



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERIA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

“FILOGEOGRAFÍA DE *Aspidoscelis angusticeps* Y ORIGEN DE LA
PARTENOGENÉISIS EN EL COMPLEJO *A. cozumela*”

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN PRESENTA:
ANAHÍ ESQUIVEL RAMÍREZ

DIRECTORA: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN

A mis padres Rosa María y Manuel por su amor y apoyo incondicional durante tanto tiempo, porque los amo y son parte fundamental en todo esto

A mis hermanos Elizabeth, Manuel, Alma Edith y Guadalupe por todos los momentos que hemos compartido, por su compañía, complicidad y la alegría que dan a mi vida, los amo.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Norma L. Manríquez Morán, por aceptarme como alumna, por su tiempo y dedicación al enseñarme sobre sistemática, partenogénesis y *Aspidoscelis*. Por su amistad y la confianza brindada, así como el apoyo incondicional recibido durante la realización de este proyecto. Mil gracias!!!

A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Alejandro Zaldívar Riverón, Dra. Claudia Hornung Leoni y al Dr. Julian Bueno Villegas, por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar el presente escrito.

A la Dra. Mariana Morando por aceptarme en su laboratorio-oficina durante mi estancia en el CENPAT, por su ayuda en el análisis de mis datos y por todo lo que me enseñó sobre filogeografía.

A la Dra. Mónica Kozykariski, por recibirme en su casa durante mi estancia en Puerto Madryn.

A los miembros del GHP, Dr. Luciano J. Ávila, Natalia, Cintia, Lorena, Florencia, Melisa, Mónica, Paula, Ignacio y Cristian por su hospitalidad y buena onda durante mi estancia en la Patagonia.

A Esmeralda, por la amistad y apoyo que me has brindado en los años que llevamos de ser amigas, así como el cariño y complicidad en los diversos momentos que hemos compartido.

A Gabriel, por la risa que contagias aún en las situaciones más adversas, por tu amistad y los agradables momentos que hemos compartido durante y después de la master, a pesar de todas las enfermedades desagradables que acostumbras inventar con frecuencia.

A Michel Teló por esas coreografías tan extremas que siempre nos preparas a pesar de tu osteoporosis, pero sobre todo por tu amistad y porque sin tus atinados comentarios llenos de sarcasmo no sería lo mismo.

A Carmen, por los diversos momentos compartidos en el laboratorio, en campo y sobre todo por la amistad que me has brindado.

A Naty, che gracias por el buen ánimo que contagias, por los mates, la pizza, tu entusiasmo y buena vibra, por estar siempre dispuesta a resolver varias de mis dudas durante la estancia.

A Yessenia, Samanta, Judith e Irma por tantos años juntas y las anécdotas que hemos ido acumulando en todo este tiempo, por toda una vida de aventuras, por estar siempre en el momento adecuado para reír de lo irracionales que podemos ser, las quiero.....ustedes saben por qué!

A mis compañeros de laboratorio, por su apoyo en campo en las distintas salidas realizadas, a Francisco “experto en caña”, a Miguel y a todas las personas que contribuyeron de manera directa o indirecta en este proyecto.

A CONACYT, por la beca otorgada durante la maestría, así como al proyecto “Evolución de la partenogénesis en el grupo *Aspidoscelis cozumela* (Reptilia: Teiidae)”, por el apoyo y facilidades brindadas durante la realización del presente estudio.



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA**

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E**

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado **"FILOGEOGRAFÍA DE *Aspidoscelis angusticeps* Y ORIGEN DE LA PARTENOGENESIS EN EL COMPLEJO *A. cozumela*"** que presenta la alumna de la Maestría en Biodiversidad y Conservación, **Bíol. Anahí Esquivel Ramírez**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE: Dra. Claudia T. Hornung Leoni

SECRETARIO: Dr. Julián Bueno Villegas

VOCAL: Dra. Norma L. Manríquez Morán

PRIMER SUPLENTE: Dr. Alejandro Zaldívar Riverón

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

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
Mineral de la Reforma, Hgo., a 16 de mayo del 2012.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
DIRECTOR I.C.B.I.



ÍNDICE

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES.....	5
2.1. Mecanismos de origen de la partenogénesis en reptiles.....	5
2.1.1. <i>Origen híbrido</i>	6
2.1.2. <i>Origen espontáneo</i>	6
2.2. Utilidad de los marcadores moleculares.....	7
2.3. Aplicación de la filogeografía y la coalescencia	10
2.3.1. <i>Filogeografía</i>	10
2.3.2. <i>Teoría de la Coalescencia</i>	13
2.4. El concepto cohesivo de especie	17
2.5. Análisis Filogeográfico de Clados Anidados (NCPA).....	20
2.5.1. <i>Parsimonia estadística</i>	21
2.5.2. <i>Análisis de clados anidados</i>	22
2.5.3. <i>Patrones de asociación geográfica</i>	24
2.6. <i>Aspidoscelis angusticeps</i> y el complejo <i>A. cozumela</i>	29
2.6.1. <i>Taxonomía y distribución</i>	29
3. ÁREA DE ESTUDIO.....	31
3.1 Caracterización física de la Península de Yucatán	31
3.1.1. <i>Orogenia e hidrología</i>	31
3.1.2. <i>Clima y precipitación</i>	32
3.1.3. <i>Vegetación</i>	33
4. JUSTIFICACIÓN	34
5. OBJETIVOS	35
5.1. Objetivo general.....	35
5.2. Objetivos particulares.....	35
6. MÉTODO.....	36
6.1. Obtención de ejemplares	36
6.2. Extracción y amplificación de DNA	39
6.3. Reacción de secuenciación.....	40
6.4. Alineación de las secuencias	40
6.5. Distancias genéticas	41

6.6. Análisis filogenético.....	41
6.7. Análisis filogeográfico de clados anidados (NCPA).....	42
6.7.1. Construcción de la red de haplotipos.....	42
6.8. Pruebas de neutralidad y análisis de diversidad molecular	43
7. RESULTADOS	44
7.1. Distancias genéticas	44
7.2. Análisis filogenético a partir del gen ND2.....	44
7.3. Análisis filogeográfico de clados anidados.....	49
7.3.1. Red de haplotipos	49
7.4. Pruebas de neutralidad y análisis de diversidad molecular	54
8. DISCUSIÓN	55
8.1. Divergencia genética de <i>Aspidoscelis angusticeps</i> y el complejo <i>A. cozumela</i>	55
8.2. Relaciones genealógicas entre las poblaciones del complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i> y <i>A. angusticeps</i>	57
8.3. Origen geográfico de la partenogénesis en el complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i>	60
8.4. Análisis filogeográfico de <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	62
9. CONCLUSIONES	69
LITERATURA CITADA.....	70
ANEXO 1.....	84
ANEXO 2.....	85
ANEXO 3.....	86
ANEXO 4.....	87

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación de los mecanismos de cohesión.....	19
Cuadro 2. Patrones de asociación geográfica.....	25
Cuadro 3. Ejemplares utilizados en el presente estudio.....	37
Cuadro 4. Primers utilizados para amplificar y secuenciar el gen ND2 en el presente estudio.....	40
Cuadro 5. Valores de divergencia promedio entre las especies del complejo <i>A. cozumela</i> y sus especies parentales.....	45
Cuadro 6. Resumen de los patrones de distribución de <i>Aspidoscelis angusticeps</i> y el complejo <i>A. cozumela</i>	54

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representación gráfica del origen de la partenogénesis mediante el mecanismo de hibridación.....	8
Figura 2. Relaciones filogenéticas entre las especies unisexuales y su especie materna	10
Figura 3. Relaciones genealógicas: el proceso de mutación puede separarse del proceso genealógico.....	16
Figura 4. El proceso de coalescencia	16
Figura 5. Red de haplotipos utilizando parsimonia estadística	23
Figura 6. Anidamiento de haplotipos	23
Figura 7. Patrón de asociación geográfica: Aislamiento por distancia	27
Figura 8. Patrón de asociación geográfica: Fragmentación.....	27
Figura 9. Patrón de asociación geográfica: Expansión del área de distribución	28
Figura 10. Mapa que muestra los sitios de colecta de las especies del complejo <i>A. cozumela</i> y sus especies parentales	36
Figura 11. Árbol obtenido por el método de inferencia bayesiana (TrN+I+G y F81+I+G) que muestra las relaciones filogenéticas entre las poblaciones de <i>A. angusticeps</i>	47
Figura 12. Árbol obtenido por el método de inferencia bayesiana (TrN+I+G y F81+I+G) que muestra las relaciones entre las poblaciones de <i>A. angusticeps</i> y las del complejo unisexual <i>A. cozumela</i>	48
Figura 13. Distribución geográfica y relaciones genealógicas de los haplotipos del gen mitocondrial ND2 que corresponden a la especie gonocórica <i>A. angusticeps</i>	50
Figura 14. Distribución geográfica y relaciones genealógicas de los haplotipos del gen mitocondrial ND2 que corresponden a las especies unisexuales <i>A. cozumela</i> – <i>A. maslini</i>	51
Figura 15. Distribución geográfica y relaciones genealógicas de los haplotipos del gen mitocondrial ND2 que corresponden a la especie unisexual <i>A. rodecki</i>	52
Figura 16. Red de haplotipos asociada con el diseño de anidamiento	53

RESUMEN

Cerca del 1% de todas las especies de vertebrados se reproduce mediante alguno de los mecanismos de tipo clonal, ya sea por partenogénesis, ginogénesis o hibridogénesis. La partenogénesis es un proceso exclusivo de los reptiles del orden Squamata y se define como el tipo de reproducción clonal en que el ovocito se desarrolla en un nuevo organismo sin necesidad de fecundación. La partenogénesis se ha establecido a partir de hibridación interespecífica en varios grupos de lacertilios. El complejo partenogenético *Aspidoscelis cozumela* se distribuye en la Península de Yucatán, y está conformado por las especies partenogenéticas *A. cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki*, las cuales surgieron a partir de la hibridación entre las dos especies gonocóricas de *Aspidoscelis* de la región, *A. deppii*, que participó como especie paterna, y *A. angusticeps* como especie materna. En este estudio se evaluó la historia poblacional de *A. angusticeps* y el complejo unisexual. Las distintas poblaciones fueron caracterizadas genéticamente para evaluar su divergencia y establecer las relaciones genealógicas entre las poblaciones de *A. angusticeps* y el complejo unisexual, así como para determinar el origen geográfico de los taxones mediante un análisis filogeográfico con base en el gen mitocondrial ND2. El análisis de las secuencias mostró un nivel de divergencia bajo entre *A. angusticeps* y las especies partenogenéticas, confirmando a ésta como la especie materna. El análisis bayesiano confirma que fueron dos los eventos de hibridación que dieron lugar a los linajes del complejo unisexual, uno de estos originó a *A. rodecki*, mientras que el otro a *A. maslini*, que posteriormente dio lugar a *A. cozumela*. El análisis filogeográfico indica que la historia poblacional de *A. angusticeps* refleja flujo de genes restringido con aislamiento por distancia, mientras que para los taxones unisexuales se infirió una distribución restringida. Sin embargo, hay evidencia que muestra que los organismos partenogenéticos tienden a tener una distribución más amplia que la de sus especies parentales.

1. INTRODUCCIÓN

La reproducción sexual es el tipo común de reproducción entre los eucariontes. Su éxito evolutivo se atribuye principalmente a dos factores: los organismos gonocóricos se adaptan mejor a cambios ambientales y son menos susceptibles a la acumulación de mutaciones deletéreas (Kondrashov, 1993; Fujita y Moritz. 2010). Sin embargo, en varios linajes se han originado especies constituidas por un sólo sexo que se reproducen por alguno de los mecanismos de reproducción clonal (Avisé, 2008). En los animales este tipo de reproducción es una característica distribuida ampliamente en varias especies de invertebrados, pero en los vertebrados es exclusiva de algunos taxones de peces, anfibios y reptiles, que en conjunto representan alrededor del 1% de las especies descritas (Avisé *et al.*, 1992; Simon *et al.*, 2003; Avisé, 2008; Sinclair *et al.*, 2010).

En vertebrados se pueden observar al menos tres tipos de reproducción clonal: partenogénesis, ginogénesis e hibridogénesis, que se distinguen entre sí por dos aspectos: la presencia de gametos de ploidía reducida o no reducida (haploides o diploides/poliploides), y el requerimiento o no del esperma para desarrollarse (Dawley, 1989). En la partenogénesis, las hembras producen gametos diploides (o poliploides) los cuales se desarrollan en ausencia de esperma en organismos genéticamente idénticos a la madre (clones); en la ginogénesis ocurre un proceso similar (se producen gametos no reducidos), sin embargo, es necesaria la presencia de esperma para estimular la embriogénesis; y en la hibridogénesis, que es considerada un tipo de reproducción hemiclinal, el genoma ancestral de la línea materna se transmite al gameto sin recombinación, mientras que el genoma paterno es eliminado (Avisé *et al.*, 1992). El óvulo al presentar una condición haploide requiere de la fecundación para restituir la condición híbrida diploide (Dawley, 1989).

La partenogénesis es una característica presente en una gran cantidad de invertebrados (Cuellar, 1974), pero en los vertebrados es exclusiva del orden Squamata (lagartijas, serpientes y

taxones relacionados; Cole, 1975; Dawley y Bogart, 1989; Avise, 2008). En la actualidad se conocen alrededor de 40 especies de lacertilios partenogenéticos, distribuidos en 16 géneros y ocho familias (Agamidae, Chamaeleonidae, Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Lacertidae, Scincidae, Teiidae y Xantusiidae; Darevsky, 1992; anexo 1). Sin embargo, la partenogénesis ha sido mejor estudiada en las especies que pertenecen a las familias: Lacertidae, Gekkonidae y Teiidae, debido a que presentan la mayor diversidad de linajes uniparentales (Wright, 1993).

La familia Teiidae presenta una distribución restringida al continente Americano y dentro de ésta, la mayor diversidad de especies ocurre en los trópicos. No obstante hay presencia de teidos desde el norte de Estados Unidos hasta Chile y la parte media de Argentina (Zug *et al.*, 2001). La familia está constituida por diez géneros; de los cuales cuatro tienen representantes partenogenéticos: *Aspidoscelis* (12 especies y complejos de especies), *Cnemidophorus* (tres especies), *Kentropyx* (una especie) y *Teius* (una especie); de tal forma que el primero es uno de los géneros más estudiados debido a que en él se encuentra la mayor diversidad de especies partenogenéticas (Reeder *et al.*, 2002; Wright, 1993; Martínez, 2010).

