruebas *post hoc* de Tukey (Zar, 1999), para identificar diferencias significativas entre las especies analizadas, en el programa IBM SPSS statistics 22.0 (IBM, 2013).

7. RESULTADOS

El análisis de componentes principales mostró la existencia de dos componentes que explican en mayor proporción la varianza de las características evaluadas (95.7%; cuadro 2). El componente uno corresponde a las características longitud hocico-cloaca (LHC) y longitud del fémur (LF), mientras que el segundo componente está conformado por la distancia axila-ingle (DIA) y la distancia del talón-punta del cuarto dedo (DT4D). El análisis evidenció un solapamiento en las características de las cuatro especies y las diferencias son explicadas por las características que definieron los dos componentes (figura 5).

Cuadro 2. Valores obtenidos del análisis de componentes principales (ACP) del cual se desprenden solo dos componentes que representan valores superiores al 3% de la varianza total.

<i>CP</i>	<i>Eigenvalue</i>	<i>% Varianza</i>
1	23.3726	92.795
2	0.827969	3.3935
3	0.198054	0.81174

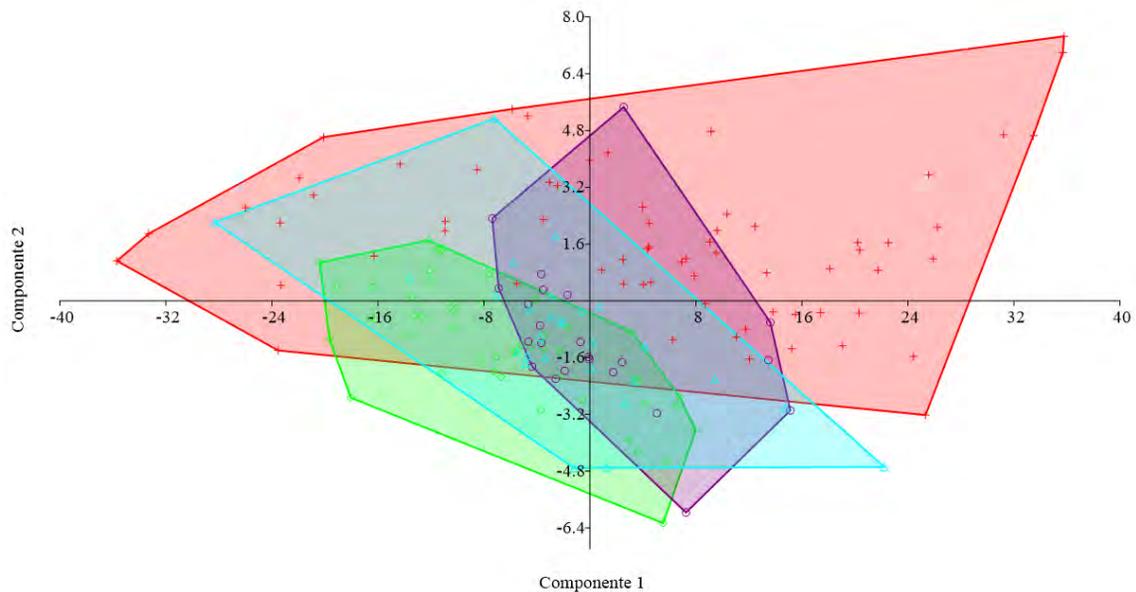


Figura 5. Morfoespacio definido por el análisis de componentes principales para las especies del complejo *A. cozumela* (*A. rodecki* en azul, *A. maslini* en verde, *A. cozumela* en morado) y su especie materna (*A. angusticeps* en rojo).

El análisis de funciones discriminantes generó tres funciones que explican el 100% de la variación total. El valor propio de la primera función discriminante explicó el 68.6% de la variación y las variables originales correlacionadas con esta función fueron todas las

características analizadas a excepción de la distancia del talón-punta del cuarto dedo (DT4D). El valor propio para la segunda función representó 25.8% de la variación, sin embargo, esta función no parece estar relacionada de manera significativa con las variables analizadas. Mientras que la tercera y última función discriminante explicó el 5.6% de la variación y se correlacionó con la única variable no explicada por la función número uno, la longitud de talón-punta del cuarto dedo (DT4D; cuadro 3).

Cuadro 3. Análisis discriminante fundamentado en las variables morfológicas estudiadas (*correlación significativa).

Variable	Función		
	1	2	3
Valor propio	1.191	0.448	0.097
Variación explicada (%)	68.6	25.8	5.6
Variación explicada acumulada (%)	68.6	94.4	100
Correlación canónica	0.737	0.556	0.297
Variable original	Matriz de estructura		
LC	-0.534*	1.450	-1.024
AC	1.547*	1.418	0.868
LP	0.376*	-1.826	-4.575
DNO	-0.134*	0.818	0.291
DOH	-0.809*	1.082	0.899
AIC	-0.435*	-1.318	1.115
MO	-0.389*	0.458	0.456
LHC	1.190*	-1.303	1.013
DIA	-1.391*	0.186	-0.152
DAC	-0.086*	0.289	0.693
DC3D	-0.060*	0.489	-0.499
LF	0.743*	0.332	-0.106
LT	0.439*	-0.826	0.415
DT4D	0.026	-1.225	0.624*

El diagrama de dispersión reveló que las funciones discriminantes 1 y 2 en conjunto, explican el 94.4% de la variación total (figura 6).

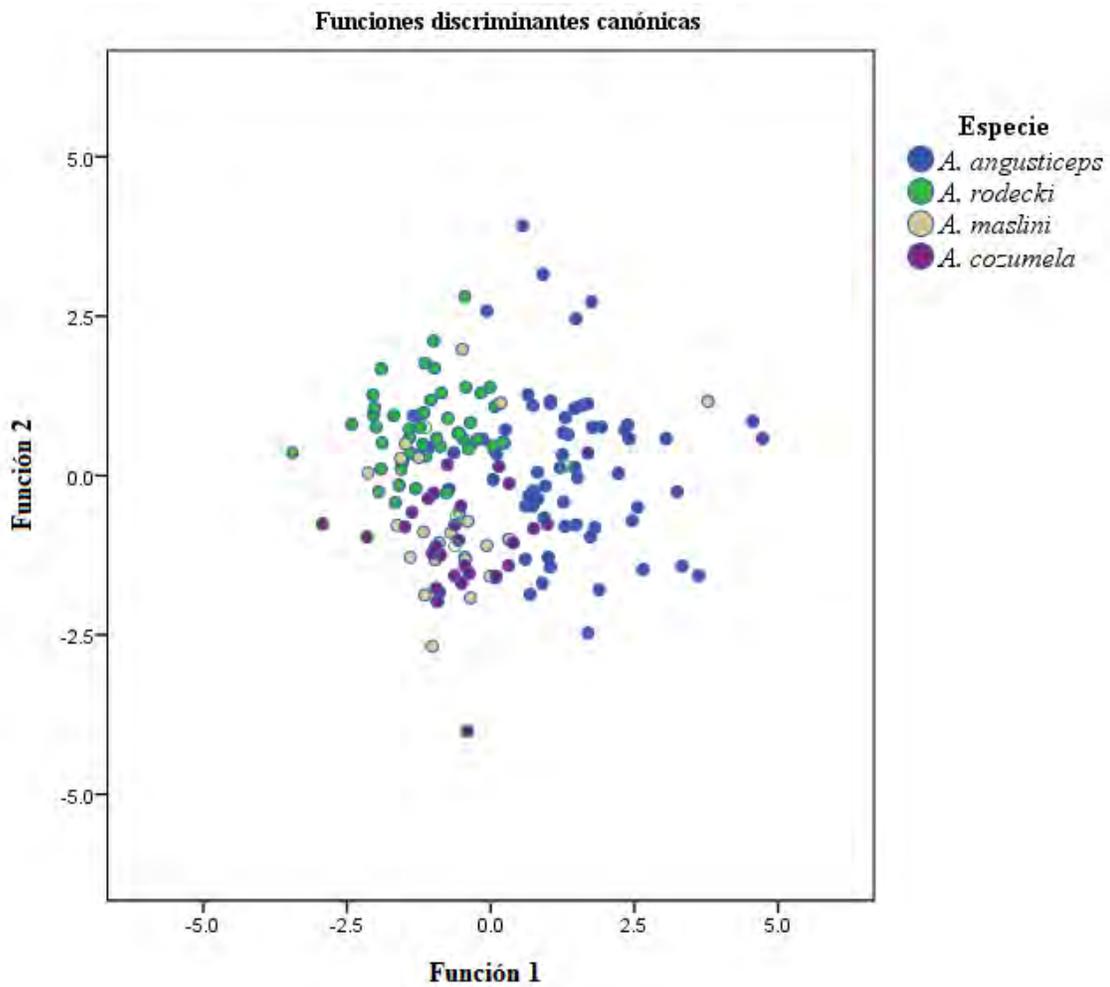


Figura 6. Diagrama de dispersión de las funciones discriminantes canónicas 1 y 2.

El análisis de varianza realizado para cada una de las variables mostró que todas las características evaluadas presentan diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$) a excepción de la característica distancia axila-ingle (DIA) que presenta valores similares para todos los taxones (cuadro 4). Por otra parte, las pruebas *post hoc* de Tukey ($p < 0.05$; Zar, 1999) obtenidas a partir de 1000 permutaciones de Bootstrap, permitieron establecer las diferencias significativas entre las distintas especies (figuras 7, 8 y 9). Varias características permitieron agrupar a las especies *Aspidoscelis angusticeps* y *A. maslini*: longitud de la cabeza (LC), la longitud del píleo (LP), la distancia de la narina al ojo (DNO), la distancia de las escamas supraoculares al hocico (DOH), el alto de la cabeza (AIC), la apertura del hocico (MO) y la distancia del codo a la punta del tercer dedo (DC3D). Además, estas mismas características permitieron que las especies partenogenéticas se integraran en un segundo grupo (figuras 7, 8 y 9).

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza para las características morfométricas.

<i>Características</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	F	P	<i>gl</i>
LC	149.9	10.23	<0.05	164
AC	64.84	17.12	<0.05	164
LP	100.03	10.29	<0.05	164
DNO	23	6.57	<0.05	164
DOH	37.88	6.44	<0.05	164
AIC	49.3	10.96	<0.05	164
MO	74.91	8.18	<0.05	164
LHC	2146.67	7.9	<0.05	164
DIA	204.87	2.2	0.09	164
DAC	19.33	6.05	<0.05	164
DC3D	166.4	9.74	<0.05	164
LF	377.97	28.82	<0.05	164
LT	206.17	15.82	<0.05	164
DT4D	370.01	13.54	<0.05	164

Las características longitud hocico-cloaca (LHC), distancia axila-codo (DAC) y la distancia del talón a la punta del cuarto dedo (DT4D), permitieron la formación de dos grupos. El primero conformado por las especies *A. angusticeps*, *A. maslini* y *A. cozumela*, y un segundo grupo que permite agrupar a las tres especies partenogenéticas (figuras 7, 8 y 9).

Por otra parte, las características morfométricas ancho de la cabeza (AC), longitud del fémur (LF) y longitud de la tibia (LT), separaron en grupos distintos a las especies partenogenéticas y *A. angusticeps*, aunque la LT permitió agrupar a las especies *A. maslini* y *A. cozumela*. Además, *A. cozumela* y *A. rodecki* formaron un tercer grupo (figuras 7, 8 y 9).

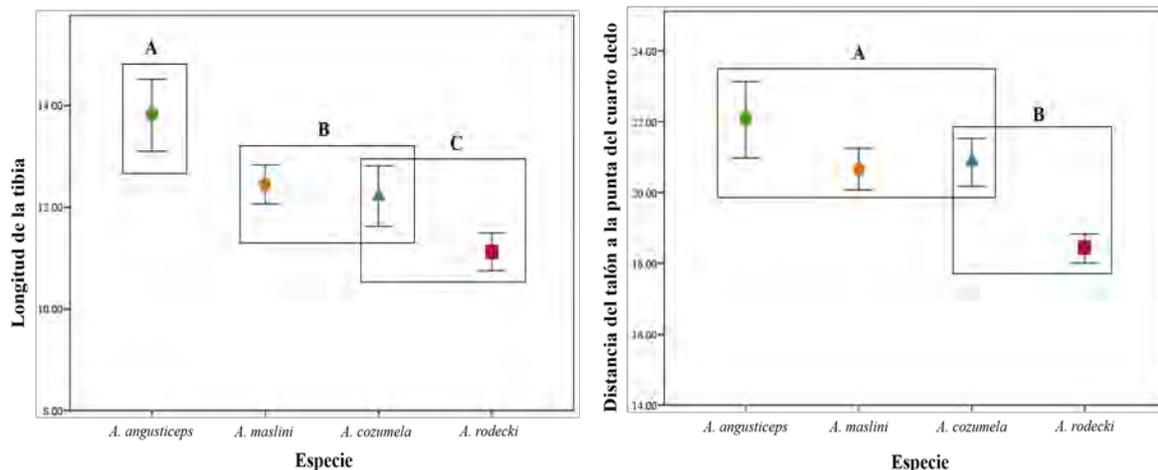


Figura 7. Análisis de varianza de las características LT y DT4D. Las letras en las gráficas indican los grupos formados que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$), los símbolos indican a las especies (círculo *A. angusticeps*, pentágono *A. maslini*, triángulo *A. rodecki* y cuadro *A. cozumela*) y las barras el error estándar.