El género *Aspidoscelis* presenta una distribución amplia en el continente Americano y está conformado por taxones gonocóricos y unisexuales de lacertilios. Sus especies se distribuyen desde el norte de Estados Unidos hasta el noroeste de Costa Rica, ocupando principalmente ambientes áridos y semiáridos (Darevsky *et al.*, 1985; Wright, 1993; Reeder *et al.*, 2002). Sin embargo, la mayor diversidad de especies se encuentra en el sur de Estados Unidos y México que es la región donde se distribuyen las especies unisexuales del grupo, entre ellas se encuentra el complejo *Aspidoscelis cozumela* que habita en la Península de Yucatán, y está conformado por tres especies partenogenéticas *A. cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki*, las cuales surgieron a partir de la hibridación entre las dos especies gonocóricas de *Aspidoscelis* de la región, *A. deppii*, que

aportó la especie paterna, y *A. angusticeps* la especie materna (Fritts, 1969; Moritz *et al.*, 1992), a través de dos eventos de hibridación.

Dado que se desconoce el origen geográfico de los linajes partenogenéticos que integran al complejo *A. cozumela*, en el presente estudio se pretende caracterizar genéticamente a diversos individuos de *Aspidoscelis angusticeps* (especie materna) para evaluar su historia poblacional e identificar a las poblaciones que originaron a los taxones unisexuales, con base en un análisis filogeográfico.

2. ANTECEDENTES

2.1. Mecanismos de origen de la partenogénesis en reptiles

El modo de reproducción predominante dentro de los eucariontes es de tipo sexual, sin embargo, varios linajes cuentan con especies unisexuales que se han originado a partir de ancestros gonocóricos (con ambos sexos) y se caracterizan por presentar mecanismos alterados de meiosis que los obliga a reproducirse mediante alguno de los procesos de tipo clonal (Simon *et al.*, 2003).

En los vertebrados clonales uno de los mecanismos más importantes es la partenogénesis, que es un proceso exclusivo de los reptiles del orden Squamata y se define como el tipo de reproducción clonal en que el ovocito se desarrolla en un nuevo organismo sin necesidad de la fecundación (Dawley, 1989). Debido a esto, las poblaciones de especies partenogenéticas están constituidas exclusivamente por hembras que producen descendientes genéticamente idénticos a ellas (Manríquez-Morán, 2007). Contrario a lo que se pueda esperar, varios estudios han demostrado que las especies unisexuales de lacertilios presentan algún grado de diversidad genética (MacCulloch *et al.*, 1995; Fu *et al.*, 1999), por la recombinación o mutación posteriores al origen de la partenogénesis (Parker *et al.*, 1989).

En 1958, Ilya Darevsky describió al primer lacertilio unisexual conocido por la ciencia *Darevskia saxicola* (antes *Lacerta saxicola*), debido a ello surgió un gran interés por el estudio genético, así como ecológico de las especies unisexuales de este género (Murphy *et al.*, 2000; Zug *et al.*, 2001; Avise, 2008) y desde entonces se han propuesto principalmente dos mecanismos que tratan de explicar el origen de la partenogénesis en los reptiles.

2.1.1. Origen híbrido

El origen por hibridación ha sido comprobado en prácticamente todas las especies unisexuales de lagartijas y se cree que la partenogénesis surge por la alteración que la combinación de genomas distintos produce en el proceso meiótico de los híbridos (Cuellar, 1987).

El origen híbrido de varias especies partenogenéticas de reptiles fue sugerido por Lowe y Wrigth (1966) con base en estudios morfológicos, ecológicos, cariológicos y aloenzimáticos, pero en años recientes el uso de marcadores moleculares del DNA nuclear (nDNA) y mitocondrial (mtDNA), ha permitido dilucidar varios aspectos relacionados con el origen de una gran cantidad de especies unisexuales. La hipótesis del origen híbrido postula que dos especies gonocóricas cercanamente relacionadas se entrecruzan y dan lugar a híbridos, los cuales producen descendencia viable que puede reproducirse partenogenéticamente. Inicialmente los vertebrados partenogenéticos son diploides, pero la forma unisexual diploide puede hibridar con un macho de una o ambas especies parentales y producir una forma partenogenética alotriploide (Cuellar, 1977; fig. 1).

2.1.2. Origen espontáneo

La hipótesis del origen mutacional (MOH, por sus siglas en inglés) representa una alternativa del origen de la partenogénesis a través de la acumulación de mutaciones espontáneas (Suomalainen *et al.*, 1987; Bullini 1994; Johnson y Leefe 1999). Se sabe poco acerca de este mecanismo, la diferencia más obvia respecto a la hibridación es la evidencia genética de una sola especie parental.

La idea fue planteada por Peccinini-Seale en 1971 y posteriormente apoyada por Peccinini-Seale y Frota-Pessoa (1974) y Cuellar (1974); la teoría sugiere que la pérdida espontánea del sexo

puede ocurrir gracias a mutaciones en los genes involucrados en la meiosis de las hembras gonocóricas (Simon *et al.*, 2003). A causa de esto ocurre una diploidización espontánea de los óvulos generando así hembras capaces de reproducirse por partenogénesis (Peccinini-Seale, 1971; Cuellar 1974; 1994). De acuerdo con esta idea, la alotriploidia surge únicamente después de que se ha adquirido genéticamente la capacidad de producir óvulos no reducidos por individuos que en un principio eran autodiploides unisexuales (Manríquez-Morán, 1998; Martínez, 2010).

2.2. Utilidad de los marcadores moleculares

En linajes estrictamente unisexuales las filogenias de mtDNA así como las que están basadas en marcadores nucleares corresponden perfectamente, debido a que no ocurre recombinación ambos tipos de genes son heredados como una unidad. Pero si los linajes se originan vía hibridación, podrían existir incongruencias entre las filogenias propuestas por los dos tipos de datos moleculares (Simon *et al.*, 2003).

En años recientes varios aspectos de los patrones de evolución de la partenogénesis han sido resueltos gracias al uso de los marcadores moleculares y a la reconstrucción filogenética entre los taxones gonocóricos y unisexuales, ya sea por encima o debajo del nivel de especie. La aplicación de las técnicas moleculares ha permitido determinar el número de eventos que han dado origen a un complejo partenogenético (uno o múltiples orígenes), el mecanismo de origen de la partenogénesis (espontáneo o por hibridación) y la edad de los linajes partenogenéticos (Simon *et al.*, 2003).

Los marcadores nucleares de herencia codominante (aloenzimas y microsatélites) en combinación con el mtDNA han permitido confirmar el origen por hibridación de varias especies, así como determinar la dirección del cruzamiento original (Avise, 1994). Pues se ha visto que los

mtDNA's de las especies gonocóricas de lacertilios son altamente variables, mientras que los mtDNA's de las especies unisexuales son muy similares o completamente indistinguibles del DNA de la especie que aportó la hembra en la hibridación original (especie materna; Avise *et al.*, 1992).

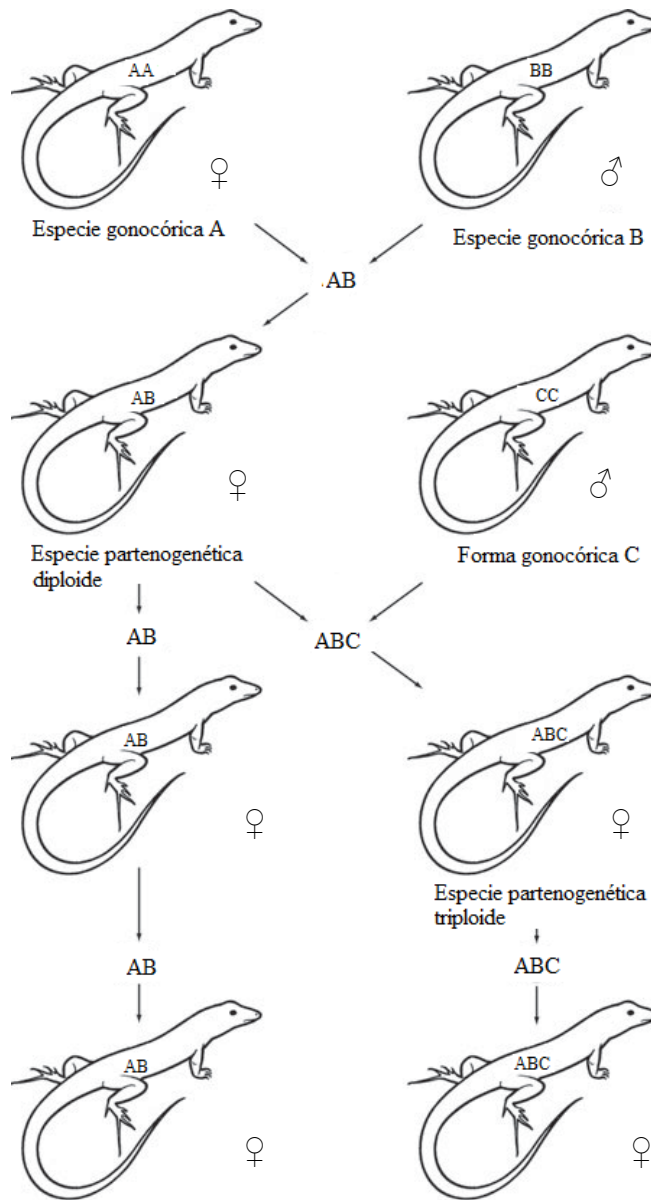


Figura 1. Representación gráfica del origen de la partenogénesis mediante el mecanismo de hibridación. Tomado de Avise (2008).

Los métodos de inferencia filogenética utilizando la información proveniente de un solo tipo de marcador molecular (usualmente mtDNA), se han empleado para establecer el origen de diversos linajes partenogenéticos. Los estudios basados en la información proporcionada por las enzimas de restricción o la secuenciación, se han utilizado para determinar el número de eventos independientes que dieron origen a la unisexualidad en una especie, género o familia y establecer si los taxones uniparentales tienen orígenes únicos o múltiples (Avisé *et al.*, 1992; Simon *et al.*, 2003).

Tomando en cuenta la filogenia de la especie materna, son posibles tres relaciones filogenéticas entre las especies unisexuales y la especie materna: monofilia recíproca, en la que todos los linajes de mtDNA dentro de especies gonocóricas están más cercanamente relacionados entre sí que con los unisexuales y viceversa; parafilia, los linajes de mtDNA dentro de la especie unisexual están más cercanos entre sí que con cualquier linaje de la especie gonocórica, pero en la que algunos linajes de la especie parental están más relacionados con la especie unisexual que con otros de la especie gonocórica; y la polifilia, en la que los linajes unisexuales y gonocóricos están mezclados. Estas categorías permiten saber cómo fue el origen de los linajes unisexuales, aunque considerando que la especie gonocórica dio origen a un linaje unisexual en un solo evento de hibridación, inicialmente se tendrá una relación parafilética con respecto a la especie unisexual, pero el linaje partenogenético finalmente va a constituir un grupo monofilético dentro de la filogenia de la especie materna (Avisé *et al.*, 1992; fig. 2).

Los análisis moleculares han permitido además, señalar el origen geográfico de una especie unisexual, al caracterizar genéticamente a los miembros geográficamente aislados de un complejo clonal (Murphy *et al.*, 2000) y su especie materna.

Sin embargo, para poder evaluar modelos históricos más sofisticados es necesaria la utilización de diferentes marcadores mitocondriales así como nucleares, que permitan descifrar la

historia completa de los patrones genealógicos observados en la naturaleza (Carbone y Khon, 2001; Hare, 2001).

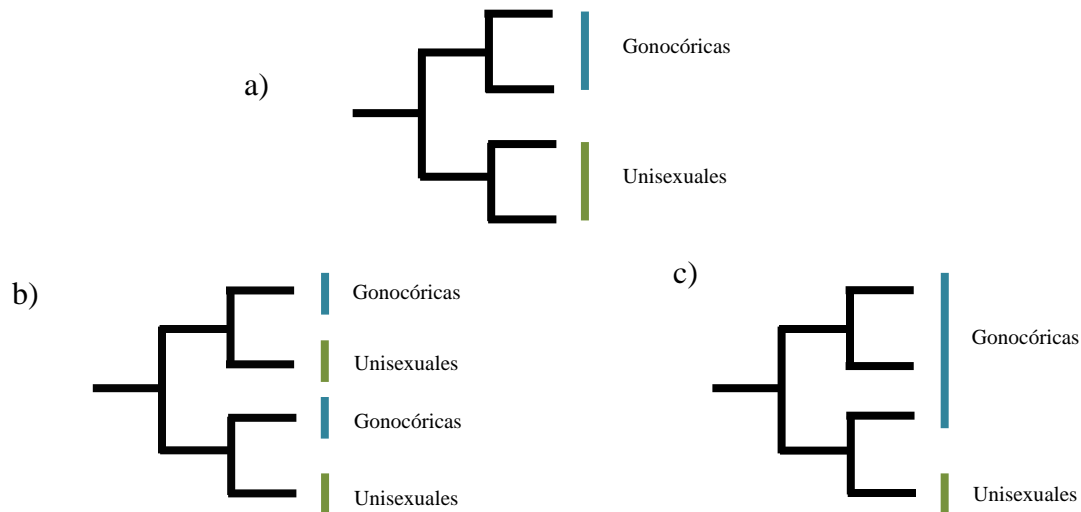


Figura 2. Relaciones filogenéticas posibles entre las especies unisexuales y su especie materna. a) Monofilia, b) polifilia, c) parafilia. Tomado y modificado de Avise *et al.* (1992).

2.3. Aplicación de la filogeografía y la coalescencia

2.3.1. Filogeografía

En su trabajo “*Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics*”, Avise *et al.* (1987) propusieron un nuevo campo de estudio: la filogeografía, disciplina que integra la sistemática filogenética y la genética de poblaciones para esclarecer aspectos diversos sobre la conexión entre el proceso micro y macroevolutivo (Hickerson *et al.*, 2010). De acuerdo con Avise, se trata del análisis filogenético desde el contexto geográfico de los datos genéticos para probar hipótesis respecto a la relación entre la geografía, la distribución de especies y el mecanismo que conduce a la especiación. “*La filogeografía es la rama de la biogeografía que trata de los principios y procesos que subyacen a*

las distribuciones geográficas de linajes de genes, principalmente entre y dentro de especies cercanamente relacionadas” (Avice, 2000), por lo tanto relaciona los componentes históricos y filogenéticos de las distribuciones espaciales de linajes de genes.

Una de las principales aplicaciones de los estudios filogeográficos es la determinación del grado de estructuración poblacional de las especies a lo largo de su distribución y esclarecer los procesos que han determinado dicha distribución, aunque es posible probar distintos modelos de diversificación (Vázquez-Domínguez, 2007).

En un principio los estudios de genética de poblaciones realizados con aloenzimas (electroforesis de proteínas) mostraban poca o nula diferenciación genética intraespecífica (Zink *et al.*, 1991; Avice, 2000), por lo que el análisis de datos basados en mtDNA al nivel de especie estableció un parteaguas en los estudios filogeográficos. El mtDNA fue elegido como el marcador molecular para los análisis filogeográficos debido a su elevada tasa evolutiva (tasa de sustitución), por presentar recombinación prácticamente nula, por su alta variación intraespecífica y su herencia estrictamente materna (aunque existen algunas excepciones; Avice *et al.*, 1987; Vázquez-Domínguez, 2007), gracias a esta molécula se pudieron obtener mejores descripciones de las distribuciones geográficas, así como de las distancias genéticas y las relaciones filogenéticas entre linajes evolutivos cercanos. Por lo tanto, a partir de estos estudios se tuvieron los primeros datos disponibles de genealogías de genes a nivel intraespecífico (Hickerson *et al.*, 2010).

En los primeros análisis filogeográficos se hacían inferencias cualitativas a partir de la superposición visual de un árbol de haplotipos sobre mapas de las localidades muestreadas, ya que estos árboles eran la principal herramienta de análisis al mostrar la historia evolutiva de una región del DNA con o sin recombinación (Avice *et al.*, 1987; Templeton, 2009).

Si bien, la mayor parte de los estudios filogeográficos se han llevado a cabo con DNA citoplásmico (mitocondrial y de cloroplasto), el uso de haplotipos nucleares ha cobrado gran importancia, a medida que se han desarrollado nuevas técnicas moleculares y de interpretación (Vázquez-Domínguez, 2007). Sin embargo, el uso de *loci* nucleares en filogeografía trae complicaciones al momento de la selección de los marcadores adecuados, debido a que presentan una tasa de evolución más lenta, por la dificultad de aislamiento de haplotipos nucleares en organismos diploides y la recombinación (Avise, 2009), así como por el factor temporal de los patrones estudiados. Es por eso que resulta importante utilizar ambos tipos de marcadores (citoplásmicos y nucleares) con el fin de establecer con mayor precisión la distribución de linajes.

La filogeografía es una disciplina que se encuentra inmersa en un constante cambio metodológico y conceptual. Actualmente se han realizado inferencias acerca de la historia de las especies basadas en pruebas estadísticas de hipótesis históricas, así como en estimaciones acerca de los patrones demográficos, lo cual contrasta con la filogeografía tradicional que reúne datos e infiere las causas de una asociación o la ausencia de ésta, entre los patrones de variación genética observados y la distribución geográfica de las poblaciones (Knowles, 2004).

En las décadas posteriores al surgimiento de la filogeografía se ha ido formando la visión de una disciplina integradora, la cual permitirá determinar las relaciones causales existentes entre la geografía, la ecología y la evolución, así como la composición de los taxones a través de comunidades enteras y ensamblajes, pero al mismo tiempo implica un cambio en los métodos analíticos y computacionales, el cual se podrá intensificar con un mayor conocimiento de los marcadores moleculares (mitocondriales o nucleares), así como con el uso y desarrollo de métodos probabilísticos y aproximaciones bayesianas, para poder estimar parámetros y probar hipótesis utilizando modelos evolutivos demográficos cada vez más complejos (Hickerson *et al.*, 2010).

Por otra parte, la incorporación de las técnicas de modelaje de nicho ecológico en los estudios filogeográficos permite utilizar de forma explícita datos temporales, espaciales y geográficos, independientes a los árboles de genes, proporcionando hipótesis filogeográficas aún cuando no se tenga un registro fósil detallado de los taxones de estudio. De este modo los datos sobre la distribución geográfica actual y la paleodistribución (del grupo de interés), en conjunto con las simulaciones coalescentes pueden ser utilizadas para generar y probar hipótesis alternativas (Kidd y Ritchie, 2006; Richards *et al.*, 2007), ya que la unión de la paleodistribución a los modelos coalescentes proporciona un marco flexible para evaluar patrones de variación genética bajo diversas condiciones históricas, las cuales subyacen a los patrones de distribución y diversidad actualmente observados (Stigall y Lieberman, 2006; Richards *et al.*, 2007).

2.3.2. Teoría de la Coalescencia

Al mismo tiempo que Avise y colaboradores impulsaban el crecimiento de la filogeografía, matemáticos y genetistas de poblaciones revolucionaban el campo de la genética de poblaciones al formular e introducir la teoría de la coalescencia (Kingman, 1982; Hudson, 1983; Tajima, 1983).

Esta teoría permite analizar polimorfismos genéticos poniendo a prueba modelos basados en las fuerzas evolutivas (deriva génica, mutación, recombinación, selección natural, entre otras). Para ello, parte de la genética de poblaciones al tomar en cuenta las fuerzas que producen y mantienen la variación genética, pero desde un marco matemático, estadístico y probabilístico (Avise, 2000).

Dentro de la “genética de poblaciones matemática” se reconocen dos figuras principales, Malécot y Kimura. Malécot introdujo la noción de rastrear a un par de alelos en el tiempo hacia su ancestro común y una medida de variación genética; identidad por descendencia (Malécot,

1941; 1948) que es la idea central de la coalescencia (Wakeley, 2010). Mientras que Kimura propone la teoría neutral de la evolución molecular (Kimura, 1983).

La estrategia básica es seleccionar n individuos de una generación en particular y trazar su genealogía, la cual se sigue hacia atrás en el tiempo con ayuda de modelos coalescentes comenzando con el presente y denotando cuando hay ancestría común y por último se hacen predicciones sobre los patrones de variación genética. Por lo tanto, se busca describir el árbol genealógico de poblaciones actuales y cuando el tamaño de la población es muy grande se puede trabajar con un número finito usando cadenas de Markov, al que se denomina n -coalescente (Kingman, 1982), el cual se mantiene para un intervalo amplio de poblaciones con diferentes estructuras de apareamiento (Nordborg, 2000).

Debido al uso de los datos procedentes de secuencias de DNA, la coalescencia ha jugado un papel importante dentro de la genética de poblaciones. El enfoque de este proceso estocástico se basa en dos ideas conceptuales fundamentales (Nordborg, 2000):

1. Las variantes selectivamente neutras no afectan el éxito reproductor. Esto es, separar el proceso de mutación del proceso genealógico (“estado” se puede separar de “descendencia”; fig. 3).
2. Es posible modelar la genealogía de un grupo de individuos hacia atrás en el tiempo sin preocuparse por el resto de la población (fig. 4).

Cuando se determina la composición genética de una muestra, el efecto conjunto de la reproducción al azar y las mutaciones neutras puede ser modelado generando una genealogía hacia atrás en el tiempo, y posteriormente superponiendo las mutaciones hacia adelante en el tiempo. Para llevar a cabo estos análisis son necesarios algoritmos computacionales muy eficientes de gran valor heurístico. De este modo la visión de que el patrón de variación neutral observado en una población se puede ver como el resultado de mutaciones al azar sobre un árbol

genealógico puede tener consecuencias en la interpretación que se le da a los datos, pues solo interesan los fenómenos biológicos que afectan el proceso genealógico, pero que no afectan el proceso mutacional (subdivisión poblacional; Nordborg, 2000).

Es importante tener en cuenta que el tiempo de coalescencia para una muestra es el tiempo de coalescencia de toda la población, ya que mientras más individuos se agregan a la muestra es posible acercarse más al tiempo de coalescencia de la población. Por otra parte, debido a la naturaleza estocástica de la muestra los tiempos de coalescencia para un locus varían entre las distintas muestras. Por consiguiente, resulta esencial integrar varios loci para así obtener valores estadísticos más exactos acerca de la distribución de los tiempos de coalescencia (Nordborg, 2000).

En poblaciones naturales los factores demográficos determinan los tamaños poblacionales, por consiguiente la demografía y la filogenia de genes están estrechamente relacionadas al igual que la coalescencia, ya que determinan la dinámica de los procesos de ramificación y coalescencia de linajes (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009). Los procesos de coalescencia garantizan conexiones filogenéticas entre los genotipos de una especie, en este sentido un evento coalescente ocurre cuando dos linajes de moléculas de DNA se fusionan en una sola molécula de DNA en algún tiempo en el pasado (Templeton, 2006).

Es por eso que en filogeografía la teoría de la coalescencia permite evaluar los procesos de ramificación de árboles de genes, únicamente tomando en cuenta la historia genealógica de los alelos (Hudson, 1990; 1998; Nordborg, 2000).

Es posible inferir cambios históricos del tamaño poblacional con base en poblaciones actuales y a su vez combinarlos con las filogenias y genealogías para determinar si la población ha sido constante, si ha crecido o bien si ha sufrido algún decremento exponencial a través del tiempo. Se ha visto en algunos estudios que el tiempo de coalescencia no solo se ve afectado por el tamaño

efectivo de la población (N_e), sino también por las fluctuaciones en el tamaño poblacional, debido a la selección natural y migración (Avise, 2000; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009).

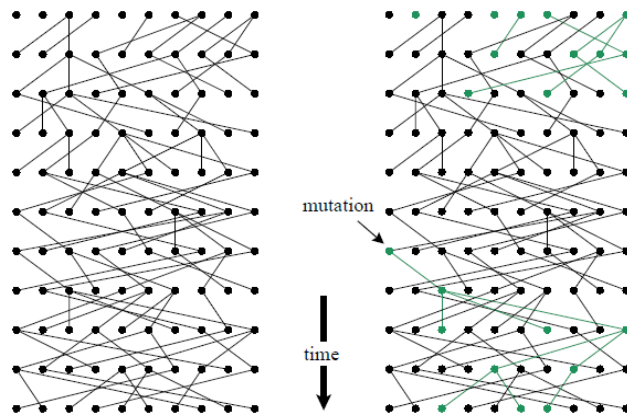


Figura 3. El proceso de mutación neutral puede ser separado del proceso genealógico, la figura muestra las relaciones genealógicas de 10 generaciones del modelo neutral de W-F ($N=10$). A la derecha se puede observar los estados alélicos superpuestos (*gene-drooping*). Tomado de Norborg (2000).

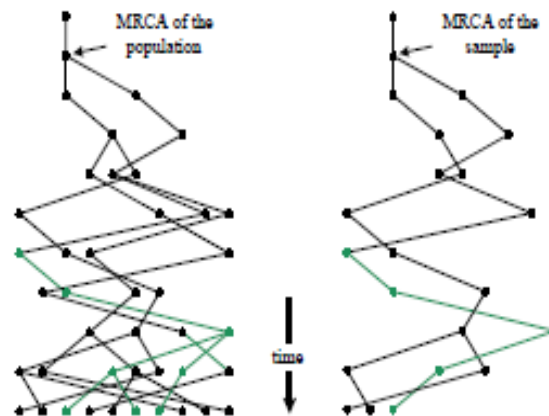


Figura 4. Las propiedades de una muestra de individuos dependen solo de su genealogía, la cual puede ser modelada hacia atrás en el tiempo. Tomado de Nordborg (2000).

2.4. El concepto cohesivo de especie

La especie es la categoría jerárquica y la unidad más importante en estudios sistemáticos, ecológicos y evolutivos, por lo tanto su descripción y delimitación resultan fundamentales como la diversidad de especies en la biota. Históricamente en todos los grupos de organismos las especies se han descrito con base en la presencia de caracteres morfológicos diagnósticos los cuales permiten distinguir a un taxón de otro (Crisci, 1994; Wiens y Servedio, 2000; Agapow *et al.*, 2004).

De manera práctica, es posible reconocer a los organismos cuando están bien diferenciados de este modo pueden ser identificados sin dificultad. El problema surge cuando se trabaja con organismos que presentan diferencias sutiles entre ellos. Ciertos caracteres se mantienen constantes en determinadas zonas geográficas, pero en otras cambian, lo cual genera serios problemas a los taxónomos pues se debe decidir si se trata de especies distintas, de organismos de la misma especie (Haro, 1999), o bien de una división de linaje incompleta.

Al consultar la literatura se pueden encontrar distintas definiciones del concepto de especie y una de las causas es el espacio temporal (si se está trabajando con especies fósiles o recientes), también el tipo de caracteres que se deben tomar en cuenta (morfológicos o moleculares), de manera que se tienen unidades no comparables lo cual dificulta aún más la concepción de especie (Cracraft, 1989; Templeton, 1989; Luna, 1994; Baum y Donoghue, 1995; Cadena, 2003).

Para poder comprender el proceso de especiación, Templeton (1989) buscó una aproximación mecanística al examinar las fuerzas evolutivas que operan sobre los individuos dentro de las poblaciones y subpoblaciones, siguiendo sus efectos hasta que dichas fuerzas provocan que todos los miembros de esa población adquieran atributos fenotípicos que le confieren al grupo el estatus de especie. Por lo tanto, tienen mayor importancia los mecanismos evolutivos que operan en las poblaciones de individuos, de este modo ubica a la especiación

dentro del marco de estudio de la genética de poblaciones y para ello es necesario un concepto de especie que sea compatible con dicha disciplina. Templeton propone el concepto cohesivo de especie, el cual dice que: “*la especie es la población más inclusiva de individuos que poseen el potencial para la cohesión fenotípica a través de mecanismos intrínsecos de cohesión*” (cuadro 1).

Al definir a la especie en términos de mecanismos de cohesión, el concepto cohesivo puede ser fácilmente relacionado con el marco mecanístico de la genética de poblaciones y guiar en la comprensión de la especiación como proceso evolutivo, de este modo la especiación es considerada como la evolución de los mecanismos de cohesión. Por lo tanto, primero se deben de identificar los mecanismos que contribuyen a mantener a un grupo como un linaje evolutivo, y desde la perspectiva de la genética de poblaciones, nuevas variantes genéticas pueden surgir en dichos linajes extenderse y reemplazar a las variantes anteriores, lo cual puede ocurrir gracias a fuerzas microevolutivas como el flujo génico, deriva génica y la selección natural (Templeton, 1989).

Las variantes genéticas dentro de un linaje pueden ser rastreadas hasta el ancestro común, esto implica que los individuos que componen dicho linaje deben mostrar un alto grado de relación genética. Por consiguiente los mecanismos de cohesión que dan el estatus de especie son aquellos que promueven las relaciones genéticas y que determinan las fronteras poblacionales de la acción de las fuerzas microevolutivas (Templeton, 1989).

Cuadro 1. Clasificación de los mecanismos de cohesión.

Intercambiabilidad genética		Intercambiabilidad demográfica	
Mecanismos que promueven identidad genética a través del flujo génico	Mecanismos de aislamiento	Por reemplazo	Por desplazo
<p>a) Sistema de fertilización: organismos capaces de intercambiar gametos que conduzcan a la fecundación exitosa</p> <p>b) Sistema de desarrollo: los productos de la fertilización son capaces de producir descendencia viable y fértil</p>	<p>La identidad genética se preserva por la falta de flujo génico con otros grupos</p>	<p>La deriva génica (descendencia de un ancestro común) promueve la identidad genética</p>	<p>a) Fijación selectiva; la selección natural (SN) promueve la identidad genética, favoreciendo la fijación de una variante genética</p> <p>b) Transiciones adaptativas; la SN favorece a las adaptaciones que alteran directamente a la Intercambiabilidad demográfica. La transición está restringida por:</p> <p>Restricciones mutacionales en el origen de la variación fenotípica heredable</p> <p>Restricciones en el destino de la variación heredable</p> <p>I. Ecológicas</p> <p>II. Desarrollo</p> <p>III. Históricas</p> <p>IV. Genética poblacional</p>

2.5. Análisis Filogeográfico de Clados Anidados (NCPA)

La deficiencia que puede resultar al hacer inferencias biológicas a partir de la superposición de árboles de haplotipos sobre la distribución geográfica de las localidades muestreadas se resolvió con el desarrollo del análisis filogeográfico de clados anidados (Templeton *et al.*, 1995). El cual utiliza el árbol de haplotipos para definir jerárquicamente una serie de clados anidados (ramas dentro de otras ramas) utilizando un grupo explícito de reglas de anidamiento (Templeton *et al.*, 1987; Templeton *et al.*, 1992). Los haplotipos son las unidades más pequeñas de análisis y son anidados junto a subconjuntos mutacionalmente cercanos llamados clados de un solo paso (Templeton, 2001).