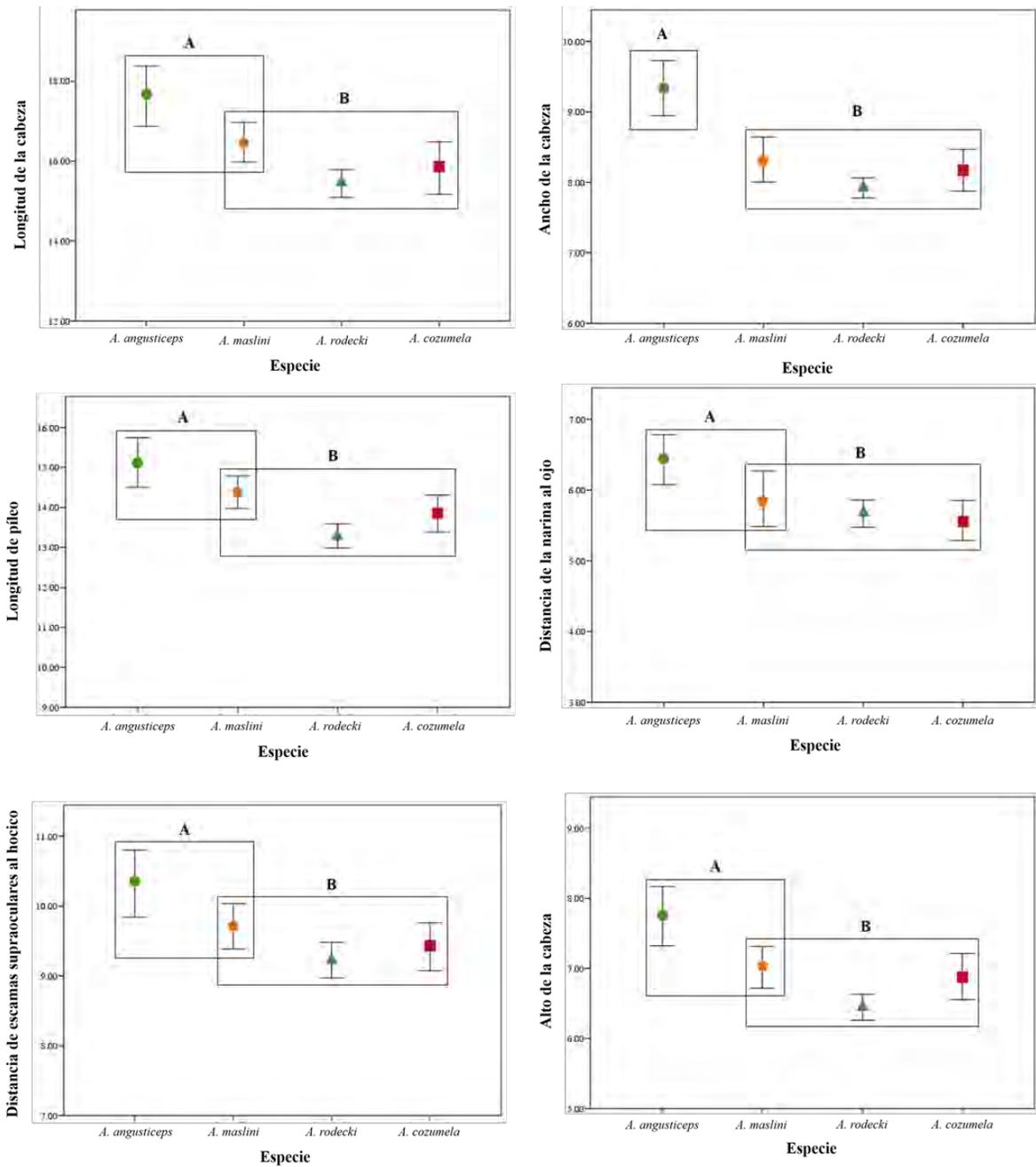


Figura 8. Análisis de varianza de las características LC, AC, LP, DNO, DOH y AIC. Las letras en las gráficas indican los grupos formados que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$), los símbolos indican a las especies (círculo *A. angusticeps*, pentágono *A. maslini*, triángulo *A. rodecki* y cuadro *A. cozumela*) y las barras el error estándar.

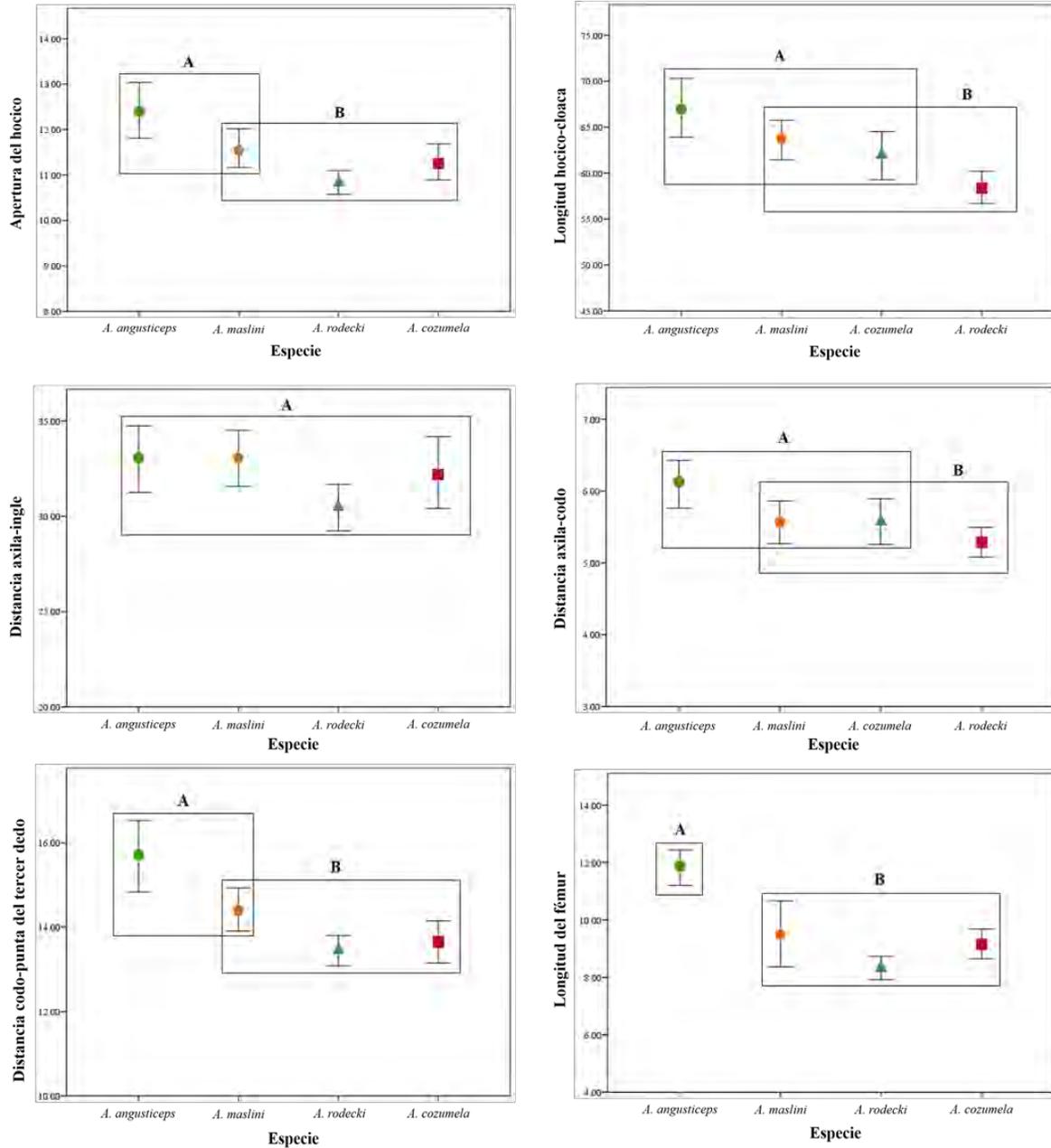


Figura 9. Análisis de varianza de las características MO, LHC, DIA, DAC, DC3D y LF. Las letras en las gráficas indican los grupos formados que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$), los símbolos indican a las especies (círculo *A. angusticeps*, pentágono *A. maslini*, triángulo *A. rodecki* y cuadro *A. cozumela*) y las barras el error estándar.

8. DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio muestran que las lagartijas partenogénicas del complejo *Aspidoscelis cozumela* presentan variación morfológica moderada, en comparación con la que presenta su especie materna (*Aspidoscelis angusticeps*; figura 5), ya que el área de morfoespacio de la especie gonocórica es de más del doble de la que presentan las especies unisexuales, lo cual puede ser atribuido a la reproducción clonal de estas últimas (Cole *et al.*, 2016). Los estudios realizados con diversas especies clonales de lacertilios han mostrado que varias de ellas presentan poca variabilidad morfológica y algunas de ellas muestran características homogéneas a través de toda su área de distribución (Parker y Selander, 1984; Avise, 2008). Sin embargo, se ha visto que mutaciones de pequeña magnitud, pueden producir clones con morfología ligeramente distinta dentro de los linajes unisexuales (Parker y Selander, 1976; Dessauer y Cole, 1989; Lutes *et al.*, 2011). Esto, puede estar ocasionando los niveles variables de diversidad morfológica dentro de los lacertilios del complejo *A. cozumela* (ver capítulo 2).

Es importante señalar, que a pesar de la variación morfológica observada, los datos morfométricos utilizados en este estudio, no permitieron distinguir a las especies que integran el complejo partenogénico (*A. cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki*), ni diferenciarlas de su especie materna (figura 6). Solo los análisis de varianza permitieron la formación de grupos que difieren dependiendo de las características analizadas. La mayor parte de las características permite separar a las especies unisexuales de *A. angusticeps*, aunque atributos como longitud de la cabeza, longitud del píleo y apertura del hocico entre otras, sugieren una agrupación entre *A. angusticeps* y *A. maslini*.

A diferencia de lo que ocurre en otros grupos de lagartijas, en las que se observa una variación morfológica amplia (Jackman *et al.*, 1997), los lacertilios del género *Aspidoscelis*,

se caracterizan por presentar características morfológicas homogéneas. A pesar de ocupar un área geográfica amplia (desde Estados Unidos de América hasta América Central) y utilizar diversos ambientes (pastizales, chaparrales, matorrales, bosque, selvas y playas, entre otros). Se ha sugerido que los miembros de este género exhiben poca diferenciación morfológica debido a que todas ellas presentan un comportamiento de forrajeo activo (Garland, 1993).

Sin embargo, varios estudios realizados en los últimos años han revelado la existencia de variabilidad morfológica suficiente para distinguir a varias especies unisexuales de *Aspidoscelis*, de sus especies maternas. El estudio en que se comparó la variabilidad morfológica de la especie unisexual *Aspidoscelis exsanguis* y su especie materna (*A. inornatus*) a través de análisis multivariados, reveló que las especies partenogenéticas pueden tener niveles de variación similares a los que presentan las especies gonocóricas (Cole *et al.*, 2016). Dichos estudios se han realizado principalmente con caracteres de escutelación y han permitido detectar variación al interior de las especies del complejo *A. cozumela* y diferenciarlas de sus especies parentales (Taylor y Cooley 1995 a, b; Elizalde Rocha, 2007).

Como se señaló antes, las características morfométricas no resultaron adecuadas para distinguir a las especies del complejo *A. cozumela*, sin embargo, existen otras características que permiten identificar a cada una de las especies. La distribución de las cinco especies de *Aspidoscelis* en la Península de Yucatán (figura 1), en combinación con patrones de coloración y caracteres de escutelación, permiten distinguir a cada una de las especies unisexuales y a sus especies parentales (Beargie y McCoy, 1964; Campbell, 1998; Lee, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Elizalde Rocha, 2007). *A. angusticeps* es la especie que presenta la distribución más amplia, pues se encuentra en zonas costeras tanto de la región este, como la oeste de la península de Yucatán y en zonas abiertas al interior de la misma. Los miembros

de la especie presentan una coloración verde olivo a pardo, con seis o siete líneas dorsolaterales de color crema o amarillo, evidentes en los jóvenes y hembras de todas las poblaciones. En la región dorsal de algunos machos jóvenes, llegan a presentarse algunas manchas de color oscuro, que durante la etapa adulta, pueden cubrir toda esta región. La cola y las extremidades presentan una coloración rojiza en hembras y jóvenes, mientras que en los machos adultos llegan a ser pardas o gris-azuladas. Ventralmente, los machos presentan color negro, principalmente en la zona interaxilar (Beargie y McCoy, 1964; Campbell, 1998; Lee, 2000). El patrón de coloración en extremidades y cola es exclusivo de los individuos pertenecientes a *A. angusticeps*.

Por otra parte, *A. deppii* se distribuye en áreas de elevaciones bajas en la vertiente del Atlántico desde el norte de Veracruz hasta suroeste de Campeche y en los valles de Chiapas y centro de Guatemala, hasta Honduras y El Salvador. Además, se encuentra desde Guerrero hasta Costa Rica, en la región del Pacífico. En la Península de Yucatán, se presenta únicamente en el suroeste de Campeche y en áreas adyacentes de Tabasco. Los individuos de las poblaciones de esta región presentan una coloración dorsal parda, con ocho líneas longitudinales de color crema o amarillo, que se originan en la cabeza y se extiende hasta la base de la cola. Las extremidades son oscuras con manchas o líneas irregulares de color crema o gris. La coloración ventral es gris tenue en las hembras y gris o negro azulado en la región interaxilar de los machos (Lee, 2000).

Las especies partenogenéticas, presentan poblaciones disyuntas en regiones específicas de la península de Yucatán. *Aspidoscelis cozumela* es la especie que cuenta con la distribución geográfica más restringida, pues es endémica de isla Cozumel, en el estado de Quintana Roo. En la actualidad esta localizada en algunas zonas de playas arenosas y rocosas

de la isla, pero también se ha visto a la orilla de la carretera y en las ruinas mayas (Manríquez-Morán, 2002). La coloración de los individuos de esta especie va del verde olivo al pardo, con líneas dorsolaterales de color amarillo. La cabeza y las extremidades presentan una coloración parda. La coloración ventral presenta una pigmentación tenue de color gris (Lee, 2000; Manríquez-Morán, 2002).

Aspidoscelis rodecki, es también una especie endémica de la península de Yucatán, con una distribución histórica en Isla Contoy, Isla Mujeres, Puerto Juárez y Punta Sam, en el estado de Quintana Roo (Lee, 2000). Llegó a ser una especie común en las playas arenosas de estos sitios, pero en la actualidad se considera extinta de Isla Mujeres y las poblaciones de Puerto Juárez y Punta Sam han disminuido considerablemente en los últimos años (Manríquez-Morán y Méndez-de la Cruz, 2012). La coloración del cuerpo de los individuos de esta especie va del verde olivo al gris, con cabeza y patas pardas en algunas ocasiones, las líneas dorsolaterales están ausentes. La región ventral presenta una coloración gris tenue y durante la época de reproducción, la región gular presenta coloración amarilla o azul (Lee, 2000; Manríquez-Morán, 2002).