El análisis se diseñó para distinguir los procesos históricos que pueden estar involucrados en la distribución actual de la variación génica, la cual puede ser observada en la topología de un árbol (Hey y Machado, 2003).

Este análisis utiliza la parsimonia estadística para construir las redes de haplotipos que estén estadísticamente bien apoyadas e identifica clados anidados que son la prueba de asociación entre la geografía y la distribución de haplotipos, trabaja con una clave de inferencia para identificar el proceso que pudo haber producido la asociación observada (Templeton, 1998; Holsinger, 2010).

Sin embargo, debido a que la serie de criterios de la clave de inferencia no son producto de modelos analíticos y las inferencias que resultan no son de naturaleza estadística, este método ha recibido fuertes críticas, pues no proporciona evaluaciones de confianza para cualquier interpretación particular y no se sabe con qué frecuencia una interpretación puede ser incorrecta (Hey y Machado, 2003). Otra incertidumbre del método es la implementación de las pruebas de permutación utilizadas para evaluar los datos (Petit y Grivet, 2002). Cuando se prueba la existencia de la estructura genética espacial por permutación, las poblaciones no están siendo

remodeladas de forma aleatoria sino los propios individuos. Por lo tanto, los procesos que pueden estar afectando la frecuencia haplotípica local, tales como cuellos de botella (Johnson *et al.*, 2007), o apareamiento entre consanguíneos, se pueden confundir con el proceso histórico que ha conformado la estructura genética poblacional incrementando notablemente el riesgo de falsos positivos (Petit, 2008).

Panchal y Beaumont (2007) llevaron a cabo una simulación automática del NCPA y los resultados sugieren que dicho análisis produce un elevado número de falsos positivos (superior a 75%), dichas simulaciones han demostrado que la clave de inferencia puede llevar a conclusiones de procesos históricos que en realidad no ocurren (Knowles y Maddison, 2002), debido a las críticas, así como la sensibilidad potencial del NCPA a diversos factores, se han desarrollado métodos alternativos basados en modelos analíticos que toman en cuenta la estocasticidad inherente del proceso evolutivo (Knowles y Maddison, 2002; Knowles, 2004).

2.5.1. Parsimonia estadística

La idea central de la parsimonia estadística es evaluar los límites de parsimonia, es decir el número de pasos mutacionales que pueden ser inferidos sin *preocuparse* por las sustituciones múltiples y construir el grupo de cladogramas parsimoniosos y no parsimoniosos que sean consistentes con estos límites (Templeton *et al.*, 1992; Holsinger, 2010).

Para identificar los límites de parsimonia primero se estima theta, $\theta = 4Ne\mu$ a partir de los datos de estudio, posteriormente se conecta a una fórmula que permite evaluar la probabilidad, de que la diferencia entre dos haplotipos (tomados al azar de la muestra de estudio) sea producto de más de una sustitución. Si dicha probabilidad es menor que 5%, los haplotipos pueden ser conectados en una red parsimoniosa, de lo contrario no será posible conectar todos los haplotipos (Holsinger, 2010; fig. 5).

2.5.2. Análisis de clados anidados

Una vez que se construye la red de haplotipos el siguiente paso es identificar clados anidados. Templeton *et al.* (1987) propusieron un algoritmo para la construcción de un grupo único de clados anidados, es decir, un clado de un solo paso que está contenido dentro de un clado de dos pasos y este dentro de uno de tres pasos y así sucesivamente (Holsinger, 2010; fig. 6).

Un análisis de clados anidados también requiere que la distribución espacial de haplotipos y los clados de haplotipos sean cuantificados (Templeton, 2006) y una vez que un conjunto de clados anidados ha sido identificado se pueden calcular estadísticos relacionados a la distribución geográfica de cada clado en la muestra (Holsinger, 2010), es decir se pone a prueba la asociación entre geografía y la distribución de haplotipos. Para cuantificar los datos geográficos se utilizan dos estadísticos (distancias geográficas) en una clave de inferencia (Templeton *et al.*, 1995).

1. Distancia de clado (D_c). Es la distancia promedio de cada haplotipo al centro geográfico de todos los individuos dentro del mismo clado. Esta distancia puede ser aérea o bien lineal si hay un corredor de dispersión. La distancia de clado, para un clado X está simbolizada por $D_c(X)$ y mide hasta qué punto este clado se ha propagado. Dispersión geográfica de clado.
2. Distancia de clado anidado (D_n). Es la distancia promedio del centro de distribución de un haplotipo, al centro de distribución del haplotipo dentro del cual está anidado, es decir cómo se encuentra distribuido un clado con relación a otros clados en el mismo nivel de anidamiento. Es la dispersión geográfica de un clado en relación a sus “primos” más antiguos pero presumiblemente más cercanos.

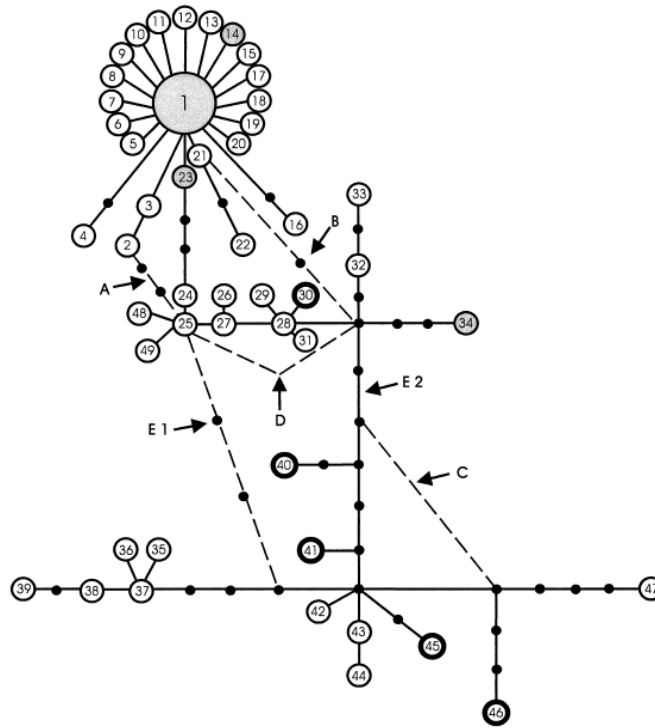


Figura 5. Red de haplotipos utilizando parsimonia estadística. Tomado de Morando *et al.* (2004).

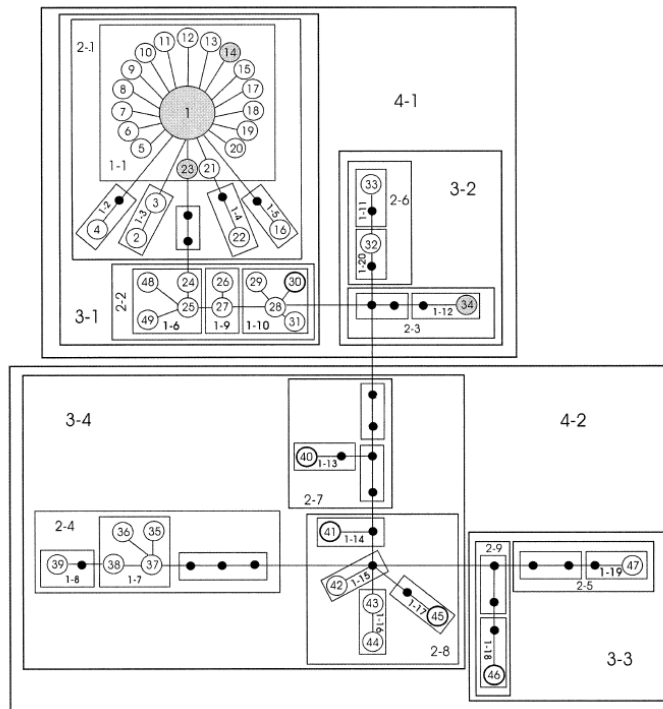


Figura 6. Anidamiento de haplotipos. Tomado de Morando *et al.* (2004).

Sin embargo, el resultado estadístico no es igual al significado biológico, el primero nos dice que las medidas que se calculan están basadas en un número suficiente de observaciones, y que podemos estar seguros que existen asociaciones geográficas en el árbol de haplotipos, pero no dice cómo se deben interpretar dichas asociaciones. Por lo tanto, para entender el significado biológico se debe determinar cómo es que diferentes tipos de flujo de genes, así como eventos históricos pueden crear patrones específicos de asociación geográfica (Templeton, 2006; cuadro 2).

2.5.3. Patrones de asociación geográfica

a) Aislamiento por distancia

El aislamiento por distancia, es uno de los modelos de flujo génico restringido más común, crea asociaciones entre la variación genética y la geografía debido a que implica un movimiento limitado de los individuos durante una generación. Inicialmente cuando una mutación ocurre, el haplotipo nuevo sólo se encuentra en su área de origen pero con cada generación que pasa, un linaje de haplotipos que persiste tiene una probabilidad cada vez mayor de propagarse a otros sitios a través del flujo génico restringido, de este modo el D_c puede incrementar con el tiempo (Wright, 1943).

La propagación del haplotipo a través del espacio ocurre por medio de pequeños movimientos geográficos en cualquier generación, dando lugar a una correlación estrecha entre la extensión del haplotipo y su posición temporal dentro del árbol de haplotipos, así los haplotipos más extendidos serán los más antiguos. Por otra parte, los haplotipos más recientes se encuentran dentro del rango geográfico del haplotipo del cual derivaron y se mueven lentamente desde el centro geográfico, las distancias de clado y de anidamiento deben producir patrones estadísticos similares (Templeton, 2006; fig. 7).

Cuadro 2. El cuadro resume los patrones esperados bajo los distintos escenarios: aislamiento por distancia, fragmentación alopátrida y expansión del área de distribución.

Aislamiento por distancia	Fragmentación alopátrida	Expansión del área de distribución
<i>Dc</i> tiende a incrementar conforme la edad, el estado interior y nivel de anidamiento	<i>Dc</i> puede detenerse, por un aumento en la edad, en el estatus interno y en el nivel de anidamiento	Algunas puntas o clados jóvenes presentan <i>Dc</i> significativamente grandes, cuando sus clados ancestrales no.
<i>Dn</i> tiende a incrementar conforme a la edad, estado interior y nivel de anidamiento y converge con <i>Dc</i> con el aumento de nivel de anidamiento	<i>Dn</i> puede incrementar, por un aumento en la edad, en el estatus interno y en el nivel de anidamiento, <i>Dc</i> no.	Algunas puntas o clados jóvenes pueden tener <i>Dn</i> significativamente grandes y <i>Dc</i> significativamente pequeñas.
Aumenta el solapamiento de las distribuciones espaciales de clados, con incremento de la edad, estado interior y nivel de anidamiento	El clado más viejo (el nivel más alto) puede mostrar que no se superponen las distribuciones espaciales. Dichos clados están comúnmente conectados por ramas grandes en el árbol	Los clados con patrones anteriormente descritos son encontrados en la misma área que está geográficamente restringida a la distribución total de la especie.

b) Fragmentación

Fragmentación seguida de un aislamiento genético completo o casi completo. Un aislamiento genético significa que los haplotipos que se originaron después de la fragmentación, mostrarán distribuciones espaciales restringidas que corresponden al área geográfica ocupada por los haplotipos a partir de los cuales se originaron. El aislamiento genético también significa que las poblaciones fragmentadas se comportan como especies separadas pero con una barrera geográfica al flujo génico (Templeton, 2006; fig. 8). El NCPA no cubre todos los tipos de fragmentación, es decir no es aplicable cuando se trata de un caso de microvicarianza (Templeton *et al.*, 1995), pero el análisis si se puede aplicar cuando se trata de una fragmentación alopátrida (Templeton, 2006).

a) Expansión del área de distribución

Cuando ocurre una expansión del área de distribución, aquellos haplotipos encontrados en las poblaciones ancestrales y que fueron la fuente de la expansión se extenderán geográficamente (distancias de clado grandes). Lo cual implica que los haplotipos raros o de clados jóvenes, estarán restringidos a las áreas ancestrales (Templeton 2006; fig. 9).

La relación que existe entre los clados y la geografía puede evaluarse por medio de un análisis estadístico de permutaciones, utilizando el programa GEODIS (*A tool to perform the NCPA*; Posada *et al.*, 2000) que permite evaluar si existen asociaciones significativas entre la ubicación geográfica y las posiciones del haplotipo o del clado. En clados en los que hay una asociación significativa, se puede hacer un análisis de distancia comparando la distancia del clado D_c y la distancia del clado anidado D_n (Aguirre, 2007).

La asociación estadística entre los haplotipos anidados y la geografía es analizada mediante una clave de inferencia (Templeton, 2004), la cual proporciona una serie de criterios que permiten discriminar entre el papel que han jugado los eventos de flujo génico, el aislamiento por distancia, la expansión y los eventos de colonización a largas distancias en los procesos históricos que generan las relaciones observadas entre los haplotipos (Aguirre, 2007).

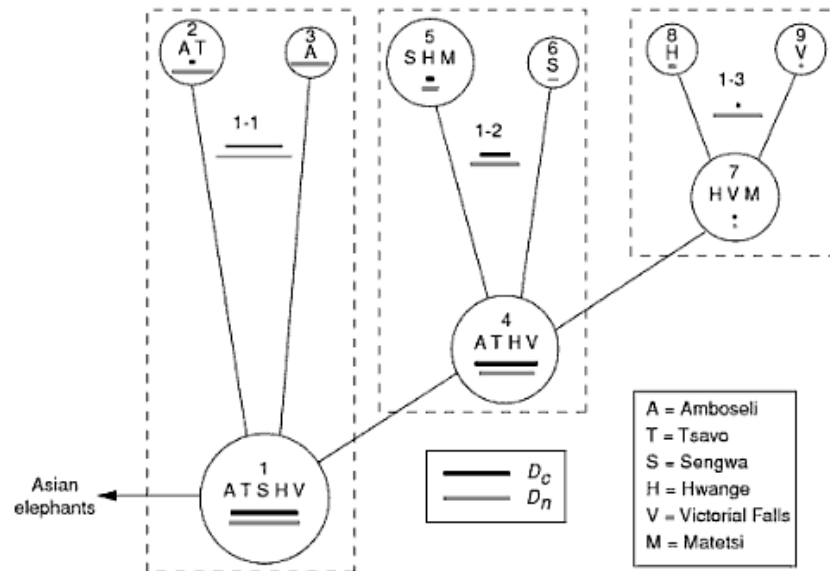


Figura 7. Árbol de haplotipos de mtDNA que corresponde a elefantes africanos de seis localidades muestreadas al este de África. Las líneas en negro indican la distancia de clado y la gris la distancia de clado anidado, la longitud de las líneas en el cuadro corresponde a 1000 km de distancia. Tomado de Templeton (2006)

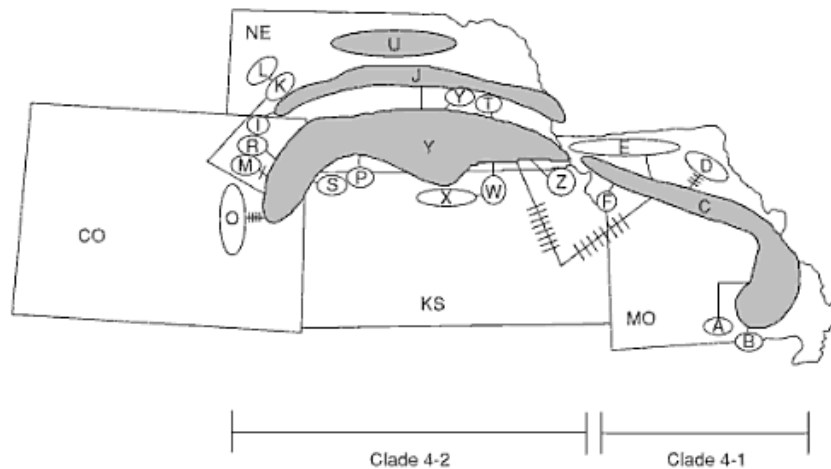


Figura 8. Superposición de un árbol de haplotipos de mtDNA de *Ambystoma tigrinum* sobre las localidades muestreadas, Missouri (MO), Kansas (KS), Nebraska (NE), y Colorado (CO), los diferentes haplotipos están representados con letras y delimitados por figuras que corresponden al rango de distribución geográfico de cada uno de ellos. Muchos de estos haplotipos fueron encontrados como polimorfismos ocupando la misma área que otros. Las líneas sin marcas de graduación indican un solo cambio en el sitio de restricción, las líneas marcadas indican múltiples cambios en los sitios de restricción. Tomado de Templeton (2006).

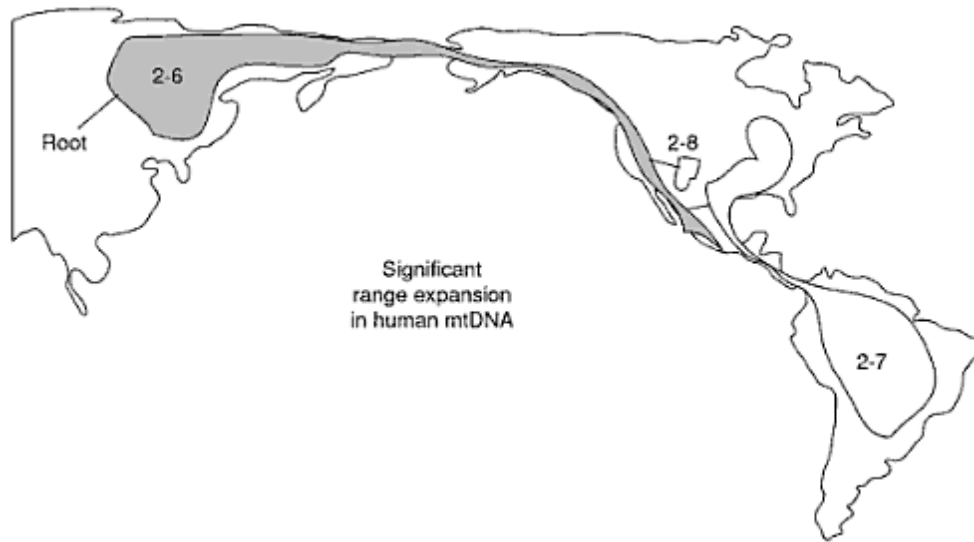


Figura 9. Expansión del área de distribución del mtDNA en humanos. Se muestran las distribuciones geográficas de tres clados anidados de 2 pasos, que a su vez están anidados dentro de un clado de tres pasos. El clado 2-6 es el más viejo, mientras que los dos clados o haplotipos “punta” corresponden a 2-7 y 2-8. Tomado de Templeton (2006).

2.6. *Aspidoscelis angusticeps* y el complejo *A. cozumela*

2.6.1. Taxonomía y distribución

El género *Aspidoscelis* se encuentra dentro de la familia Teiidae, la cual se distribuye en prácticamente todo el continente americano desde Estados Unidos hasta el norte de Chile y Argentina. Sus especies se presentan en sitios con climas templados y tropicales, dentro de una gran variedad de hábitats (Reeder *et al.*, 2002).

El género está conformado por 87 taxones que se distribuyen ampliamente desde Estados Unidos en Norteamérica hasta el norte de Costa Rica en Centroamérica. Ocupan una gran variedad de ambientes, pero la mayor diversidad del grupo se presenta en las regiones áridas y semiáridas de Estados Unidos y México (Reeder *et al.*, 2002). *Aspidoscelis* es uno de los géneros de lagartijas más estudiados debido a su abundancia, ya que son un componente conspicuo de las comunidades ecológicas de las cuales forman parte (Dunham *et al.*, 1988). La existencia de taxones partenogénéticos dentro del grupo ha generado una gran cantidad de estudios, pues la tercera parte de todas sus especies se reproducen clonalmente (Wright, 1993).

De acuerdo con características basadas en estudios cariológicos, morfológicos y moleculares, el género *Aspidoscelis* se encuentra integrado por cinco grupos (Lowe *et al.*, 1970; Reeder *et al.*, 2002), tres de ellos se componen de especies gonocóricas y los dos restantes de especies unisexuales. De acuerdo con el estudio filogenético de Reeder *et al.* (2002) el género *Aspidoscelis* es un grupo monofilético integrado de tres clados que corresponden a cada uno de los grupos de especies gonocóricas: *A. sexlineata*, *A. deppii* y *A. tigris*, mientras que los restantes se componen de taxones unisexuales que se originaron a partir del entrecruzamiento entre especies de los grupos gonocóricos: *A. cozumela* (*A. sexlineata* x *A. deppii*) y *A. tessellata* (*A. sexlineata* x *A. tigris*).

En nuestro país se encuentran 10 especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* (Flores-Villela, 1993) de las cuales, *A. rodecki*, *A. maslini* y *A. cozumela* se ubican en la Península de Yucatán y en conjunto son conocidas como complejo *A. cozumela* (Maslin y Secoy, 1986; Wright, 1993). Las evidencias actuales indican que las especies unisexuales de la Península de Yucatán se originaron mediante dos eventos de hibridación independientes entre las especies gonocóricas de la región: *A. angusticeps*, que participó como la especie materna y *A. deppii*, como especie paterna (Moritz *et al.*, 1992; Manríquez-Morán 2002) y además señalan que uno de estos eventos originó a *A. rodecki*, mientras que el otro dio origen a *A. maslini*, que posteriormente debido a mutaciones postformacionales dio lugar a *A. cozumela* (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998; Manríquez-Morán, 2002). Sin embargo, el origen geográfico y genético de las poblaciones que las originaron es desconocido, pues actualmente las especies parentales no ocurren en simpatria. *A. angusticeps* se encuentra por prácticamente toda la península, mientras que *A. deppii* sólo toca el extremo sudoeste de la misma.

A. angusticeps es una de las lagartijas con distribución más amplia dentro de la Península de Yucatán (Beargie y McCoy, 1964; Lee, 1996; 2000; Campbell, 1998) y se ha observado que en sus distintas poblaciones, los organismos adultos presentan cierto grado de variación en los patrones de coloración. Los individuos que integran las poblaciones del sur y del este de la península muestran las líneas dorsales (en color crema o amarillo) que son características de las especies del grupo *A. sexlineata* y presentan patas y cola con tonalidades rojizas, mientras que en los individuos de las poblaciones del noroeste las líneas son tenues o desaparecen a medida que las manchas que surgen en los jóvenes cubren la región dorsal de las lagartijas, que presentan patas y cola de color azul. Los individuos adultos alcanzan una longitud total de 250-270 mm y en cuanto al patrón de escutelación, presentan cuatro escamas supraoculares; cinco escamas en la región parietal: una interparietal, dos parietales y dos frontoparietales.

3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1. Caracterización física de la Península de Yucatán

La Península de Yucatán se localiza al sudeste de la República Mexicana y corresponde a la parte que emerge de la plataforma continental de Yucatán constituida por sedimentos calcáreos del periodo Terciario y Reciente (Pinet, 1998; Lee, 2000; Padilla y Sánchez, 2007) y abarca una extensión de 300 000 km² separando al Mar Caribe del Golfo de México (Quero, 1992; Lee, 2000). Abarca tanto el territorio mexicano, como el Petén guatemalteco y el norte de Belice (Schmitter *et al.*, 2007).

3.1.1. Orogenia e hidrología

En la península, los rasgos orogénicos están prácticamente ausentes, por lo que el 90% de su superficie está a menos de 200 msnm y la Sierrita de Ticul es la única elevación prominente que se encuentra al norte de Campeche y al oeste de Yucatán. Topográficamente la península puede dividirse en: planicie norte, Sierrita de Ticul y planicie del sur (Schmitter *et al.*, 2007).

La plataforma de Yucatán está conformada por calizas que fueron depositadas durante el Cretácico tardío (144 a 165 millones de años) al Cenozoico-Cuaternario (65 millones de años al reciente), lo cual refleja un gradiente temporal en sentido norte-sur, que indica una emergencia paulatina de la plataforma durante el Plioceno (5.2 a 1.8 millones de años). Lo cual explica la asimetría que se extiende solamente unos 10 km en el margen del Caribe y hasta 200 km del lado del Golfo de México. El tercio norte y la mitad oriental de la península están formados por karst (paisaje propio de terrenos calizos, por el efecto que la disolución del agua tiene sobre ellos) más reciente de planicie, con una elevación máxima de 10 msnm (Beddows *et al.*, 2007)

Uno de los rasgos más importantes de la topografía de la península son los cenotes, los cuales se concentran en la parte norte a lo largo de una línea imaginaria situada entre Tulum,

Quintana Roo y Campeche, y disminuyen hacia el sur de la península. Los cenotes son manifestaciones kársticas, este tipo de rocas se caracteriza por su alta permeabilidad y un gradiente hidráulico casi nulo (es por eso que la parte norte carece de fuentes pluviales), por lo que el agua se infiltra y acumula en el subsuelo formando una lente delgada de agua dulce que flota sobre una masa de agua salina, constituyendo así los cuerpos de agua subterráneos. El contacto entre ambas masas de agua dulce y marina forma una zona de haloclina, que en conjunto conforma un componente geológico importante del acuífero. La lente de agua dulce constituye la única fuente de agua dulce en la Península de Yucatán, desde tiempos prehistóricos (Beddows *et al.*, 2007).

En la parte sur de la península ocurren varios cuerpos de agua que atraviesan Campeche y Quintana Roo. De oeste a este, se encuentra la laguna Silvituc, Laguna Noh, Laguna Chacanbacab, Laguna Om y el Lago Bacalar. En la parte central de Campeche se encuentra el río Champotón que desemboca en el Golfo de México. Pero es hacia el sur donde se encuentra el río más importante de la Península de Yucatán, el Usumacinta que se origina en Guatemala y fluye hacia el noreste y desemboca en las tierras bajas de Tabasco (Lee, 2000).

3.1.2. Clima y precipitación

El clima de la Península de Yucatán es cálido-subhúmedo con lluvias en verano, donde la temperatura media anual va de los 24° a los 26° C a lo largo de toda la península (Quero, 1992).

El período anual de lluvias en la península ocurre durante el verano, debido a esto es la estación más húmeda del año pero no muestra un patrón homogéneo de humedad a lo largo de la península, ya que se presenta un gradiente de precipitación que aumenta de noroeste a sudeste por lo que la humedad es mayor en la parte sur donde se registran las mayores precipitaciones (1700 mm) y decrece hacia el norte (Orellana, 1999). La precipitación media anual varía desde

125 mm en el extremo occidental (Hubp *et al.*, 1992) hasta los 1570 mm en el extremo opuesto incluyendo la Isla de Cozumel (Rodríguez y García, 2007). La zona norte de Quintana Roo se desvía del gradiente norte-sur y presenta precipitaciones que van de los 1200 a 1500 mm (Lee, 2000).

3.1.3. Vegetación

La Península de Yucatán presenta una franja litoral extensa bañada por el Golfo de México y por el Mar Caribe, dicha posición geográfica permite que la vegetación sea variada y diversa por lo que en este sitio confluyen grupos vegetales de diferentes orígenes biogeográficos, incluyendo elementos neárticos, neotropicales y caribeños (Miranda, 1958) debido a ello se le reconoce como una provincia biótica claramente definida (Barrera 1962; Miranda, 1958), los distintos elementos florísticos corresponden a la región Antillana, Centroamericana sur, al sudeste de México y a las especies endémicas cuyo porcentaje es relativamente alto en comparación con otras zonas tropicales de México (Estrada, 1991; Durán *et al.*, 1998).

Los tipos de asociaciones vegetales que se encuentran en la península son; manglar, matorral de duna costera, sabana o pastizal inundable, selva baja caducifolia, selva baja caducifolia espinosa, selva baja inundable, selva mediana subcaducifolia, selva mediana subperennifolia y selva alta subperennifolia (Escamilla *et al.*, 2005).

4. JUSTIFICACIÓN

Si bien, diversos estudios relacionados con el complejo *Aspidoscelis cozumela*, han permitido dilucidar diferentes aspectos sobre la diversidad presente en las especies partenogenéticas así como sus relaciones filogenéticas, aún no se tiene una hipótesis que explique cuáles fueron las poblaciones de *A. angusticeps* que dieron origen a los linajes que conforman al complejo unisexual *A. cozumela*, por lo que en este estudio se busca determinar el origen geográfico de las especies unisexuales y cómo se fueron diversificando. Al realizar un análisis filogeográfico utilizando un marcador del mtDNA de las diferentes poblaciones de la especie materna *A. angusticeps* y del complejo partenogenético, será posible trazar las relaciones genealógicas entre los haplotipos de las especies partenogenéticas y la especie materna, para así conocer el posible origen geográfico y genético de las especies unisexuales.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Establecer la historia evolutiva y poblacional de *Aspidoscelis angusticeps* y las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela* mediante un análisis filogeográfico a través del uso de secuencias del gen mitocondrial ND2.