Aspidoscelis maslini, es la especie del complejo *A. cozumela* que presenta la distribución geográfica más amplia, con poblaciones disyuntas en México, Belice y la región de El Petén en Guatemala (Campbell, 1998; Lee, 2000). Es común en hábitats abiertos y perturbados, como orillas de carretera, plantaciones de coco y en las playas arenosas de las islas adyacentes y la región costera de la península de Yucatán (Lee, 2000). La coloración presente en esta especie varía dependiendo de la población. En poblaciones como Champotón y Escárcega en Campeche y Puerto Morelos en Quintana Roo, los individuos presentan coloración parda y ocasionalmente verde olivo detrás de la cabeza. Las líneas dorsolaterales

son completas (desde la cabeza hasta la base de la cola), de color blanco en Champotón y de color amarillo en Escárcega y Puerto Morelos, aunque en esta última población, las líneas son quebradas. En Mahahual (Quintana Roo) y Calakmul (Campeche), la coloración varía de verde olivo a pardo, con líneas dorsolaterales de color amarillo. En Mahahual, la coloración ventral es ocasionalmente azul. En la población de Cayo Norte, los individuos presentan una coloración parda, con líneas completas color beige y patas moteadas (Manríquez-Morán, 2002).

Como se mencionó anteriormente, las especies unisexuales del complejo *A. cozumela*, presentan una distribución disyunta, principalmente en la región costera de la península de Yucatán y en las islas adyacentes, por lo que la distribución geográfica en combinación con los patrones de coloración, permiten distinguir a los individuos de las diferentes especies (Manríquez-Morán, 2002; Elizalde Rocha, 2007). Aunque la coloración puede ser extremadamente variable dentro de las especies de *Aspidoscelis*, en el caso de las especies de la península de Yucatán, esta característica permite distinguir también a *A. maslini* de sus especies parentales en los sitios donde se encuentran en simpatria (Manríquez-Morán, 2002): Isla del Carmen (*A. maslini* – *A. deppii*) y Carretera Chetumal – Bacalar (*A. maslini* – *A. angusticeps*).

9. CONCLUSIÓN

Las características morfométricas utilizadas en este estudio y el análisis discriminante realizado no permitieron diferenciar a las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela*, ni distinguirlas de su especie materna, a pesar de la variación observada en dichas

características. Tal como se muestra en la predicción, *A. angusticeps* presenta una variación mayor, relacionada con su modo de reproducción sexual y su distribución amplia. Mientras que en las especies partenogenéticas, *A. maslini* es la especie que exhibe variabilidad mayor y una distribución geográfica más amplia.

10. LITERATURA CITADA

- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. 2000. Genetic homogeneity based on skin histocompatibility and the evolution and systematics of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis* (Sauria: Teiidae). *Canadian Journal of Zoology* 78: 895-904.
- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. 2001. Histocompatibility between clonal complexes A and B of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis*: evidence from separate hybrid origins. *Copeia* 2001: 262-266.
- Adams, D., F. Rohlf y D. Slice. 2013. A field comes of age: Geometric Morphometrics 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24: 7-14
- Aerts, P., R. Van Damme, B. Vanhooydonck, A. Zaaf y A. Herrel. 2000. Lizard locomotion: How morphology meets ecology. *Netherlands Journal of Zoology* 50: 261-277.
- Aguilar-Moreno, M., F. J. Rodríguez-Romero, A. Aragón Martínez, J. A. Muñoz-Manzano, G. Granados-González y O. Hernández-Gallegos. 2010. Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 585-592.

- Aguirre, L. F., A. Herrel, R. Van Damme y E. Matthysen. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical Savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 1271-1278.
- Andrews, R. M., T. Mathies y D.A. Warner. 2000. Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs* 14: 420-431.
- Ashburner, J. y K. Friston. 2003. Morphometry. En: *Human Brain Function* (Eds. Frackowiak, R., K. Friston, C. Frith, R. Dolan, K. Friston, C. Price, S. Zeki, J. Ashburner y W. Penny), pp. 1-21. Academic Press, Londres.
- Avise, J. C. 2008. *Clonality: The genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals*. Oxford: Oxford University Press. 237 pp.
- Beargie, K. y C. J. McCoy. 1964. Variation and relationships of the teiid lizard *Cnemidophorus angusticeps*. *Copeia* 1964: 561-570.
- Betz, O. 2006. Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 15:409-416.
- Braña, F. 1996. Sexual dimorphism in Lacertid lizards: Male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75:511-523.
- Butler, M. A. 2007. Vive le difference! Sexual dimorphism and adaptive patterns in lizards of the genus *Anolis*. *Integrative and Comparative Biology* 47: 272-284.
- Butler, M. A. y J. B. Losos. 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Great Antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs* 72:541-559.

- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan, and Belize. Animal Natural History Series, Vol. 4. University of Oklahoma Press. Norman, Oklahoma.
- Carrascal, L. M., E. Moreno y J. L. Tellería. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Ecography* 13: 105-111.
- Cole, C. J., H. L. Taylor y C. R. Townsend. 2016. Morphological variation in a unisexual whiptail lizard (*Aspidoscelis exsanguis*) and one of its bisexual parental species (*Aspidoscelis inornata*) (Reptilia: Squamata: Teiidae): Is the clonal species less variable? *American Museum Novitates* 3849: 1-20.
- Cordes, J. E., y J. M. Walker. 2006. Evolutionary and systematic implications of skin histocompatibility among parthenogenetic teiid lizards: three color pattern classes of *Aspidoscelis dixonii* and one of *Aspidoscelis tessellata*. *Copeia* 1: 14-26.
- Darevsky, I. S. 1958. Natural parthenogenesis in certain subspecies of rock lizard, *Lacerta saxicola*. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 122: 730-732.
- Dessauer, H. C. y C. J. Cole. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. En: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds). Pp. 49-71. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Eguiarte, L., V. Souza y X. Aguirre. 2007. *Ecología Molecular*. Instituto de Ecología, México. 592 pp.
- Elizalde-Rocha, S. P. 2007. Evolución y sistemática de las lagartijas partenogenéticas del género *Aspidoscelis* (Squamata: Teiidae) de la Península de Yucatán. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México. 45 pp.
- Futuyma, D. J. 2005. Progress on the origin of species. *PLoS Biology* 3: 62.

- Galindo-Gil, S., F. D. J. Rodríguez-Romero, A. S. Velázquez-Rodríguez y R. Moreno-Barajas. 2015. Correlaciones morfológicas entre la forma de la cabeza, dieta y uso de hábitat de algunos *Sceloporus* de México: Un análisis cuantitativo. *International Journal of Morphology* 33: 295-300.
- Garland, T. Jr. y J. B. Losos. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. En: Wainwright P. C. y Reilly S. (eds.). Pp. 240-302. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Chicago IL: University of Chicago Press
- Garland, T. Jr. 1993. Locomotor performance and activity metabolism on *Cnemidophorus tigris* in relation to natural behaviors. En: Wright J. W. y L. J. Vitt (eds.). *Biology of the whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History. Norman, Oklahoma.
- González-Marín, A., M. Morando y L. J. Ávila. 2016. Morfología lineal y geométrica en un grupo de lagartijas patagónicas del género *Phymaturus* (Squamata: Liolaemini). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 399-408.
- Hernández-Gallegos, O., N. L. Manríquez-Morán, F. R. Méndez, M. Villagrán, y O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatan Peninsula of Mexico. *Biogeographica* 74: 117-124.
- Herrel, A., L. Spithoven, R. van Damme, y F. de Vree. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology* 13:289-297.

- Herrel, A., S. E. Vincent, M. E. Alfaro, S. Van Wassenbergh, B. Vanhooydonck y D. J. Irschick. 2008. Morphological convergence as a consequence of extreme functional demands: examples from the feeding system of natricine snakes. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1438-1448.
- Huyghe, K., B. Vanhooydonck, H. Sceers, M. Molina-Borja y R. Van Dame. 2005. Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology* 19: 800-807.
- IBM Corp. Released 2013. IBM SPSS Statistics for Windows. Version 22.0. IBM Corp. Armonk, NY.
- Jackman, T., J. B. Losos, A. Larson, y K. de Queiroz. 1997. Phylogenetic studies of convergent adaptive radiation in Caribbean *Anolis* lizards. En T. Givnish y K. Systma (eds.). Pp. 535-557. *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge University Press.
- Kaliontzopoulou, A. 2011. Geometric morphometrics in herpetology: modern tools for enhancing the study of morphological variation in amphibians and reptiles. *Basic and Applied Herpetology* 25: 5–32.
- Knox, A. K., J. B. Losos y C. J. Schneider. 2001. Adaptive radiation versus intraspecific differentiation: morphological variation in Caribbean *Anolis* lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 904-909.
- Lee, J. C. 2000. *A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world: the lowlands of Mexico, northern Guatemala, and Belize*. Cornell University Press.
- Lilliefors, H. W. 1967. On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown, *Journal of the American Statistical Association* 62: 399–402.

- Losos, J. B. y R. E. Ricklefs. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457: 830.
- Lutes, A. A., W. B. Neaves, D. P. Baumann, W. Wiegräbe y P. Baumann. 2011. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizard. *Nature* 464: 283-286.
- Manning, G. J., C. J. Cole, H. C. Dessauer y J. M. Walker. 2005. Hybridization between parthenogenetic lizards (*Aspidoscelis neomexicana*) and gonochoristic lizards (*Aspidoscelis sexlineata viridis*) in New Mexico: ecological, morphological, cytological, and molecular context. *American Museum Novitates* 1-56.
- Manríquez-Morán, N. L. 2002. Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Doctorado, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 108 pp.
- Manríquez-Morán, N. L. 2007. Diversidad clonal en los lacertilios unisexuales del género *Aspidoscelis*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 15: 1-12.
- Manríquez-Morán, N. L. y F. R. Méndez-de la Cruz. 2012. Origin and clonal diversity of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): Chromosomal evidence. *Phyllomedusa* 11: 29-35.
- Melville, J., Harmon, L. J. y J. B. Losos. 2006. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 557-563.
- Parker, E. D. Jr. y R. K. Selander. 1976. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tessellatus*. *Genetics* 84:791-805.

- Parker, E. D. y R. K. Selander. 1984. Low clonal diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 40: 245-252.
- Parker, E. D., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. En: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds.), Pp. 72-86. New York State Museum Bulletin 446, New York.
- Paulissen, M. A. 2001. Ecology and behavior of lizards of the parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis* complex and their gonochoristic relative *Cnemidophorus gularis*: Implications for coexistence. *Journal of Herpetology* 35: 282-292.
- Reeder, T. W., C. J. Cole y H. C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365:1-61.
- Sälgeback, J. 2006. Functional morphology of gastropods and bivalves. Uppsala, Acta Universitatis Upsaliensis. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 257.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur konstruktions-morphologie. *Lethaia* 3: 393-396.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995a. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica* 51: 67-76.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995b. Patterns of meristic variation among parthenogenetic teiid lizards (genus *Cnemidophorus*) of the Yucatán Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* and *C. deppei*. *Journal of Herpetology* 29: 583-592.

- Taylor, H. L., J. M. Walker, C. J. Cole y H. C. Dessauer. 2015. Morphological divergence and genetic variation in the triploid parthenogenetic teiid lizard, *Aspidoscelis neotesselata*. *Journal of Herpetology* 49: 491-501
- Taylor, H. L., J. M. Walker, J. E. Cordes y G. J. Manning. 2005. Application of the evolutionary species concept to parthenogenetic entities: comparison of postformational divergence in two clones of *Aspidoscelis tessellata* and between *Aspidoscelis cozumela* and *Aspidoscelis maslini* (Squamata: Teiidae) *Journal of Herpetology* 39: 266-277
- Vidal, M. A., A. Veloso, y M. A. Méndez. 2006. Insular morphological divergence in the lizard *Liolaemus pictus* (Liolaemidae). *Amphibia-Reptilia* 27: 103-111.
- Walker, B., C. S. Holling, S. R. Carpenter y A. Kinzig. 2004. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and Society* 9: 2.
- Walker, J. M. 1987. Distribution and habitat of the parthenogenetic whiptail lizard, *Cnemidophorus laredoensis* (Sauria: Teiidae). *American Midland Naturalist* 319-332.
- Walker, J. M., J. E. Cordes y H. L. Taylor. 1997. Parthenogenetic *Cnemidophorus tessellatus* complex (Sauria: Teiidae): a neotype for diploid *C. tessellatus* (Say, 1823), redescription of the taxon, and description of a new triploid species. *Herpetologica* 53: 233–259.
- Walker, J. M., W. C. Guest, J. E. Cordes y M. A. Paulissen. 1989. Morphological and chromosomal evidence of hybridization between all-female *Cnemidophorus laredoensis* and gonochoristic *Cnemidophorus gularis* *Copeia* 4: 1059-1064.

- Warheit, K. I., J. D. Forman, J. B. Losos y D. B. Miles. 1999. Morphological diversification and adaptive radiation: a comparison of two diverse lizard clades. *Evolution* 53: 1226-1234.
- Williams, E. E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology* 6: 47-89
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61: 343-365.
- Zar, J. H. 1999. Comparing simple linear regression equations. En: *Biostatistical Analysis* (eds.) Pp. 360–375. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall
- Zweifel, R. G. 1965. Variation in and distribution of the unisexual lizard, *Cnemidophorus tessellatus*. *American Museum Novitates* 2235: 1–49.