5.2. Objetivos particulares

1. Caracterizar genéticamente a diversas poblaciones de *A. angusticeps* mediante las secuencias del gen mitocondrial que codifica para la subunidad 2 de la NADH-deshidrogenasa.
2. Establecer las relaciones genealógicas de los haplotipos de las distintas poblaciones de *A. angusticeps*
3. Establecer las relaciones genealógicas entre los haplotipos de *A. angusticeps* y diversas poblaciones de las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela*.
4. Mediante un análisis filogeográfico determinar que poblaciones de *A. angusticeps* dieron lugar a las especies del complejo *A. cozumela*.
5. Con base en lo anterior, hacer una propuesta sobre el origen y la evolución de la partenogénesis en el complejo *A. cozumela*.

6. MÉTODO

6.1. Obtención de ejemplares

Se recolectaron 81 ejemplares de lagartijas pertenecientes al grupo de estudio mediante trampas de intercepción en 35 poblaciones distintas, 11 de ellas corresponden a las especies unisexuales del complejo *Aspidoscelis cozumela* y 24 a poblaciones de las especies parentales *A. angusticeps* y *A. deppii* (fig. 10; cuadro 3).

El sacrificio y preparación de los ejemplares se realizó mediante las técnicas estándar de fijación y preservación (Casas-Andreu *et al.*, 1991). Sin embargo, en algunas poblaciones únicamente se extrajo un fragmento de cola a los ejemplares recolectados, para después liberarlos y no afectar a las poblaciones más vulnerables. Los tejidos extraídos (muscular, hepático, así como los fragmentos de cola) que se utilizaron para el análisis molecular fueron conservados en alcohol etílico al 100% y posteriormente se almacenaron a -70°C .

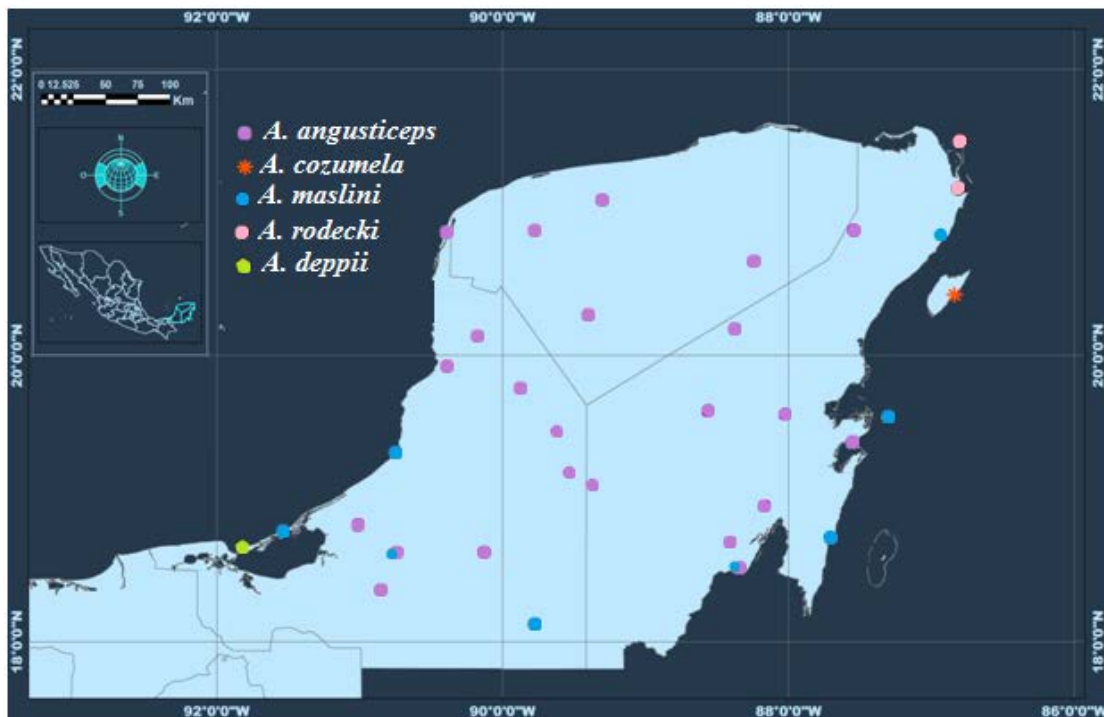


Figura 10. Mapa que muestra los sitios de colecta de las especies del complejo *A. cozumela* y sus especies parentales, *A. deppii* y *A. angusticeps*.

Cuadro 3. Ejemplares recolectados para este estudio.

Número	Estado	Localidad	Colector	Especie
1	Campeche	Hampolol	NLMM-380	<i>A. angusticeps</i>
2	Campeche	Hampolol	NLMM-381	<i>A. angusticeps</i>
3	Campeche	Hampolol	NLMM-382	<i>A. angusticeps</i>
4	Campeche	Dzibalchén	ANMO-1849	<i>A. angusticeps</i>
5	Campeche	Hopelchén	SFDG-114	<i>A. angusticeps</i>
6	Campeche	Hopelchén	SFDG-115	<i>A. angusticeps</i>
7	Campeche	Hopelchén	SFDG-116	<i>A. angusticeps</i>
8	Campeche	Pomuch	ANMO-1845	<i>A. angusticeps</i>
9	Campeche	Pomuch	ANMO-1846	<i>A. angusticeps</i>
10	Campeche	Escárcega	COLA-1	<i>A. angusticeps</i>
11	Campeche	Escárcega	COLA-2	<i>A. angusticeps</i>
12	Campeche	Don Samuel	AER-014	<i>A. angusticeps</i>
13	Campeche	Don Samuel	AER-016	<i>A. angusticeps</i>
14	Campeche	Chekubul	AER-010	<i>A. angusticeps</i>
15	Campeche	Constitución	AER-020	<i>A. angusticeps</i>
16	Campeche	Constitución	AER-022	<i>A. angusticeps</i>
17	Quintana Roo	Chetumal	NLMM-384	<i>A. angusticeps</i>
18	Quintana Roo	Chetumal	NLMM-385	<i>A. angusticeps</i>
19	Quintana Roo	Chetumal	NLMM-387	<i>A. angusticeps</i>
20	Quintana Roo	Pedro A. Santos	NLMM-388	<i>A. angusticeps</i>
21	Quintana Roo	Pedro A. Santos	NLMM-394	<i>A. angusticeps</i>
22	Quintana Roo	Pedro A. Santos	SFDG-176	<i>A. angusticeps</i>
23	Quintana Roo	Chun-Ek	ANMO-1853	<i>A. angusticeps</i>
24	Quintana Roo	Chun-Ek	ANMO-1854	<i>A. angusticeps</i>
25	Quintana Roo	Chun-Ek	ANMO-1855	<i>A. angusticeps</i>
26	Quintana Roo	Chan-Chén	ANMO-1859	<i>A. angusticeps</i>
27	Quintana Roo	Bacalar	SFDG-162	<i>A. angusticeps</i>
28	Quintana Roo	Bacalar	SFDG-163	<i>A. angusticeps</i>
29	Quintana Roo	F. Carrillo Puerto	SFDG-166	<i>A. angusticeps</i>
30	Quintana Roo	F. Carrillo Puerto	SFDG-167	<i>A. angusticeps</i>
31	Quintana Roo	Polyuc	SFDG-173	<i>A. angusticeps</i>
32	Quintana Roo	Polyuc	SFDG-175	<i>A. angusticeps</i>
33	Quintana Roo	Tihosuco	SFDG-177	<i>A. angusticeps</i>
34	Quintana Roo	Tihosuco	SFDG-178	<i>A. angusticeps</i>
35	Quintana Roo	Tihosuco	COLA-1	<i>A. angusticeps</i>
36	Quintana Roo	Lázaro Cárdenas	LDOR-057	<i>A. angusticeps</i>
37	Quintana Roo	Sian Ka'an	COLA-1	<i>A. angusticeps</i>
38	Yucatán	Celestún	NLMM-395	<i>A. angusticeps</i>
39	Yucatán	Celestún	NLMM-396	<i>A. angusticeps</i>
40	Yucatán	Celestún	NLMM-397	<i>A. angusticeps</i>
41	Yucatán	Umán	LDOR-046	<i>A. angusticeps</i>
42	Yucatán	Umán	LDOR-047	<i>A. angusticeps</i>
43	Yucatán	Motul	SFDG-120	<i>A. angusticeps</i>
44	Yucatán	Motul	SFDG-121	<i>A. angusticeps</i>
45	Yucatán	Motul	SFDG-122	<i>A. angusticeps</i>
46	Yucatán	Valladolid	SFDG-124	<i>A. angusticeps</i>

(Continuación)

Número	Estado	Localidad	Colector	Especie
47	Yucatán	Valladolid	SFDG-125	<i>A. angusticeps</i>
48	Yucatán	Valladolid	SFDG-127	<i>A. angusticeps</i>
49	Yucatán	Oxkutzcab	SFDG-179	<i>A. angusticeps</i>
50	Yucatán	Oxkutzcab	COLA-1	<i>A. angusticeps</i>
51	Yucatán	Oxkutzcab	AER-007	<i>A. angusticeps</i>
52	Quintana Roo	Isla Cozumel	NLMM-111	<i>A. cozumela</i>
53	Quintana Roo	Isla Cozumel	NLMM-116	<i>A. cozumela</i>
54	Quintana Roo	Isla Cozumel	NLMM-191	<i>A. cozumela</i>
55	Quintana Roo	Majahual	NLMM-046	<i>A. maslini</i>
56	Quintana Roo	Majahual	NLMM-058	<i>A. maslini</i>
57	Quintana Roo	Majahual	COLA-28	<i>A. maslini</i>
58	Campeche	Calakmul	NLMM-048	<i>A. maslini</i>
59	Campeche	Calakmul	NLMM-049	<i>A. maslini</i>
60	Campeche	Calakmul	NLMM-050	<i>A. maslini</i>
61	Quintana Roo	Cayo Norte	NLMM-051	<i>A. maslini</i>
62	Quintana Roo	Cayo Norte	NLMM-053	<i>A. maslini</i>
63	Quintana Roo	Cayo Norte	NLMM-055	<i>A. maslini</i>
64	Campeche	Champotón	NLMM-068	<i>A. maslini</i>
65	Campeche	Champotón	NLMM-073	<i>A. maslini</i>
66	Campeche	Champotón	NLMM-083	<i>A. maslini</i>
67	Quintana Roo	Puerto Morelos	NLMM-127	<i>A. maslini</i>
68	Quintana Roo	Puerto Morelos	NLMM-129	<i>A. maslini</i>
69	Quintana Roo	Puerto Morelos	NLMM-130	<i>A. maslini</i>
70	Campeche	Escárcega	AER-19	<i>A. maslini</i>
71	Campeche	Cd. del Carmen	NO-8	<i>A. maslini</i>
72	Quintana Roo	Chetumal	COLA-16	<i>A. maslini</i>
73	Quintana Roo	Chetumal	COLA-18	<i>A. maslini</i>
74	Quintana Roo	Chetumal	COLA-19	<i>A. maslini</i>
75	Quintana Roo	Puerto Juárez	NLMM-16	<i>A. rodecki</i>
76	Quintana Roo	Isla Contoy	COLA-3	<i>A. rodecki</i>
77	Quintana Roo	Isla Contoy	COLA-4	<i>A. rodecki</i>
78	Quintana Roo	Isla Contoy	COLA-5	<i>A. rodecki</i>
79	Campeche	Cd. del Carmen	SFDG-105	<i>A. deppii</i>
80	Campeche	Cd. del Carmen	SFDG-106	<i>A. deppii</i>
81	Campeche	Cd. del Carmen	SFDG-107	<i>A. deppii</i>

6.2. Extracción y amplificación de DNA

Para este estudio se utilizó el marcador molecular que corresponde a la subunidad 2 de la NADH – deshidrogenasa (ND2) del DNA mitocondrial (cuadro 4), ya que en estudios previos se ha visto que dicho marcador es altamente informativo en estudios filogenéticos a nivel de especies y entre taxones estrechamente relacionados de varias familias de lagartijas (Macey *et al.*, 1999; Reeder *et al.*, 2002; Leaché y McGuire, 2006).

El DNA genómico fue extraído a partir de pequeños fragmentos de tejido muscular y hepático mediante el método del acetato de amonio 7.5M, siguiendo el protocolo propuesto por Fetzner (1999). La calidad del DNA fue evaluada cualitativamente, mediante una electroforesis en gel de agarosa (1%), utilizando 1µl de DNA genómico de cada muestra.

La región ND2 del mtDNA fue amplificada por medio del método de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) utilizando los *primers* publicados por Reeder *et al.* (2002), Martínez (2010) y los diseñados en el presente estudio (cuadro 4). El volumen de las reacciones fue de 25µl y cada tubo de reacción contenía 19 µl de ddH₂O; 2.5 µl de buffer 10X, 1.2 µl de MgCl 50X, 1 µl de dNTPs 2.5 mM, 0.2 µl de cada primer 10 nM y 0.15 µl de Taq polimerasa (concentraciones finales). Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un termociclador con las siguientes condiciones; 94°C por 30s, 45- 53°C por 30s, 72° C por 1.10 min; 38 ciclos. Además se llevó a cabo una desnaturalización inicial a 94°C por cinco minutos y una elongación final a 72°C por siete minutos.

Los productos de PCR fueron evaluados colocando 1.6 µl por cada muestra en un gel de agarosa (1%). La purificación de los fragmentos amplificados se llevó a cabo con el método del polietilen-glicol (PEG), que permite eliminar los reactivos sobrantes de la reacción de PCR. Los productos purificados se resuspendieron en 9 µl de agua destilada

Cuadro 4. *Primers* utilizados en el presente estudio.

Nombre	Secuencia	Autor
tMetR	5'-AAG CTY TYG GGC CCA TAC CCC GA-3'	Reeder <i>et al.</i> , 2002
tAla	5'-CTT AAT KAT TYG GGC CCA TAC CCC GA-3'	Reeder <i>et al.</i> , 2002
ND2	5'-CAY CTV, TGA YTR CCA GAA GTW ATA CA-3'	Reeder <i>et al.</i> , 2002
ND2R	5'-GGR GGW YTR CCY CCA ATA ACA GG-3'	Martínez, 2010
tAla2	5' -CGC AAG TCT TAA GCA GAA ATA-3'	Presente estudio
tMetR2	5' -GCT TTT GGG CCC ATA CCC CGA A-3'	Presente estudio
ND2AF	5' -GAC AAA AAT TAG CCC CAA TRA G-3'	Presente estudio
ND2AR	5' -GGG TGA ATG TGG TGA GTT TTG GTG -3'	Presente estudio

6.3. Reacción de secuenciación

Los fragmentos de DNA purificados se utilizaron para realizar las reacciones de secuenciación con la ayuda del kit Big Dye 3.1 (Applied Biosystems, 2002), los *primers* utilizados fueron: tAla, tAla2 y ND2R (cuadro 4). Cada reacción tuvo un volumen final de 10µl (2µl de primer, 1.8µl de *Big Dye*, 1.1µl de buffer, 3.6µl de H₂O y 1.5µl de DNA), los parámetros utilizados en el termociclador para la reacción de secuenciación fueron los siguientes: 96 °C por 30 s, 50 °C por 30 s, 60 °C por 4 min; 35 ciclos.