VI. CAPITULO 2

VARIACIÓN GENÉTICA DEL COMPLEJO *Aspidoscelis cozumela*

1. INTRODUCCIÓN

Los estudios realizados a la fecha indican que a pesar de la reproducción clonal, la mayor parte de las especies unisexuales de lacertilios presentan algún grado de diversidad genética (MacCulloch *et al.*, 1995; Fu *et al.*, 1999; Manríquez-Morán *et al.*, 2014). La variabilidad genética presente en las especies unisexuales o diversidad clonal, es producida por recombinación o mutación, posteriores al origen de la partenogénesis (Parker *et al.*, 1989).

Algunos autores sugieren que la diversidad genética en especies clonales está correlacionada con el tamaño del área que ocupan estas especies (Moritz *et al.*, 1992), las condiciones del hábitat y el tiempo transcurrido desde el origen de las especies clonales (Dessauer *et al.*, 1989; Parker *et al.*, 1989).

Diversos estudios, han concluido que las especies unisexuales con origen híbrido presentan niveles bajos de variación intraespecífica y por lo general, consisten en un clon común generalizado con unos pocos clones raros (Vergun *et al.*, 2014). Se ha visto que las especies unisexuales que han invadido áreas extensas y heterogéneas o que tienen un origen antiguo, pueden estar integradas por dos o más clones con características genéticas distintas (Manríquez Morán, 2002).

Como se mencionó previamente, la utilización de marcadores moleculares nucleares y citoplásmicos ha permitido evaluar la variación genética de las especies unisexuales (Simon *et al.*, 2003). Dentro de ellos destacan los marcadores de evolución rápida como el DNA mitocondrial y los microsatélites, que permiten detectar variaciones mínimas dentro y entre

especies clonales (Manríquez-Morán *et al.*, 2014; Vergun *et al.*, 2014). Además, son marcadores complementarios al identificar a las especies parentales (Awise *et al.*, 1992).

2. ANTECEDENTES

2.1 Microsatélites (marcadores nucleares)

Los microsatélites, son marcadores moleculares altamente variables, por lo que son una herramienta útil para evaluar la variación intraespecífica de las especies unisexuales. Además, por ser marcadores de tipo codominante, permiten llevar a cabo la caracterización genética de las poblaciones y su relación con las especies gonocóricas que les dieron origen (Korchagin *et al.*, 2004; Omel'chenko *et al.*, 2009; Vergun *et al.*, 2014; Tarkhnishvili *et al.*, 2017).

Los microsatélites son secuencias repetitivas en tándem muy abundantes (se estima que en el genoma nuclear de vertebrados existen de 100,000 a 200,000) y selectivamente neutras (Goldstein y Pollock, 1994). Otro aspecto importante es que presentan una gran capacidad de modificación debido al deslizamiento de las hebras del DNA durante la replicación (Kayser y Sajantila, 2001), lo que propicia el surgimiento de nuevos alelos sin la pérdida de los preexistentes, ya que se ubican en sitios en los cuales la selección es neutra por lo que en ellos se presenta una heterocigosidad alta. Además, la comparación de los genotipos presentes en los organismos partenogénéticos y sus especies parentales ha permitido detectar eventos demográficos históricos como la dispersión poblacional (Goldstein y Schlotterer 1999).

Por ser altamente polimórficos en cuanto a su longitud, es que son regiones adecuadas para usarse como marcadores moleculares a nivel poblacional (Zane *et al.*, 2002). El alto grado de polimorfismo es producto de la elevada tasa de mutación que se presenta en estos marcadores (de 1×10^{-3} hasta 1×10^{-6} por sitio, por generación; Schlotterer, 2000).

Los estudios en los que se han utilizado estos marcadores moleculares son numerosos en humanos, plantas y animales con reproducción sexual (Zhivotovskii *et al.*, 2006). Sin embargo, han sido poco utilizados para la determinación de la variación y estructura genética en especies clonales (Omel'chenko *et al.*, 2009).

Estudios anteriores a la utilización de los microsatélites fueron realizados con aloenzimas con el fin de evaluar la diversidad genética en algunas especies partenogenéticas. Un análisis realizado en la especie *Darevskia armeniaca* mostró la existencia de dos clones, uno de ellos abundante y con una distribución amplia y el segundo, restringido geográficamente. La variación genética baja encontrada en esta especie sugiere un origen reciente del taxón partenogenético que además es producto de una sola hibridación entre sus especies parentales. Estos niveles bajos concuerdan con los encontrados por Parker (1979) en la especie *Aspidoscelis tessellatus*, pero son superiores a los encontrados en *A. neomexicanus* y *D. rostombekovi* (Parker y Selander, 1984).

Uno de los primeros trabajos en los cuales se utilizaron los microsatélites con la finalidad de evaluar la variación genética de una especie partenogenética, es el realizado en *Darevskia unisexualis*, el cual reveló que los alelos del locus analizado diferían en cuanto al tamaño y estructura. Además, se proporcionó información acerca de las especies que hibridaron para dar origen a *D. unisexualis* ya que detectaron la presencia de dos alelos en

las regiones flanqueantes del genoma híbrido heredadas del genoma de las especies *D. raddei* y *D. valentini* (Korchagin *et al.*, 2004; Omel'chenko *et al.*, 2009).

La utilización de microsatélites en lagartijas partenogenéticas del género *Lepidophyma* ha proporcionado evidencia de orígenes no híbridos independientes para las poblaciones diploides de las dos especies unisexuales del género que se distribuyen en Costa Rica y Panamá. Los estudios basados en 14 loci de microsatélites, muestran una baja o nula heterocigosis en las especies partenogenéticas *Lepidophyma reticula* y *L. flavimaculatum* respectivamente, lo que sugiere un origen no híbrido explicado por la falta de heterocigosis en estas lagartijas (Sinclair *et al.*, 2009).

Un enfoque distinto al análisis de organismos clonales partenogenéticos utilizando microsatélites es el dado por Vergun *et al.* (2014) donde utilizaron este tipo de marcadores con la finalidad de identificar los eventos de hibridación y la divergencia postformacional de clones en la especie *Darevskia dahli*, encontrando que a diferencia de lo expuesto anteriormente por Murphy *et al.* (1997), *D. dahli* es un complejo de especies, producto de hibridaciones múltiples entre las especies *D. mixta* y *D. portschinskii*.

Posteriormente, mediante un análisis comparativo entre las especies *D. dahli*, *D. armeniaca* y sus especies parentales *D. mixta* (progenitor materno de ambas especies), *D. portschinskii* (progenitor paterno de *D. dahli*) y *D. valentini* (progenitor paterno de *D. armeniaca*) sugirieron que ambos linajes partenogenéticos descienden de uno o pocos híbridos de un área geográfica limitada (Tarkhnishvili *et al.*, 2017).

2.2 DNA mitocondrial (marcadores citoplasmáticos)

El DNA mitocondrial (mtDNA) ha sido de gran importancia para la inferencia de relaciones filogenéticas y estructura genética de las especies con reproducción clonal (Rentaria, 2007), debido a que presentan una tasa de mutación alta, que en el caso del gen que codifica para la subunidad I de la citocromo oxidasa, es de 2% a 2.8% de divergencia por millón de años (Passoni *et al.*, 2008).

La variación del mtDNA dentro de las especies unisexuales de lacertilios ha sido analizada utilizando los polimorfismos de los fragmentos producidos por enzimas de restricción (Moritz *et al.*, 1989) y la secuenciación (Fu *et al.*, 1999, 2000; Murphy *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Martínez-Núñez, 2010; Esquivel-Ramírez, 2012; Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

Varios estudios han mostrado que las especies clonales de origen híbrido exhiben haplotipos indistinguibles o muy similares a los de la especie gonocórica materna (Avisé, 2008), por lo que los marcadores mitocondriales han permitido detectar a las especies maternas de varios linajes unisexuales.

Los análisis del mtDNA realizados en las especies partenogenéticas del género *Darevskia* han mostrado que las siete especies clonales exhiben variación intraespecífica nula y un alto grado de similitud de mtDNA con respecto a sus especies maternas, sugiriendo un origen reciente de estas especies (Moritz *et al.*, 1992; Murphy *et al.*, 2000).

De igual modo, la especie *Heteronotia binoei* muestra una diversidad genética mitocondrial muy baja (0.1%), en comparación con la diversidad encontrada en su especie materna, que es de 3.7%. De igual modo, *Lepidodactylus lugubris* presenta una diversidad

genética intraespecífica de 0.12%, y una divergencia genética baja con respecto a su especie materna (Moritz *et al.*, 1992).

Por otra parte, en la especie partenogenética *Aspidoscelis uniparens* se han encontrado divergencias genéticas intraespecífica de 0.16%, un valor relativamente alto en comparación con la especie *A. tessellatus* (0.06%) pero consistentes con otros valores encontrados en las especies *A. exsanguis* (0.22%) y *A. velox* (0.22%; Moritz *et al.*, 1989b). Sin embargo, dichos valores son relativamente bajos, si se comparan con el encontrado en *A. inornatus* (2.4%), la especie materna de *A. uniparens*.

En el complejo *Aspidoscelis cozumela*, se han registrado divergencias que van del 0.09% al 0.45% entre cinco poblaciones de *A. maslini*, del 0.27% entre las dos poblaciones de *A. rodecki* y divergencia nula entre los individuos de *A. cozumela* mediante la utilización de los genes ND4 (subunidad 4 de la NADH-deshidrogenasa) y del citocromo b (Manríquez-Morán *et al.*, 2014). Además, Esquivel-Ramírez (2012) utilizando el gen que codifica para la subunidad 2 de la NADH deshidrogenasa (ND2) encontró que las distancias genéticas promedio entre las distintas especies del complejo partenogenético que van de 0.1% a 0.32%.

3. JUSTIFICACIÓN

Dado que en las especies con reproducción clonal se han suprimido varios de los mecanismos que promueven la diversidad genética, se considera que son especies con variabilidad genética nula. Sin embargo, algunos estudios en los que se han utilizado marcadores moleculares han revelado la existencia de cierto grado de diferenciación en estos organismos. Con base en lo anterior, el presente estudio tiene como finalidad caracterizar genéticamente a las poblaciones de las especies *Aspidoscelis maslini*, *A. rodecki* y *A.*

cozumela mediante la utilización de microsatélites y DNA mitocondrial para realizar una propuesta sobre el origen y la evolución de este grupo unisexual.

4. OBJETIVO

Estimar la diversidad genética de las especies unisexuales *A. cozumela*, *A. maslini*, *A. rodecki* y sus especies parentales, mediante el análisis de microsatélites y secuencias de DNA mitocondrial, para evaluar la divergencia genética y la historia evolutiva del complejo clonal.

5. HIPÓTESIS

El grado de diversidad genética de las especies unisexuales y gonocóricas, estará determinado por su distribución geográfica y la heterogeneidad ambiental.

Predicción: Las especies con distribución geográfica amplia (*Aspidoscelis maslini* y *A. angusticeps*) presentarán una diversidad genética mayor, que las especies con distribución geográfica limitada.

6. MÉTODO

6.1 Obtención de muestras

Los ejemplares de las especies bajo estudio fueron recolectados por el personal del Laboratorio de Sistemática Molecular de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo del año 2009 al 2012, por lo que en el presente estudio se contó con una colección de 189 individuos de diferentes poblaciones de Tabasco, Campeche, Quinta Roo y Yucatán de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies parentales que permitieron la realización del análisis genético de los microsatélites y 75 organismos para la realización del

análisis mitocondrial (cuadro 1). Los ejemplares utilizados pertenecen a la Colección Herpetológica del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Cuadro 1. Poblaciones utilizadas en el estudio y tamaño de muestra utilizado en cada análisis.

Número	Especie	Población	Mitocondrial	Microsatélites
1	<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Puerto Juárez	3	14
2	<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Isla Contoy	3	14
3	<i>Aspidoscelis cozumela</i>	Cozumel	3	13
4	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Cayo Norte	3	4
5	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Calackmul	3	4
6	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Puerto Morelos	3	10
7	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Majahual	3	7
8	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Chetumal	3	4
	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>		3	5
9	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Champotón	3	15
10	<i>Aspidoscelis maslini</i>	Escarcega	0	1
	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>		0	4
11	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pedro A. Santos	3	3
12	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Celestún	3	14
13	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pochum	2	2
14	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Dzilbalchen	1	1
15	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chan-chen	1	1
16	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Nuevo X-can	1	1
17	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Hampolol	3	1
18	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Telchac	0	1
19	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Motul	3	5
20	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Umán	3	6
21	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Felipe C. Puerto	3	8
22	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Bacalar	3	6
23	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Holpelchen	3	3
24	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chun-ek	3	6
25	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Polyuc	2	4
26	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Dzinup	3	7
27	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Tihosuco	3	2
28	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Oxkutzcab	3	1
29	<i>Aspidoscelis deppii</i>	Isla del Carmen	1	17
	<i>Aspidoscelis maslini</i>		1	1
30	<i>Aspidoscelis deppii</i>	Miramar	0	4

6.2 Selección de los marcadores moleculares

6.2.1 Análisis de microsatélites

Se utilizaron los microsatélites Cvan7, propuesto Rowe *et al.* (2002) para la especie *Cnemidophorus vanzoi*, Ai5071 y Acos5, que fueron propuestos por Crawford *et al.* (2008) para las especies *Aspidoscelis inornatus* y *A. costatus*, los cuales han mostrado ser polimórficos en especies del género *Aspidoscelis*.

6.2.2 Análisis mitocondrial

Para llevar a cabo el análisis sobre variación genética mitocondrial de las especies del complejo *A. cozumela* y las especies que han sido propuestas como parentales (*A. angusticeps* y *A. deppii*) se utilizó uno de los marcadores del DNA mitocondrial que han mostrado ser variable incluso a nivel intraespecífico: el gen que codifica para la subunidad I la citocromo c oxidasa (COI), que además es utilizado como código de barras genético en varios grupos de animales (Hebert *et al.*, 2003). Así mismo, fueron utilizados los datos del marcador ND2 obtenidos por Esquivel-Ramírez (2012) con la finalidad de aumentar la cantidad de caracteres para la realización del análisis.

6.3 Extracción y amplificación del DNA

El DNA genómico fue extraído a partir de fragmentos de tejido hepático mediante el método de acetato de amonio 7.5 M propuesto por Fetzner (1999). La calidad y cantidad de DNA fue evaluada cualitativamente, mediante electroforesis en gel de agarosa al 1%.