El DNA producto de la reacción de secuenciación, fue purificado en *sephadex* con ayuda de columnas *Centri-sep* (*Princeton Separations*), para finalmente obtener las muestras y secuenciarlas de manera automática con ayuda de un secuenciador de 16 capilares (*Applied Biosystems*) modelo 3100.

6.4. Alineación de las secuencias

Las secuencias fueron ensambladas y editadas utilizando el programa Staden Package v. 1.5.3 (Staden, 1996). El alineamiento múltiple de las secuencias se llevó a cabo de manera automática con el programa Clustal X (Thompson *et al.*, 1997) y la edición final de la matriz se realizó utilizando MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011).

6.5. Distancias genéticas

Las distancias genéticas corregidas entre pares de secuencias se calcularon utilizando el programa PAUP* 4.0b10 para Macintosh (Swofford, 2000), mediante el modelo de Tamura-Nei (TrN+ I+ G).

6.6. Análisis Filogenético

Para conocer las relaciones entre las distintas poblaciones muestreadas de *A. angusticeps*, así como la posición filogenética del complejo unisexual *A. cozumela* dentro de la filogenia de la especie materna se realizaron dos análisis filogenéticos, el primero sólo incluyó los haplotipos no redundantes de *A. angusticeps*, y para el segundo se anexaron los haplotipos del complejo partenogenético, ambos análisis se llevaron a cabo utilizando inferencia bayesiana. Como grupos externos se utilizaron otras especies del grupo *A. sexlineata* (*A. motaguae* y *A. gularis*).

Para poder obtener los modelos de evolución molecular del gen ND2 se utilizó el programa jModeltest 0.1.1 (Posada, 2008) para lo cual, las matrices de secuencias de 1130pb se dividieron en tres regiones, una de ellas corresponde al fragmento que codifica para la proteína (1035pb del gen ND2) y las dos regiones que flanquean al gen ND2 y que codifican para tRNA's. La elección de modelos se realizó con base en el criterio de información de Akaike y para la reconstrucción filogenética se utilizaron los modelos TrN+I+G (Tamura y Nei, 1993) y F81+I+G (Felsenstein, 1981) para los datos codificantes y no codificantes respectivamente, en ambas matrices. Posteriormente se llevaron a cabo dos análisis de manera independiente utilizando el programa Mr.Bayes 3.1.2 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001).

La matriz de datos se corrió por cuatro millones de generaciones con cuatro cadenas Markov Monte Carlo, donde el muestreo de árboles se realizó cada 100 generaciones, durante el análisis se eliminaron los primeros 1000 árboles ya que a partir de éstos los valores de verosimilitud

fueron estables y de los árboles restantes se construyó un árbol de consenso de mayoría. Donde el porcentaje de las muestras que recobra un clado particular del árbol, representa la probabilidad posterior de ese clado. Dentro de los valores de las probabilidades posteriores (PP), se consideró que una $PP = 0.95$, es una evidencia significativa de soporte para un clado en particular.

6.7. Análisis filogeográfico de clados anidados (NCPA)

Las secuencias de los 78 ejemplares que corresponden al grupo interno se utilizaron en el análisis filogeográfico (Templeton *et al.*, 1995; Templeton, 1998), para inferir la historia poblacional de *A. angusticeps* y el complejo *A. cozumela* (*A. cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki*).

6.7.1. Construcción de la red de haplotipos

Para la construcción de la red de haplotipos se utilizó el programa TCS 1.13 (Clement *et al.*, 2000) y las categorías de anidamiento fueron asignadas de acuerdo con Templeton y Sing (1993) y Templeton *et al.* (1995). La red de haplotipos obtenida se utilizó para el NCPA, el cual se llevó a cabo con el programa GEODIS 2.0 (Posada *et al.*, 2000).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando 10000 réplicas de Monte Carlo, y los resultados estadísticamente significativos fueron interpretados siguiendo la clave de inferencia de Templeton (2011; <http://darwin.uvigo.es/software/geodis.html>).

6.8. Pruebas de neutralidad y análisis de diversidad molecular

Para probar el supuesto que indica que la historia así como la estructura poblacional evolucionan de manera neutral, se llevó a cabo la prueba de neutralidad de McDonald-Kreitman (1991) la cual está implementada en el programa DNASP v5 10.01 (Librado y Rozas, 2009), sobre el fragmento de 1035pb del gen mitocondrial ND2.

Utilizando el mismo programa se estimó el número promedio de sustituciones nucleotídicas por sitio. Para evaluar el equilibrio poblacional independiente de las inferencias del NCPA, se realizaron las pruebas de Tajima (1989) y de Fu (1997).

7. RESULTADOS

7.1. Distancias genéticas

La variabilidad genética entre las distintas poblaciones analizadas en este estudio se calculó a partir de 1131pb (anexo 2).

Los nueve haplotipos que corresponden a las especies del complejo unisexual muestran distancias genéticas promedio que van de 0.1% a 0.32% entre las distintas poblaciones muestreadas. La distancia promedio entre las poblaciones de las especies partenogénicas y *Aspidoscelis angusticeps* fue de 1.68%, mientras que la encontrada entre las formas unisexuales y *A. deppii* fue de 15.83% (cuadro 5). Las distancias genéticas entre las distintas poblaciones de *A. angusticeps* (0.76% en promedio) fueron similares a las encontradas entre esta especie y las especies del complejo unisexual (*A. cozumela* 1.53%, *A. maslini* 1.86% y *A. rodecki* 1.65%).

7.2. Análisis filogenético a partir del gen ND2

Para el primer análisis, que sólo incluye las poblaciones de *A. angusticeps* se obtuvo un árbol en el que se observan tres grupos principales (PP= 1.00; 1–3; fig. 11) que corresponden al grupo interno. El grupo uno está integrado por 10 grupos pequeños (PP = 0.59; A–J), el grupo A (PP= 1.00) está constituido por poblaciones del centro (DN), el noreste (VD), el noroeste (HN, PH, HL, OB) y sudoeste (CN) de la Península de Yucatán. El grupo B está conformado por la población de Hampolol (HL). El grupo C (PP= 0.55) lo conforman dos subgrupos; en el primero (PP= 0.99) se encuentran poblaciones del sudeste (CL, BR, PS), noreste (TO, PC, VD) y noroeste (CE, ML) de la península, mientras que el segundo subgrupo (PP= 1.00) está formado por haplotipos de la población de Motul en el noroeste (ML).

Cuadro 5. Valores de divergencia genética promedio entre las especies del complejo unisexual *A. cozumela* y sus especies parentales.

	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppii</i>
<i>A. cozumela</i>	1.53%	15.9%
<i>A. maslini</i>	1.86%	15.97%
<i>A. rodecki</i>	1.65%	15.6%

El grupo D está formado únicamente por un haplotipo de la localidad de Pedro A. Santos (PS) en el sudeste de la península. El grupo E (PP= 1.00) está constituido por poblaciones del sudeste (BR, PS), noreste (TO, VD) y noroeste (UN). El grupo F está formado únicamente por un haplotipo de la población de Pomuch (PH) al noroeste de la península. En el grupo G (PP= 0.67) se observan dos clados fuertemente apoyados el primero de ellos (PP= 1.00) está formado por el haplotipo de una población del noroeste (OB) y centro (CK) de la península y el segundo (PP= 1.00) está conformado por dos haplotipos distintos que corresponden a la población de Don Samuel (DL) que se encuentra al sudoeste de la península, en Campeche. El grupo H (PP= 1.00) está conformado por poblaciones del noroeste (HN) y del sudoeste (CHL, CN y EA). El grupo I (PP= 0.69) está conformado por las poblaciones del noroeste (HN, UN) y noreste (LS) y por último dentro del clado uno, el grupo J está formado por una población del este (SN) de la Península de Yucatán. Dentro del grupo dos (PP= 0.99) se encuentran las poblaciones de sudoeste (EA) y centro de (CHN) de la Península de Yucatán, mientras que dentro del grupo tres se observan cuatro pequeños grupos, tres de ellos corresponden a las poblaciones del noreste (CO, TO, PC), y en el cuarto grupo está un haplotipo de la población Oxkutzcab (OB) al noroeste de la Península de Yucatán.

En el segundo análisis en el cual se incluyeron las poblaciones del complejo unisexual (fig. 16) se observa que las especies partenogenéticas forman dos grupos. El primero (PP= 1.00) está conformado por las poblaciones de *A. rodecki* que se localizan en el extremo noreste de la Península de Yucatán: Isla Contoy (CY) y Puerto Juárez (PJ), así como por una población de *A.*

angusticeps que se localiza al este de la península (Sian Ka'an). En el segundo grupo (PP= 0.97) se encuentran siete poblaciones que corresponden a las especies *A. maslini* y *A. cozumela*, se pueden observar tres subgrupos, en el primero (PP= 0.97) se encuentran poblaciones de *A. maslini* que se localizan en el sudeste (Majahual y Chetumal) y la parte oeste (Champotón, Escárcega y B. Puerto Real) de la Península de Yucatán; en el segundo subgrupo se encuentran poblaciones de *A. maslini* del sudeste (Majahual) y noreste (Puerto Morelos), así como la población de *A. cozumela* en el noreste (Isla Cozumel), la cual presenta el mismo haplotipo de la población de Puerto Morelos y uno de la población de Majahual; el tercer subgrupo (PP= 1.00) está formado por las poblaciones del sur (Calakmul) y sudeste (Cayo Norte) de la Península de Yucatán.

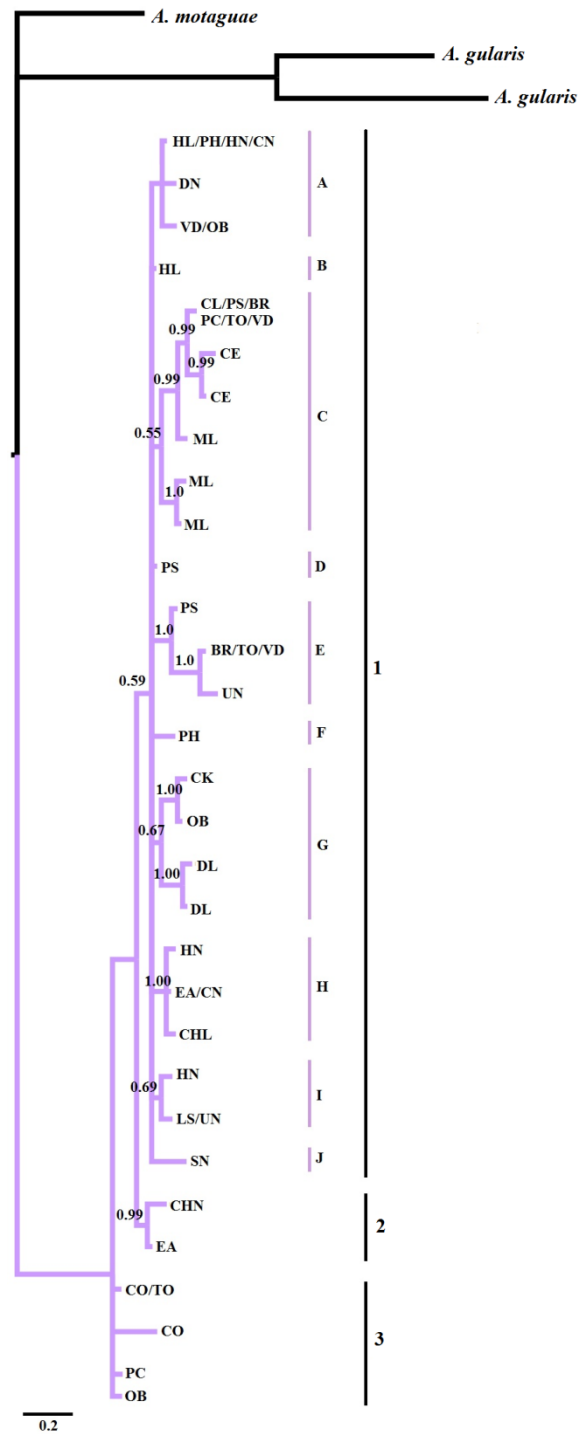


Figura 11. Filograma que muestra las relaciones genealógicas entre las distintas poblaciones de *Aspidoscelis angusticeps*. Los valores por encima de las ramas indican las probabilidades posteriores para cada clado (HL=Hampolol, PH=Pomuch, HN=Hopelchén, CN= Constitución, DN= Dzibalchén, VD= Valladolid, OB= Oxkutzcab, CL= Chetumal, PS= Pedro A. Santos, BR= Bacalar, PC= Polyuc, TO= Tihosuco, CE= Celestún, ML= Motul, UN= Umán, CK= Chun Ek, DL= Don Samuel, CHN=Chan Chen, EA=Escárcega, CO=F. Carrillo Puerto, CHL=Checubul, LS=Lázaro Cárdenas, SN= Sian Ka'an.