La amplificación de los marcadores para los dos análisis se realizó mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR). La purificación de los productos se llevó a cabo mediante la técnica de polietilen-glicol.

6.4 Determinación del tamaño alélico de los microsatélites

Los alelos fueron obtenidos mediante electroforesis capilar en un secuenciador automático ABI Prism y observados en un electroferograma en el programa *Peak Scanner* (Applied Biosystems, 2006).

6.5 Análisis de los microsatélites

Con el fin de caracterizar genéticamente a los individuos de las poblaciones / especies utilizadas en el estudio se construyó un cuadro con los alelos encontrados para cada marcador y cada especie, con la finalidad de detectar los genotipos presentes en las especies analizadas.

El número de alelos (N_a) y la heterocigosidad esperada (H_e) fueron calculadas por locus y especie, en el programa Fstat ver. 2.9.3.2. Además, se realizó la estimación de la riqueza alélica (RA) por locus y por especie mediante el método de rarefacción incorporado en el programa HP-RARE ponderando para el tamaño mínimo de muestra usado en las especies (Kalinowsky, 2005). Este enfoque permite obtener estimaciones imparciales de la riqueza alélica, estimando el número de alelos esperado en una submuestra de individuos seleccionados al azar en cada población, por lo que permite eliminar el efecto que ejerce el tamaño de una muestra (Kalinowsky, 2005).

Posteriormente se identificaron los alelos compartidos entre las poblaciones de las especies unisexuales y las especies parentales con la finalidad de reconocer los alelos

heredados por parte de las especies gonocóricas que hibridaron para dar origen a las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela*.

6.6 Secuenciación del marcador mitocondrial

La secuenciación de los marcadores seleccionados se llevó a cabo a partir de los productos de PCR purificados, utilizando el kit Big Dye Terminator v3.1 (*Applied Biosystems*, 2002). Posteriormente, los productos de la reacción de secuenciación fueron purificados con *sephadex* en columnas Centri-Sep (*Princeton Separations*).

Finalmente, las secuencias fueron obtenidas automáticamente mediante un secuenciador AB1 3500xl, en el Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud del Instituto de Biología, UNAM.

6.7 Análisis del DNA mitocondrial

Las secuencias obtenidas fueron empalmadas y editadas con el conjunto de programas conocidos como *Staden Package* versión 2.0 (Staden *et al.*, 2003). Posteriormente, se llevó a cabo el alineamiento múltiple de las mismas, utilizando el programa *Clustal X* 2.0.11 (Thompson *et al.*, 1997).

Las matrices alineadas de cada uno de los genes fueron editadas mediante el programa *Mega 7* (Kumar *et al.*, 2016), en este mismo programa se obtuvo el modelo de evolución nucleotídica de cada matriz. Posteriormente, las matrices fueron concatenadas para llevar a cabo el análisis de los datos. La divergencia genética promedio para las secuencias de poblaciones y especies se estimó utilizando el modelo de K2 en el mismo programa.

6.8 Red de haplotipos

Se generó una red de haplotipos mediante los genes mitocondriales COI y ND2, para inferir las relaciones genealógicas entre los linajes unisexuales y su especie materna.

La red de haplotipos se construyó aplicando el algoritmo de Templeton *et al.* (1992) que permite estimar el número máximo de diferencias en pares de bases entre secuencias que pueden atribuirse a una serie de mutaciones únicas en cada sitio (conocido como límite de parsimonia), mediante el programa TCS 1.21 (Clement *et al.*, 2000) que implementa un enfoque de parsimonia estadística para estimar las relaciones genealógicas (Templeton *et al.*, 1992). Este método proporciona estimaciones de la genealogía genética a nivel de población que son más precisas que los métodos filogenéticos tradicionales (Clement *et al.*, 2000). El programa colapsa secuencias idénticas, calcula las frecuencias de los haplotipos en la muestra y los conecta a una red.

7. RESULTADOS

7.1 Genotipos detectados mediante el análisis de los microsatélites

El análisis de los tres microsatélites (Acos5, Cvan7 y Ai5071) para los 183 individuos de las especies del complejo partenogenético y sus especies parentales muestra que la especie *Aspidoscelis rodecki* presenta un genotipo único para el microsatélite Acos5 y dos genotipos respectivamente para los microsatélites Cvan7 y Ai5071. En *A. maslini* fueron detectados seis distintos genotipos del microsatélite Acos5 y cuatro genotipos, respectivamente para los dos microsatélites restantes (Cvan7 y Ai5071). En *A. cozumela*, el número de genotipos encontrados es inferior al encontrado en las otras dos especies del complejo unisexual, ya que presenta un genotipo por cada uno de los microsatélites (Anexo 1).

Por otra parte, la especie gonocórica *A. angusticeps* presenta 24 genotipos para el microsatélite Acos5, 48 genotipos para Cvan7 y 24 genotipos para el microsatélite Ai5071. Finalmente, en *A. deppii* fueron detectados cuatro genotipos en el microsatélite Acos5, siete en Cvan7 y tres en el microsatélite Ai5071 (Anexo 1).

7.2 Diversidad clonal detectada mediante los microsatélites

El análisis de variación de los microsatélites considerando estimaciones de la variación genética en términos del número de alelos (N_a), la heterocigosidad esperada (H_e) y la riqueza alélica (RA) muestra que la especie *Aspidoscelis rodecki* presenta un total de ocho alelos de los cuales tres corresponden al microsatélite Cvan7, tres al microsatélite Ai5071 y 2 al microsatélite Acos5. En cuanto a la heterocigosidad esperada, se presenta un valor promedio de 0.56 y presenta valores de riqueza alélica de 2.94 para el microsatélite Cvan7, 3 para Ai5071 y 2 para Acos5 (cuadro 2).

Por su parte *A. maslini* presenta 5 alelos y una riqueza alélica de 3.8 para el microsatélite Cvan7, 5 alelos y una riqueza alélica de 3.72 para Ai5071, 6 alelos y una riqueza alélica de 3.54 para el microsatélite Acos5. La heterocigosidad esperada para esta especie presenta el valor promedio más alto, que es de 0.60. En *A. cozumela* se encontraron solo dos alelos en cada uno de los microsatélites analizados y una riqueza alélica de 2, además presenta el valor promedio más bajo de heterocigosidad esperada, con 0.5 (cuadro 2).

Por otra parte, *A. angusticeps* mostró los valores más altos en las tres estimaciones realizadas (N_a , H_e y RA), ya que se encontraron un total de 19 alelos para el microsatélite Cvan7 y una riqueza alélica de 11.41.

Cuadro 2. Variabilidad genética en el complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies parentales. N = número de muestra por especie, n = número de muestra por locus, Na = número de alelos y RA = riqueza alélica corregida por el tamaño de muestra mediante el análisis de rarefacción.

Especie		Microsatélites			
		<i>Cvan7</i>	<i>Ai5071</i>	<i>Acos5</i>	Promedio
<i>Aspidoscelis rodecki</i>	n	28	27	28	
	Na	3	3	2	2.66
N= 28	RA	2.71	2.95	1.99	2.55
	He	0.57	0.62	0.5	0.56
<i>Aspidoscelis cozumela</i>	n	12	12	12	
	Na	2	2	2	2
N= 12	RA	2	2	2	2
	He	0.5	0.5	0.5	0.5
<i>Aspidoscelis maslini</i>	n	44	44	44	
	Na	5	5	6	5.33
N= 44	RA	3.39	3.03	2.85	3.09
	He	0.64	0.60	0.57	0.60
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	n	78	72	77	
	Na	19	11	13	14.33
N= 78	RA	7.91	5.67	5.04	6.2
	He	0.90	0.87	0.69	0.82
<i>Aspidoscelis deppii</i>	n	21	20	21	
	Na	5	3	4	4
N= 21	RA	3.45	2.76	2.87	3.02
	He	0.65	0.52	0.39	0.52

El número de alelos y la riqueza alélica para Ai5071 fueron de 11 y 7.18 respectivamente, y finalmente Acos5 presentó 13 alelos y una riqueza alélica de 7.08, siendo este último microsatélite el que menor riqueza alélica presentó. En cuanto a la heterocigosidad esperada promedio presenta un valor alto en comparación con las otras especies, 0.82 (cuadro 2).

Por último, el análisis realizado en *A. deppii* mostró que esta especie presenta cinco alelos del microsatélite Cvan7, tres de Ai5071 y cuatro de Acos5 y los valores de riqueza

alélica son de 4.13, 2.98 y 3.53 respectivamente para cada uno de los microsatélites y una heterocigosis esperada de 0.52 en promedio para los tres loci analizados (cuadro 2).

7.3 Diversidad clonal detectada mediante los genes mitocondriales

La variabilidad genética encontrada en los genes COI y ND2 entre las distintas poblaciones analizadas en este estudio (cuadro 1) se calculó a partir de la matriz concatenada con 1690 pb.

Los resultados mostraron que las especies que conforman al complejo *Aspidoscelis cozumela* presentan distancias genéticas promedio que van de 0% a 0.28% entre las distintas poblaciones muestreadas, mientras que *A. angusticeps* presenta una variación intraespecífica promedio de 0.83%. Por otra parte, la distancia promedio entre los linajes partenogenéticos y *A. angusticeps*, es de 0.74% con *A. rodecki*, 0.94% con *A. maslini* y 0.81% con *A. cozumela* por su parte *A. deppii* presenta una distancia genética promedio de 17.9% con *A. rodecki*, 17.55% con *A. maslini* y 17.44% con *A. cozumela*.

7.4 Red de haplotipos

La red de haplotipos construida con los genes COI y ND2 de la especie *Aspidoscelis angusticeps* y el complejo *A. cozumela* mostró que las secuencias tienen al menos un 95% de probabilidad de estar parsimoniosamente conectadas. La red que conecta los 36 haplotipos de la especie materna y las especies del complejo unisexual, muestra la formación de distintos haplogrupos, uno de ellos conformado por las especies *A. maslini* y *A. cozumela* que difieren en 4 pasos mutacionales del haplotipo central de *A. angusticeps* que corresponde a la población Hampolol al noroeste del estado de Campeche (figura 1).

Otro grupo se encuentra conformado por los haplotipos encontrados en la especie *A. rodecki* y organismos de la especie *A. angusticeps* distribuidos al oeste este de Quintana Roo, mostrando que difieren en solamente cuatro pasos mutacionales (figura 1).

Finalmente, en la especie *A. angusticeps* se observa que las asociaciones de sus haplotipos en la red no parecen estar ligadas o limitadas por la distribución geográfica de sus poblaciones, por lo que esta especie además de presentar una amplia distribución parece presentar flujo genético continuo entre sus poblaciones (figura 1).

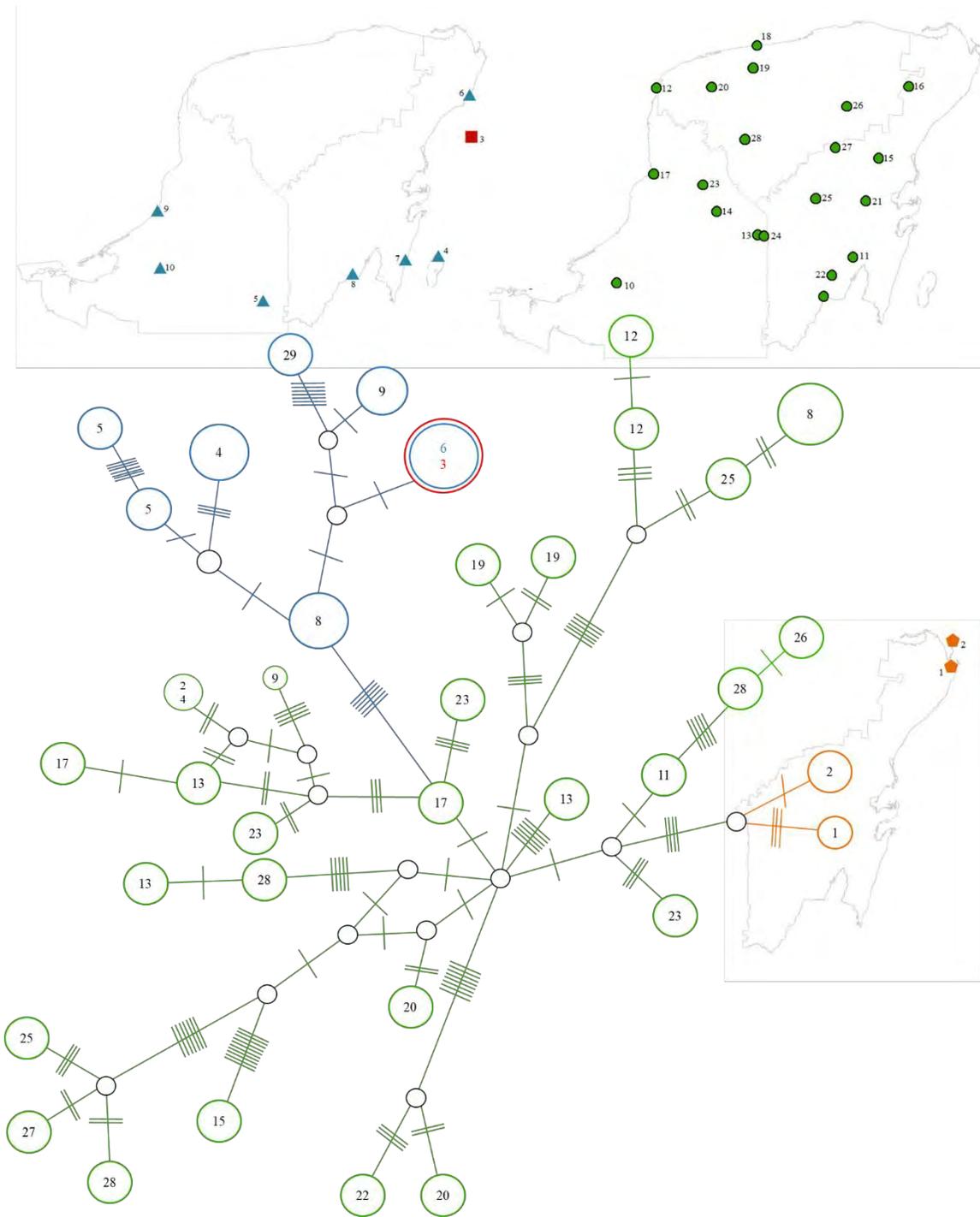


Figura 1. Red obtenida mediante parsimonia estadística que une a los 36 haplotipos encontrados en el complejo *Aspidoscelis cozumela* y su especie materna (los círculos representan los distintos haplotipos y su tamaño es proporcional a la frecuencia de los mismos, los colores indican la especie y los números indican la población a la cual pertenece cada haplotipo). Los círculos de color negro representan haplotipos intermedios que no fueron encontrados, pero que son necesarios para conectar a los haplotipos muestreados, las líneas perpendiculares en las ramas indican el número de pasos mutacionales necesarios para conectar a los haplotipos.

8. DISCUSIÓN

8.1 Diversidad genética (microsatélites)

Los resultados obtenidos del análisis de los microsatélites sugieren una diversidad genotípica alta en las especies partenogenéticas *A. maslini* y *A. rodecki*, aunque menor con respecto a la encontrada en las especies con reproducción sexual del género *Aspidoscelis* (Esquer-Garrigós, 2008). Lo anterior puede ser atribuido al origen híbrido de las especies partenogenéticas (McCullogh *et al.*, 1995; Fu *et al.*, 2000; Vergun *et al.*, 2014), aunque también puede estar relacionada con la aparición de nuevas mutaciones o la recombinación (Murphy *et al.* 1997).

Dentro de las especies partenogenéticas, los niveles más altos de diversidad alélica (número de alelos) se observaron en la especie *A. maslini* (5.33 en promedio para los tres microsatélites), dicha variación puede ser producto de las diferencias ecológicas, físicas y climáticas que se presentan en cada uno de los sitios en que se encuentra esta especie, ya que como se mencionó antes, es el taxón que presenta mayor distribución geográfica dentro del complejo partenogenético. Aunque existe la posibilidad de que la variación encontrada sea resultado del tiempo de origen de esta especie, ya que se espera una diversificación mayor en especies con un origen más antiguo (Moritz *et al.*, 1992; Manríquez-Morán, 2002; Hernández-Gallegos *et al.*, 2003). Un aspecto importante dentro de *A. maslini*, es que en la población de Champotón ubicada al centro-oeste del estado de Campeche se encontró la mayor cantidad de genotipos (N=8), considerando los tres loci analizados. Lo anterior podría estar relacionado con el origen geográfico de esta especie, ya que como lo muestra la red de haplotipos, esta especie se encuentra relacionada con la población de Hampolol al noroeste de la península de Yucatán (figura 1).

En *A. angusticeps* se encontraron 14.3 alelos en promedio para los tres microsátélites por lo que es la especie que presenta la mayor variación por parte de las especies analizadas. Por otro lado, *A. cozumela* es la especie que presentó menor número de alelos para los tres microsátélites analizados (2 en promedio). Lo anterior, puede relacionarse con la distribución restringida a isla Cozumel de la especie, así como un origen reciente en comparación con las especies *A. rodecki* y *A. maslini* (Taylor y Cooley, 1995a; Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

Los niveles de divergencia genética encontrados en las especies del complejo *A. cozumela*, son consistentes con los encontrados en las especies partenogénicas del género *Darevskia*, en las cuales se han obtenido valores similares. En un estudio realizado recientemente, se encontró que *D. dahli* y *D. armeniaca*, presentan 6 y 5.5 alelos respectivamente (Tarkhnishvili *et al.*, 2017).

En cuanto a las especies parentales del complejo *A. cozumela*, se encontraron valores variables en el número de alelos, ya que *A. angusticeps* presentó un promedio de 14.33 alelos mientras que *A. deppii* mostró un número promedio de 4 alelos.

Los valores presentados por *A. angusticeps* son comparables con los observados en algunas especies del género *Darevskia* con reproducción sexual (*D. portschinskii*: 12.4 y *D. mixta*: 10). El número elevado de alelos ha sido explicado por su tipo de reproducción y la distribución geográfica amplia que muestran estas especies. Sin embargo, niveles inferiores de variación genética han sido observados en *D. valentini*, la cual presenta una distribución geográfica más restringida. La variación encontrada en esta especie ha sido explicada con procesos demográficos como cuellos de botella (Tarkhnishvili *et al.*, 2017). Un efecto parecido puede presentarse en *A. deppii*, ya que esta especie presenta valores bajos de

diversidad a pesar de reproducirse de manera sexual, pues sus poblaciones han sido afectadas por la antropización del hábitat. En años recientes el estado de Tabasco ha visto reducida la extensión de selva y vegetación halófila de su territorio en un 95%, resultado de la ganadería y la agricultura extensivas. Además, Tabasco es uno de los estados que presenta mayor cantidad de alteraciones ambientales por actividades relacionadas con la explotación y transporte de hidrocarburos (Sánchez y Barba-Macías, 2005).

Es importante señalar que el número de alelos de *A. deppii* es bajo en comparación con el mostrado por *A. angusticeps*, a pesar de la corrección realizada considerando el número de muestras. Una posible explicación a lo anterior es el número inferior de individuos y poblaciones analizadas.

Las estimaciones de la riqueza alélica (RA) y heterocigosidad esperada (He), son variables entre las especies del complejo *A. cozumela* y las especies parentales, así como en el microsatélite analizado. Los valores de RA variaron de 2 a 3.68 en promedio entre las especies del complejo *A. cozumela*. Es importante resaltar que aún empleando el método de rarefacción, la especie *A. maslini* fue la que presentó los niveles más altos de riqueza alélica. Valores similares de RA han sido reportados en algunas otras especies partenogénicas como *D. rostombekowi* (2.6) que han sido explicados por medio de mutaciones postformacionales de la especie y diferencias ecológicas, físicas y climáticas entre los hábitats que ocupan sus poblaciones.

En cuanto a la He los valores concuerdan con los valores de RA y el Na, por lo que *A. cozumela* es la especie que presenta una menor diversidad, seguida de *A. rodecki* y finalmente *A. maslini*, que es la especie que presentó mayor variación en cuanto a los loci analizados. Valores similares de heterocigosidad esperada han sido documentados en

lagartijas del género *Darevskia*. En las especies partenogenéticas *D. rostombekowi*, *D. dahli* y *D. armeniaca* se han reportado valores de heterocigosidad de 0.53, 0.55 y 0.54 respectivamente (Tarkhnishvili *et al.*, 2016; Ryskov *et al.*, 2017).

Como se mencionó anteriormente, los valores altos de variación en *A. maslini* pueden estar relacionados con la antigüedad de esta especie, así como una distribución mayor a la que presentan *A. rodecki* y *A. cozumela* que se encuentran restringidas a dos y una población respectivamente, aunque un origen más antiguo también podría explicar la mayor cantidad de variación.

8.2 DIVERSIDAD GENÉTICA MITOCONDRIAL

La variación intraespecífica detectada mediante los genes COI y ND2 para *Aspidoscelis maslini* fue de 0.28%, de 0.06% para *A. rodecki* y de 0% en *A. cozumela*. Si bien, el análisis de las secuencias de mtDNA muestra una divergencia baja en las especies clonales, estos datos resultan contrastantes con estudios previos basados en cariología, aloenzimas y algunos otros marcadores mitocondriales en los cuales se han detectado valores de variación superiores (Awise *et al.*, 1992; Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

Los niveles de variación intraespecífica encontrados en las especies partenogenéticas sugieren que las mutaciones puntuales postformacionales son las principales responsables de la variación genética observada (Manríquez-Morán *et al.*, 2014). Además, la diversidad clonal parece correlacionarse con el tamaño del área de distribución de cada especie, las distintas condiciones ecológicas del hábitat y el tiempo de origen de las especies partenogenéticas (Murphy *et al.*, 2000).

Algunos estudios realizados con mtDNA han demostrado que las lagartijas partenogénicas tienden a ser multiclonales. Algunas de las especies donde se ha detectado mayor cantidad de variación mediante aloenzimas es *Heteronotia binoei* (Gekkonidae; Moritz y Heideman, 1993). Además, algunas especies unisexuales del género *Aspidoscelis* (*A. tessellatus*, *A. neomexicanus*) y del género *Darevskia* (*D. dahli*, *D. armeniaca* y *D. unisexualis*) exhiben heterogeneidad genética (McCulloch *et al.*, 1995; Fu *et al.*, 2000; Vergun *et al.*, 2014; Manríquez-Morán *et al.*, 2014). Por lo que se puede determinar que mutaciones post-origen de las especies partenogénicas son las responsables de la variación observada y que esos niveles de variación dependerán de factores múltiples.

En cuando a la especie gonocórica *A. angusticeps*, se detectaron valores de variación cinco veces mayores (0.83%) que los encontrados en las especies del complejo unisexual lo cual tiene sentido si se toma en cuenta el tipo de reproducción que presentan las especies del complejo *A. cozumela*. Sin embargo, los niveles de divergencia encontrados entre las distintas poblaciones de *Aspidoscelis angusticeps* son menores que los encontrados en otras especies de lagartijas gonocóricas (Moritz *et al.*, 1989; Fu *et al.*, 2000). Algunos autores consideran que la escasa variabilidad genética intraespecífica puede ser producto de un origen reciente o bien de deriva génica asociada a eventos históricos (Maldonado, 1985).

En el presente estudio, las secuencias de mtDNA de las especies del complejo unisexual difieren en promedio 0.8% con respecto a la especie *A. angusticeps*, mientras que con respecto a *A. deppii* la divergencia promedio es de 17%.

Lo que se ha observado al comparar secuencias de mtDNA de especies unisexuales y su especie materna es una similitud tan grande, que las especies clonales exhiben haplotipos muy similares o indistinguibles de los que presentan sus ancestros maternos (Avise *et al.*,

1992). La similitud detectada entre las especies del complejo partenogenético de la península de Yucatán y la especie *A. angusticeps* confirman a esta última como la especie materna y sugieren un origen reciente del complejo unisexual, sin embargo, estos bajos niveles de diferenciación genética podrían estar relacionados también con restricciones genéticas, ecológicas o filogenéticas (Fu *et al.*, 1999; Murphy *et al.*, 2000).

El grado de variación genética en las especies partenogenéticas ha sido un tema de interés y controversia debido a que algunos autores sugieren que estos linajes representan fines evolutivos debido a que las especies están destinadas a la extinción por lo que presentan tiempos de existencia relativamente cortos (Kondrashov, 1998; Stearns, 1988; Bell). Sin embargo, se ha observado que estos linajes presentan viabilidad y efectividad en la colonización rápida de nuevos ambientes (Tarkhnishvili *et al.*, 2010), permitiéndoles a su vez utilizar áreas inadecuadas o que no son ocupadas por sus especies parentales.

Sin embargo, es posible que la falta de recombinación pueda llegar a generar una desventaja en cuanto a la adaptación en ambientes con condiciones cambiantes, ya que las especies gonocóricas podrían tener una mejor respuesta adaptativa debido a la mayor variación genética que presentan (Cooper *et al.*, 2005; Song *et al.*, 2011).

En cuanto a la evolución del complejo partenogenético originario de la península de Yucatán se puede decir que ha sido un tema controversial. Una de las propuestas más recientes, es la realizada por Taylor *et al.* (2014), basándose en estudios morfológicos y citológicos, sugieren que el origen del complejo *A. cozumela* se dio a partir de una sola hibridación entre *A. angusticeps* y *A. deppii*, seguida por una divergencia clonal post-origen. Sin embargo, los resultados obtenidos en este estudio concluyen que el complejo unisexual es producto de dos hibridaciones distintas que dieron lugar a los linajes partenogenéticos de

la península de Yucatán. Esto es congruente con lo encontrado en otros trabajos en los que se utilizaron datos moleculares (Moritz *et al.*, 1992; Manríquez-Morán *et al.*, 2014).

La red de haplotipos construida muestra una estructura en la que se pueden diferenciar varios haplogrupos. Uno de ellos incluye a todos los organismos de las especies *A. maslini* y *A. cozumela* que se encuentran relacionados de manera directa con un haplotipo de *A. angusticeps* de la población de Hampolol, al noroeste del estado de Campeche. Estos resultados sugieren que el evento de hibridación que dio origen a estas especies se presentó probablemente en la parte suroeste de la península, mediante el entrecruzamiento de una hembra de *A. angusticeps* genéticamente cercana al haplotipo de Hampolol y un macho de *A. deppii*. Dicha hibridación dio origen a *A. maslini*, que mediante divergencia postformacional de un individuo de la población de Puerto Morelos originó a *A. cozumela* (Manríquez-Morán, 2002; Martínez-Núñez, 2010). Esta propuesta es apoyada por los resultados obtenidos con los distintos marcadores moleculares, pues los individuos de *A. cozumela* comparten los mismos alelos y haplotipos que los individuos de Puerto Morelos de *A. maslini*. Sin embargo, se han realizado otras propuestas en las que se plantea que *A. cozumela* alcanzó su distribución en Isla Cozumel debido a las corrientes marinas que van de sur a norte en el Caribe mexicano, y no de la población de Puerto Morelos (Esquivel-Ramírez, 2012).

En cuanto a *Aspidoscelis rodecki* los resultados de la red de haplotipos muestran que se encuentra formando un grupo distinto al conformado por *A. maslini* - *A. cozumela*, relacionado con otras poblaciones de *A. angusticeps*, sugiriendo un origen geográfico y genético distinto. El ancestro materno de *A. rodecki* tuvo un haplotipo similar al exhibido por los individuos de Pedro A. Santos en el sudeste de la península.

La distribución actual que presenta el complejo *A. cozumela*, se puede explicar como producto de colonización a través de los sistemas lacustres que se encuentran al interior de la península de Yucatán entre los cuales destacan tres pequeños ríos en la parte sur (Champotón, Lagartos y Xelhá), algunos lagos y lagunas que pudieron servir como corredores para alcanzar sitios abiertos en los que pudieran establecerse (Fritts, 1969; Cuellar, 1977). Ya que se ha observado que los individuos del complejo *A. cozumela* habitan en playas abiertas y corredores o caminos con vegetación escasa.

Otra posible explicación es la ampliación del área de distribución de estas especies a partir de corredores, brechas y sistemas acuáticos creados por la cultura maya que se extendió por toda la península de Yucatán, ya que se han encontrado evidencias de una deforestación generalizada hace aproximadamente 1200 años (Leyden, 2002). El desmonte de la selva pudo abrir una oportunidad para las especies del complejo para ampliar su distribución a lo largo de la península de Yucatán, permitiendo su desplazamiento hacia el norte. Sin embargo, posterior a la caída del imperio Maya, el área fue abandonada por lo que la selva se recuperó cerrando los corredores para las especies partenogénicas. Además, se ha mencionado que los linajes partenogénicos muestran una capacidad de colonización superior al presentado por especies con reproducción sexual (White, 1973), por lo que las poblaciones originales del complejo *A. cozumela* podrían tener sus orígenes en las playas continentales de la península de Yucatán y posteriormente pudieron ocupar las islas (Hernández-Gallegos, 1998).

Moritz *et al.* (1992) proporcionaron una estimación de la tasa de divergencia de aproximadamente 2% entre pares de secuencias por millón de años basándose en análisis con enzimas de restricción. Sin embargo, algunos estudios sugieren que las tasas evolutivas

varían entre grupos de organismos, linajes y genes (Martin y Palumbi, 1993; Hughes y Mouchiroud, 2001; Kumar y Subramanian, 2002).

La divergencia genética de *A. maslini* con respecto a *A. angusticeps*, sugieren que la especie unisexual pudo haberse originado antes que *A. rodecki*, lo cual es congruente con la distribución geográfica de las especies. Sin embargo, Moritz *et al.* (1992) propusieron que *A. rodecki* fue la primera especie del complejo *A. cozumela* en formarse y mencionaron que esta especie presentaba una distribución más amplia en comparación con su distribución actual, lo que sugiere la existencia de cuellos de botella y pérdida de variación genética a lo largo de su historia, la cual puede deberse a factores antropogénicos. Los registros históricos de *A. rodecki* indican que la especie habitaba Isla Contoy, Isla Mujeres, Puerto Juárez, Punta Nizuc y Punta Sam. Sin embargo, debido a la elevada dependencia por las playas y su vegetación, algunas de sus poblaciones fueron extirpadas o disminuidas localmente por la creación de desarrollos turísticos (Hernández-Gallegos *et al.* 2003; Elizalde-Rocha *et al.*, 2008) por lo que actualmente la especie presenta una distribución restringida a la costa noroeste del estado de Quintana Roo.

Con base en las distancias genéticas calculadas a partir del análisis de enzimas de restricción, algunos autores han estimado un origen de entre cientos y miles de años para las especies partenogénicas del género *Aspidoscelis* (Moritz *et al.*, 1989; Wright. 1993). Por su parte Manríquez-Morán (2002) tomando en consideración los genes mitocondriales ND4 y CytB propuso que complejo *A. cozumela* puede tener entre uno y cuatro millones de años. Estos datos concuerdan con el surgimiento de la península de Yucatán. Lo que podría estar corroborando que estas especies surgieron durante ese periodo, seguida de una dispersión hacia el norte de la península, que es la región que emergió más recientemente.

9. CONCLUSIÓN

Los análisis de variación genética revelaron que *A. maslini* presentó la mayor diversidad alélica y nucleotídica del complejo unisexual, seguida por *A. rodecki* y por último *A. cozumela*. En cuanto las especies gonocóricas parentales se encontró que *A. angusticeps* presenta mayor variación genética que *A. deppii*. Estos resultados concuerdan con la predicción realizada, ya que las especies con una distribución geográfica amplia (*A. maslini* y *A. angusticeps*) son las que presentan mayor diversidad genética. Además, los datos obtenidos indican que las especies partenogenéticas surgieron a partir de dos eventos de hibridación independientes.

10. LITERATURA CITADA

- Applied Biosystems. 2002. BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing: Protocol. 72 pp.
- Applied Biosystems. 2006. Peak Scanner™ Software Version 1.0. 86 pp.
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography. The History and Formation of Species. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Avise, J. C. 2008. Clonality: The genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals. Oxford University Press. Oxford.
- Avise, J. C., J. M. Quattro y R. C. Vrijenhoek. 1992. Molecular clones within organismal clones. En: Evolutionary biology. Pp. 225-246. Springer, Boston, MA.
- Clement, M., D. Posada y K. Crandall. 2000. TCS: A computer program to estimate gene genealogies. Molecular Ecology 9: 1657-1660.

- Cooper, T.F., R.E. Lenski y S. F. Elena. 2005. Parasites and mutational load: an experimental test of a pluralistic theory for the evolution of sex. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 311–317.
- Cordes, J. E., J. M. Walker, J. F. Scudday y R. M. Abuhteba. 1990. Genetic homogeneity in geographically remote populations of parthenogenetic *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). *Texas Journal of Science* 42: 303-305.
- Crawford, N.G., J. Zaldívar-Rae, C. Hagen, A. Schable, E. B. Rosenblum, J. A. Graves, T. W. Reeder, M. Ritchie y C. T. Glenn. 2008. Thirteen polymorphic microsatellite DNA loci from whiptails of the genus *Aspidoscelis* (Teiidae: Squamata) and related cnemidophorine lizards. *Molecular Ecology Resources* 8: 219–223
- Cuellar, O. 1977. Animal parthenogenesis. *Science* 197: 837-843.
- Dessauer, H. C. y C. J. Cole. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. En: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds). Pp. 49-71. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Elizalde-Rocha, S. P., F. R. Méndez-de la Cruz, J. F. Méndez-Sánchez, G. Granados-González y O. Hernández-Gallegos. 2008. Variación morfológica de la lagartija partenogenética *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): implicaciones evolutivas y de conservación. *Revista de Biología Tropical* 56: 1871-1881.
- Esquer-Garrigós, Y. S. 2008. Variación y estructura genética en la lagartija de cola rayada *Aspidoscelis hyperythra* (Sauria: Teiidae) mediante en el uso de marcadores microsatélites. 117 pp.

- Esquivel-Ramírez, A. 2012. Filogeografía de *Aspidoscelis angusticeps* y el origen de la partenogénesis en el complejo *A. cozumela*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. 96 pp.
- Fetzner, J. W. 1999. Extracting high quality DNA from shed reptile skins: A simplified method. *Biotechniques* 26:1052-1054.
- Fritts, T. H. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia* 1868: 519-535.
- Fu, J., R. W. Murphy e I. S. Darevsky. 1999. Limited genetic variation in *Lacerta mixta* and its parthenogenetic daughter species: Evidence from cytochrome b and ATPase 6 gene DNA sequences. *Genetic* 105: 227–231.
- Fu, J., R. W. Murphy e I. S. Darevsky. 2000. Divergence of the cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: evidence for recent multiple origins. *Copeia* 2: 432-440.
- Goldstein, D. B. y C. Schlötterer. 1999. *Microsatellites: evolution and applications*. Oxford University Press, Oxford.
- Golstein D. B. y D. D. Pollok. 1994. Least-squares estimation of molecular distance noise abatement in phylogenetic reconstruction. *Theoretical Applied Genetics* 12: 432-440.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a Program to Estimate and Test Gene Diversities and Fixation Indices Version 2.9.3. 2001. <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html> Updated from Goudet.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball y J. R. 2003. Dewaard, Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270: 313-321.

- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y O. Cuellar. 2003. Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from the Yucatan Peninsula. *Journal of Herpetology* 37: 527-532.
- Hernández-Gallegos, O., N. L. Manríquez-Morán, F. R. Méndez, M. Villagrán, y O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatan Peninsula of Mexico. *Biogeographica* 74: 117-124.
- Hughes, S. y D. Mouchiroud. 2001. High evolutionary rates in nuclear genes of squamates. *Journal of Molecular Evolution* 53: 70-76.
- Kalinowski S. T. 2005. HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular Ecology Notes* 5: 187-189.
- Kayser, M. y Sajantila A. 2001. Mutations at Y-STR loci: implications for paternity testing and forensic analysis. *Forensic Sci Int.* 118: 116–121.
- Kondrashov, A. S. y M. Shpak. 1998. On the origin of species by means of assortative mating. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265: 2273-2278.
- Korchagin, V. I., I. A. Martirosyan, A. V. Omelchenko, I. S. Darevsky, A. P. Ryskov, y O. N. Tokarskaya. 2004. Study of allelic polymorphism of (GATA) n-containing loci in parthenogenetic lizards *Darevskia unisexualis* (Lacertidae). *Russian Journal of Genetics* 40: 1095–1101.
- Kumar S., G. Stecher y K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870-1874.

- Kumar, S. y S. Subramanian. 2002. Mutation rates in mammalian genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 803-808.
- Leyden, B. W. 2002. Pollen evidence for climatic variability and cultural disturbance in the Maya lowlands. *Ancient Mesoamerica* 13: 85-101.
- MacCulloch, R. D., R. W. Murphy, L. A. Kupriyanova, I. S. Darevsky y F. D. Danielyan. 1995. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome* 38: 1057–1060.
- Maldonado A. 1985. Evolution of the Mediterranean basins and a detailed reconstruction of the Cenozoic paleoceanography. In: Margalef R (ed.) Pp. 17–60. *Western Mediterranean*. Pergamon, Oxford.
- Manríquez-Morán, N. L., 2002. Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogénicas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Doctorado, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 108 pp.
- Manríquez-Morán, N. L., M. Villagrán-Santa-Cruz y F. R. Méndez-de la Cruz. 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology* 34: 634-637.
- Manríquez-Morán N. L., F. R. Méndez de la Cruz y R. W. Murphy. 2014. Genetic variation and origin of parthenogenesis in the *Aspidoscelis cozumela* complex, evidence from mitochondrial genes. *Zoological Science* 31: 14-19.
- Martin, A. P. y S. R. Palumbi. 1993. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 4087-4091.

- Martínez-Núñez, M. 2010. Origen y evolución de la partenogénesis en el complejo *Aspidoscelis cozumela* (Squamata: Teiidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo. 65 pp.
- Moritz, C. y A. Heideman. 1993. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): reciprocal origins and diverse mitochondrial DNA in western populations. *Systematic Biology* 42: 293-306.
- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetologica* 48:417-424.
- Moritz, C., W. M. Brown, L. D. Densmore, J. W. Wright, D. Vyas, S. Donnellan, M. Adams y P. R. Baverstock. 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). En: *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. R. M., Dawley and J. P., Bogart (eds.). Pp. 87–112. New York State Museum, Albany, New York.
- Murphy, R. W., I. S. Darevsky, R. D. MacCulloch, J. Fu, L. A. Kupriyanova, D. E. Upton y F. Danielyan. 1997. Old age, multiple formations or genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacerta dahli*. *Genetica* 101: 125–130.
- Murphy, R. W., J. Fu, R. D. MacCulloch, I. S. Darevsky y L. A. Kupriyanova. 2000. A fine line between sex and unisexuality: The phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of Linnean Society* 130: 527–549.

- Omel'chenko, A. V., V. I. Korchagin, G. A. Sevast'yanova, y O. N. Tokarskaya. 2009. Polymorphism of microsatellite dinucleotide loci in parthenogenetic lizards *Darevskia unisexualis*. Doklady Akademii Nauk 424: 122 – 124.
- Parker, E. D. 1979. Ecological implications of clonal diversity in parthenogenetic morphospecies. American Zoologist 19: 753–762.
- Parker, E. D. y R. K. Selander. 1984. Low clonal diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). Herpetologica 40:245-252.
- Parker, E. D., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds.). Pp. 72-86. New York State Museum Bulletin 446, New York.
- Passoni, J. C., M. L. Benozzattia y M. Trefaut-Rodrigues. 2008. Phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian lizards of the genus *Eurolophosaurus* (Squamata: Tropiduridae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 46: 403-414.
- Rentaría, A. M. 2007. Breve revisión de los marcadores moleculares. In Ecología molecular, L. E. Eguiarte. V. Souza y X. Aguirre (eds.). Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, México, D. F. p. 541-566.
- Rowe, G., H. C. Dickinson, R. Gibson, S. M. Funk y J. E. Fa. 2002. St. Lucia Whiptail lizard *Cnemidophorus vanzoi* (Sauria: Teiidae) microsatellite primers. Molecular Ecology Notes 2:124-126.

- Ryskov, A. P., F. A. Osipov, A. V. Omelchenko, S. K. Semyenova, A. E. Girmyk, V. I. Korchagin, A. A. Vergun y R. W. Murphy. 2017. The origin of multiple clones in the parthenogenetic lizard species *Darevskia rostombekowi*. Plos One 12: 1-14.
- Sánchez, J. y E. Barba-Macías. 2005. Biodiversidad de Tabasco (No. AR/333.954097 S2). Biodiversidad del Estado de Tabasco 1-15.
- Schlotterer C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. Chromosoma 109: 365-371.
- Simon, J. C., F. Delmotte, C. Rispe y T. Crease. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: The possible routes to parthenogenesis in animals. Biological Journal of the Linnean Society 79: 151-163.
- Sinclair, E. A., J. B. Pramuk, R. L. Bezy, K. A. Crandall y J. W. Sites. 2009. DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates. Evolution. 64: 1346–1357.
- Sinclair, E. A., R. Scholl, R. L. Bezy, K. A. Crandall y J. W. Sites. 2006. Isolation and characterization of di- and tetranucleotide microsatellite loci in the yellow-spotted night lizard *Lepidophyma flavimaculatum* (Squamata: Xantusiidae). Molecular Ecology Notes 6:233–236.
- Song, Y., B. Drossel y S. Scheu. 2011. Tangled Bank dismissed too early. Oikos 120: 1601–1607.
- Staden, R., D. P. Judge y J. K. Bonfield. 2003. Analyzing sequences using the Staden Package and EMBOSS. En: Krawetz S. A. y D. D. Womble (eds.). Pp. 393-410. Introduction to Bioinformatics. Humana Press, Totowa, New Jersey.

- Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.
- Tarkhnishvili, D., A. Gavashelishvili, A. Avaliani, M. Murtskhvaladze y L. Mumladze. 2010. Unisexual rock lizard might be outcompeting its bisexual progenitors in the Caucasus. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 447-460.
- Tarkhnishvili, D., M. Gabelaia, A. Kandaurov, A. Bukhnikashvili y G. Iankoshvili. 2017. Isolated population of the Middle Eastern *Phoenicolacerta laevis* from the Georgian Black Sea Coast, and its genetic closeness to populations from southern Turkey, *Zoology in the Middle East* 63: 311-315.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica* 51: 67-76.
- Taylor, H. L., C. J. Cole y C. R. Cooley. 2014. Origins and evolution in the *Aspidoscelis cozumela* complex of parthenogenetic teiid lizards: morphological and karyotypic evidence and paradoxes. *Journal of Herpetology* 48:343-354.
- Templeton, A. R., K. A. Crandall y C. F. Sing. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* 132: 619–633.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin y D. G. Higgins. 1997. The CLUSTAL_X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25: 4876–4882.
- Vergun, A. A., I. A. Martirosyan, S. K. Seraphima, A. V. Omelchenko, V. G. Petrosyan, O. E. Lazebny, O. N. Tokarskaya, V. I. Korchagin y A. L. Ryskov. 2014. Clonal diversity

- and clone formation in the parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia dahli*.
Plos One 9:1-9.
- White, M. J. D. 1973. Animal cytology and evolution. 3rd ed. Cambridge University Press,
Cambridge, England. 961 pp.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). En J. W. Wright
y L. J. Vitt (eds.). Pp. 27-81. Oklahoma: Oklahoma Museum of Natural History
- Zane, L., L. Bargelloni y T. Patarnello. 2002. Strategies for microsatellite isolation: a review.
Molecular Ecology 11: 1–16.
- Zhivotovsky, L. A., P. A. Underhill y M. W. Feldman. 2006. Difference between
evolutionarily effective and germ line mutation rate due to stochastically varying
haplogroup size. Molecular Biology and Evolution 23: 2268–2270.

VII. DISCUSIÓN GENERAL

La diversidad genética y fenotípica de las especies está determinada por diferentes factores, como la historia evolutiva y los factores ambientales. Dentro de las poblaciones, la diversidad genética se genera de manera constante a través de la mutación, pero su permanencia depende de diversos factores históricos y genéticos (Avice, 2004; Wright, 2005). Varios autores consideran que la variación genética es un factor importante para la permanencia de las especies en los ecosistemas, ya que permite a los individuos y poblaciones, responder a los cambios que se presentan en el ambiente. Por lo tanto, se considera que la variación genética, representa una ventaja ante los factores ambientales cambiantes (Hague y Routman, 2016). En el grupo de los animales, se han observado distintos grados de variabilidad, pero se ha documentado que existe una correlación entre la diversidad genética y fenotípica (Jason, 1985; Fuller *et al.*, 2013).

Las especies con reproducción clonal se caracterizan por presentar diversidad genética y fenotípica prácticamente nula (Avice *et al.*, 1992). Los resultados de este estudio mostraron la existencia de niveles bajos de variación morfológica y genética en las especies clonales del complejo *Aspidoscelis cozumela*, ya que en los individuos que se reproducen a través de partenogénesis obligada, la meiosis alterada inhibe los efectos de la recombinación y la única fuente de variación es la mutación de tipo postformacional (Parker *et al.*, 1989; Manríquez-Morán *et al.*, 2014; Vergun *et al.*, 2014; Cole *et al.*, 2016).

Los niveles de variabilidad encontrados parecen estar relacionados con distintos factores entre los que se encuentran, el área geográfica que ocupan y el tiempo de origen que presentan las especies (Dessauer y Cole, 1989; Parker *et al.*, 1989; Hernández-Gallegos *et al.*, 2003). El análisis realizado en este estudio mostró que por el tipo de reproducción y por

el área geográfica en que se distribuyen, las especies parentales suelen ser genética y morfológicamente más diversas que las especies partenogénicas.

La distribución geográfica es uno de los factores que influye de manera importante en la variabilidad de estas especies. Ya que las especies que presentan una distribución geográfica mayor, *Aspidoscelis angusticeps* y *A. maslini*, son las que mostraron variabilidad más alta. De acuerdo con diversos autores, una distribución más amplia, permite a las especies ocupar sitios más heterogéneos y diferenciarse genética y fenotípicamente (Agashe y Bolnick, 2010).

Las evidencias que se tienen a la fecha indican que, aunque todas las especies unisexuales del complejo *A. cozumela* muestran cierto grado de variabilidad, *A. maslini* es la especie que muestra mayor diferenciación genética (Martínez-Núñez, 2010; Esquivel-Ramírez, 2012; Manríquez-Morán *et al.*, 2014) y morfológica, pues se ha documentado variación en los patrones de coloración de los individuos de diferentes poblaciones (Manríquez-Morán, 2002) y en varios caracteres de escutelación (Elizalde-Rocha *et al.*, 2008). Sin embargo, es importante tomar en cuenta también, que los patrones de variación que se detectan hoy en día, pueden ser resultado de eventos demográficos históricos, como se ha sugerido en *Aspidoscelis rodecki* (Moritz *et al.*, 1992).

Diversos autores han señalado que el tiempo que ha transcurrido desde el origen de una especie unisexual, determina también su variabilidad genética (Parker *et al.*, 1989; Manríquez-Morán *et al.*, 2014; Vergun *et al.*, 2014; Cole *et al.*, 2016) y se asume, que las especies más antiguas son genética y morfológicamente más diversas. Sin embargo, se debe considerar, que restricciones filogenéticas y ecológicas pueden limitar la variación de las

especies. En el género *Aspidoscelis* la morfología es altamente conservada y de acuerdo con varios autores, se debe al forrajeo activo que muestran todas sus especies (Garland, 1993).

VIII. CONCLUSIONES GENERALES

1. Las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* son poco variables a nivel morfológico e indistinguibles de su especie materna mediante caracteres morfométricos, lo cual puede ser atribuido a la reproducción clonal y a las restricciones que promueven una morfología conservada en las especies del género *Aspidoscelis*.
2. Los miembros del complejo *A. cozumela*, presentan diversos niveles de variabilidad en los marcadores nucleares y mitocondriales utilizados en este estudio, lo cual permitió caracterizarlas genéticamente y confirmar que fueron dos los eventos de hibridación que les dieron origen.

LITERATURA CITADA

- Agashe, D. y D. I. Bolnick. 2010. Intraspecific genetic variation and competition interact to influence niche expansion. *Proceedings of the Royal Society of London: B* 277:2915-2924.
- Avise, J. C., J. M. Quattro y R. C. Vrijenhoek. 1992. Molecular clones within organismal clones. *Evolutionary biology*. Boston, Massachusetts: Springer. 225-246 pp.
- Avise, J. C. 2004. *Molecular markers, natural history, and evolution*. Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates. 684 pp.

- Cole, C. J., H. L. Taylor y C. R. Townsend. 2016. Morphological variation in a unisexual whiptail lizard (*Aspidoscelis exsanguis*) and one of its bisexual parental species (*Aspidoscelis inornata*) (Reptilia: Squamata: Teiidae): Is the clonal species less variable? *American Museum Novitates* 3849: 1-20.
- Dessauer, H. C. y C. J. Cole. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. En: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds). Pp. 49-71. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Elizalde-Rocha, S. P., F. R. Méndez-de la Cruz, J. F. Méndez-Sánchez, G. Granados-González y O. Hernández-Gallegos. 2008. Variación morfológica de la lagartija partenogenética *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): implicaciones evolutivas y de conservación. *Revista de Biología Tropical* 56: 1871-1881.
- Esquivel-Ramírez, A. 2012. Filogeografía de *Aspidoscelis angusticeps* y el origen de la partenogénesis en el complejo *A. cozumela*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. 96 pp.
- Fuller, T. L., H. A. Thomassen, M. Peralvo, W. Buermann, B. Milá, C. M. Kieswetter y J. Schlunegger. 2013. Intraspecific morphological and genetic variation of common species predicts ranges of threatened ones. *Proceedings of the Royal Society of London: B* 280: 1-10.
- Garland, T. Jr. 1993. Locomotor performance and activity metabolism on *Cnemidophorus tigris* in relation to natural behaviors. En: Wright J. W. y L. J. Vitt (eds.). *Biology of the whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History. Norman, Oklahoma.

- Hague, M. T. J. y E. J. Routman. 2016. Does population size affect genetic diversity? A test with sympatric lizard species. *Heredity* 116: 92-98.
- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez de la Cruz, M. Villagrán Santa Cruz y O. Cuellar. 2003. Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from the Yucatan Peninsula. *Journal of Herpetology* 37: 527-532.
- Jason, K. 1985. Genetic and morphologic variation within and between populations of *Littorina angulifera* from Florida. *Ophelia* 24:125-134.
- Klingenberg, C. P. y H. F. Nijhout. 1999. Genetics of fluctuating asymmetry: a developmental model of developmental instability. *Evolution* 53: 358–75.
- Manríquez-Morán, N. L. 2002. Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Doctorado, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 108 pp.
- Manríquez-Morán, N. L., F. R. Méndez de la Cruz y R. W. Murphy. 2014. Genetic variation and origin of parthenogenesis in the *Aspidoscelis cozumela* complex, evidence from mitochondrial genes. *Zoological Science* 31:14-19.
- Martínez-Núñez, M. 2010. Origen y evolución de la partenogénesis en el complejo *Aspidoscelis cozumela* (Squamata: Teiidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo. 65 pp.
- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetologica* 48:417-424.

- Parker, E. D., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Dawley, R. M. y J. P. Bogart (eds.). Pp. 72-86. New York State Museum Bulletin 446, New York.
- Vergun, A. A., I. A. Martirosyan, S. K. Seraphima, A. V. Omelchenko, V. G. Petrosyan, O. E. Lazebny, O. N. Tokarskaya, V. I. Korchagin y A. L. Ryskov. 2014. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia dahli*. Plos One 9:1-9.
- Wright, A. F. 2005. Genetic variation: Polymorphism and mutations. En: John Wiley & Sons. (eds.). Pp. 1–10. Encyclopedia of Life Science. Chichester: John Wiley & Sons.

IX. ANEXOS

Anexo 1. Genotipos y alelos detectados para cada uno de los microsatélites utilizados (la letra N indica el tamaño total de muestra).

Especie	Población	N	Alelos/ genotipos (pb)		
			Acos5	Cvan7	Ai5071
<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Puerto Juárez	15	144-160	128-148; 128-150	199-222
	Isla Contoy	13	144-160	128-148; 128-150	196-222
<i>A. cozumela</i>	Cozumel	12	144-160	118-142	222-249
<i>A. maslini</i>	Cayo Norte	3	144-160	118-146	222-249
	Calackmul	4	144-160	118-140	222-249
	Puerto Morelos	10	144-160	118-142	222-249
	Majahual	7	144-160	118-140	222-249
	Chetumal	4	144-166	118-140	219-222
	Champotón	15	144-150; 164-168; 160-160; 144-160	118-142	222-249; 242-249; 242-252
	Escarcega	1	160-170	118-144	242-249
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pedro A. Santos	3	160-160	126-130; 136-146; 146-166	242-252; 246-252; 252-252
	Celestún	13	160-160; 156-160; 160-170	136-150; 132-132; 132-136; 132-138; 134-162; 134-136; 134-140; 134-134	249-249; 252-252; 246-246; 249-252
	Chetumal	5	160-160; 156-160; 166-166	138-138; 140-140; 140-142; 142-164	159-196; 196-196
	Pochum	2	160-166; 156-160	140-146; 130-146	196-249; 239-242
	Dzibalchen	1	160-164	126-130	239-242
	Chan-chen	1	156-160	122-132	242-242
	Nuevo X-can	1	160-160	140-142	196-196
	Hampolol	1	160-160	132-136	242-242
	Telchac	1	156-156	134-136	242-242

	Motul	5	156-160; 164-166	118-142; 132-138; 122-136; 136-138; 130-136	196-196; 239-242; 239-242; 196-239
	Umán	6	166-166; 156-156; 156- 160; 160-164; 164-164	132-132; 132-150; 126-134; 132-144; 130-134; 126-132	196-239; 239-239; 242-242; 246-246
	Felipe C. Puerto	8	156-160; 164-164; 160- 160; 160-166; 156-176	122-136; 126-132; 130-132; 124-140; 122-134; 124-142; 132-144	246-246; 196-236; 242-246; 242-242; 236-242
	Bacalar	6	144-172; 160-160; 160- 166; 160-172; 144,160	140-142; 138-142; 130-134; 134-138; 130-166; 138-164	246-246; 242-242; 196-246; 189-246; 242-246; 196-196
	Hopelchen	3	160-160; 160-180; 156-176	130-132; 132-140; 134-138	246-246; 246-246; 242-242
	Escarcega	4	156-162; 160-160; 144,144	132-138; 128-138; 134-138; 138-140	242-246; 194-242
	Chun-ek	5	158-158; 160-160; 172- 178; 156-160; 160-160	122-128; 130-130; 128-130; 130-132; 128-140	196-246; 242-246; 196-249; 196-246; 236-249
	Polyuc	3	160-166; 166-166; 160-160	130-140; 126-132; 130-132	246-249; 239-246; 246-246
	Dzinup	7	160-170; 158-174; 164- 170; 162-166; 166-166; 160-162	118-134; 126-126; 134-146; 124-124; 136-150; 140-146; 122-122	196-242; 242-246; 196-246; 196-239
	Tihosuco	2	164-166; 156-166	126-130; 144-152	192-249; 246-246
	Oxkutzcab	1	144-158	134-140	246-246
<i>Aspidoscelis deppii</i>	Miramar	4	144-160	118-120; 120-130; 120-140	222-249
	Isla del Carmen	17	156-160; 144-144; 144,164	120-120; 118-118; 116-118; 116-120	222-222; 142-222