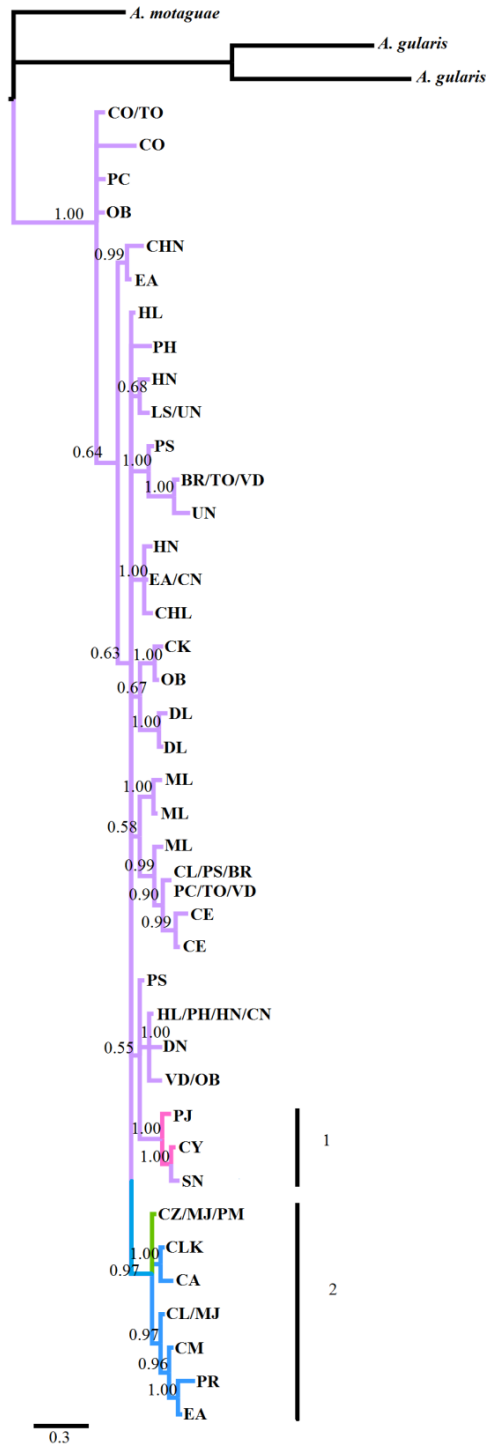


Figura 12. Filograma que muestra las relaciones genealógicas entre las distintas poblaciones de *Aspidoscelis angusticeps* y el complejo unisexual *A. cozumela*. Los valores por encima de las ramas indican las probabilidades posteriores para cada clado (HL=Hampolol, PH=Pomuch, HN=Hopelchén, CN= Constitución, DN= Dzibalchén, VD= Valladolid, OB= Oxkutzcab, CL= Chetumal, PS= Pedro A. Santos, BR= Bacalar, PC= Polyuc, TO= Tihosuco, CE= Celestún, ML= Motul, UN= Umán, CK= Chun Ek, DL= Don Samuel, CHN=Chan Chen, EA=Escárcega, CO=F. Carrillo Puerto, CHL=Checubul, LS=Lázaro Cárdenas, SN= Sian Ka'an, PR= B. Puerto Real, CM= Champotón, MJ= Majahual, CZ= Cozumel, PM= Puerto Morelos, CLK=Calakmul, CA=Cayo Norte, CY=Isla Contoy, PJ= Puerto Juárez).

7.3. Análisis filogeográfico de clados anidados

7.3.1. Red de haplotipos

La aplicación del algoritmo de Templeton *et al.* (1992) a los haplotipos del gen ND2 en la especie *Aspidoscelis angusticeps* y el complejo *A. cozumela* mostró que las secuencias tienen al menos un 0.95 de probabilidad de estar parsimoniosamente conectadas. Una sola red conecta los 40 haplotipos de la especie materna y el complejo unisexual. Sin embargo, la red más parsimoniosa no se resolvió por completo fue necesario un *loop* para mostrar una conexión alternativa entre los haplotipos (fig. 13-15). Para la resolución del *loop* se aplicó el criterio geográfico. Posteriormente se llevó a cabo el diseño de anidamiento (fig. 16) el cual se utilizó para realizar la inferencia de la historia poblacional de la especie materna *A. angusticeps*. De acuerdo con los clados de mayor jerarquía (3-1, 3-2 y 3-6) la historia poblacional de *A. angusticeps* muestra un flujo de genes restringido y aislamiento por distancia, mientras que para el complejo unisexual refleja una distribución restringida (cuadro 6; anexo 3 y 4).

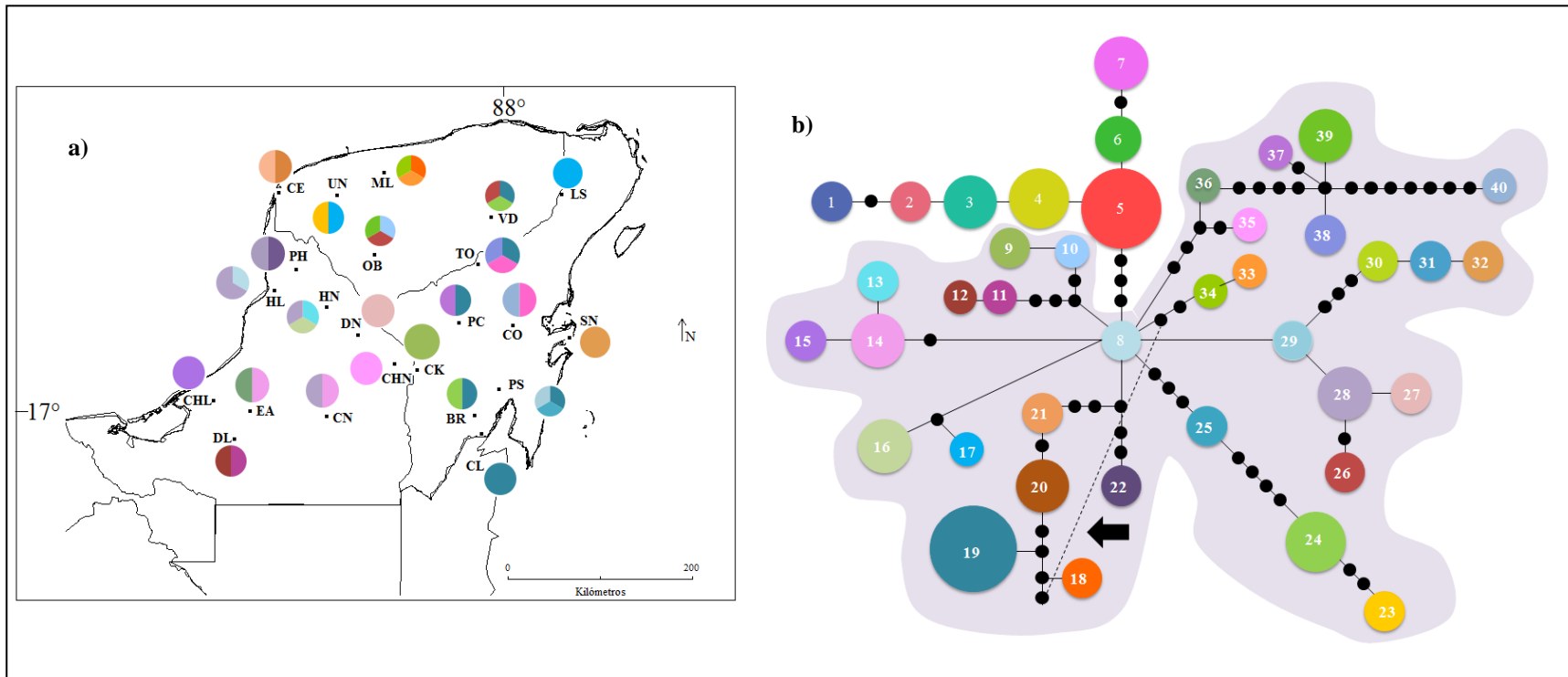


Figura 13. Distribución geográfica y relaciones genealógicas de los haplotipos del gen mitocondrial ND2 que corresponden a la especie gonocórica *A. angusticeps* y al complejo unisexual *A. cozumela*. a) Las gráficas indican la frecuencia de ocurrencia de cada uno de los haplotipos de *A. angusticeps* en las poblaciones muestreadas. b) Red de parsimonia estadística que une a los 40 haplotipos. Los haplotipos están designados por números y el tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia haplotípica. Los círculos de color negro representan haplotipos intermedios que no fueron encontrados en los individuos analizados, pero que son necesarios para conectar a los haplotipos muestreados.

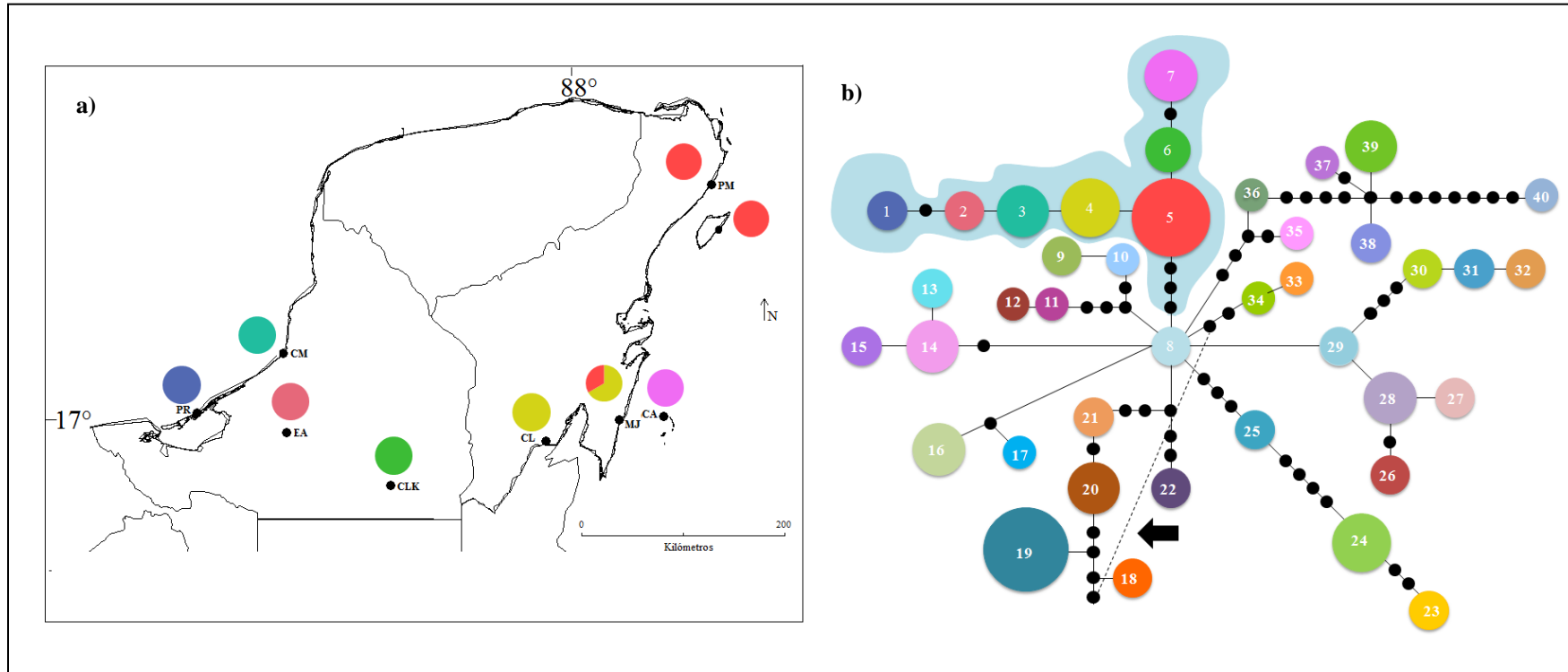


Figura 14. Distribución geográfica y relaciones genealógicas de los haplotipos del gen mitocondrial ND2 que corresponden a la especie gonocórica *A. angusticeps* y al complejo unisexual *A. cozumela*. a) Las gráficas indican la frecuencia de ocurrencia de cada uno de los haplotipos de *A. maslini* y *A. cozumela* en las poblaciones muestreadas. b) Red de parsimonia estadística que une a los 40 haplotipos. Los haplotipos están designados por números y el tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia haplotípica. Los círculos de color negro representan haplotipos intermedios que no fueron encontrados en los individuos analizados, pero que son necesarios para conectar a los haplotipos muestreados.

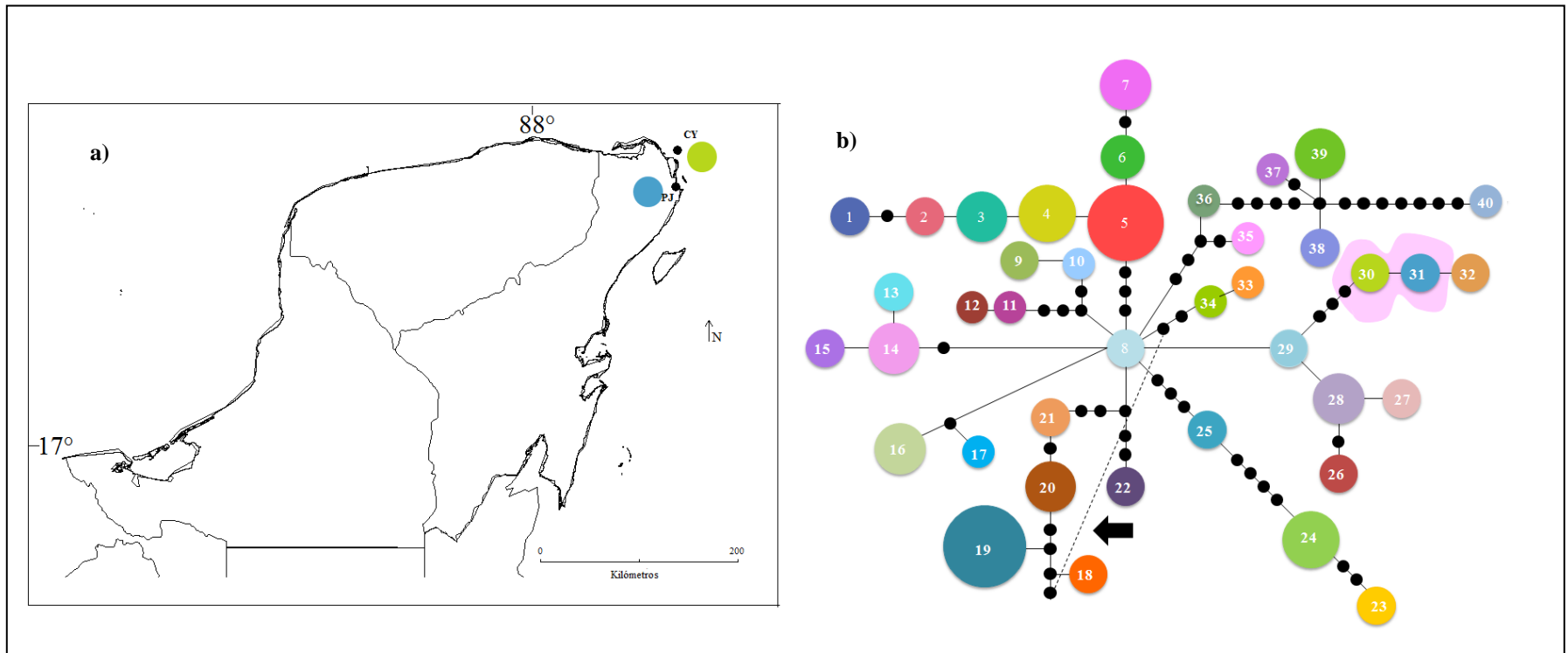


Figura 15. Distribución geográfica y relaciones genealógicas de los haplotipos del gen mitocondrial ND2 que corresponden a la especie gonocórica *A. angusticeps* y al complejo unisexual *A. cozumela*. a) Las gráficas indican la frecuencia de ocurrencia de cada uno de los haplotipos de *A. rodecki* en las poblaciones muestreadas. b) Red de parsimonia estadística que une a los 40 haplotipos. Los haplotipos están designados por números y el tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia haplotípica. Los círculos de color negro representan haplotipos intermedios que no fueron encontrados en los individuos analizados, pero son necesarios para conectar a los haplotipos muestreados.

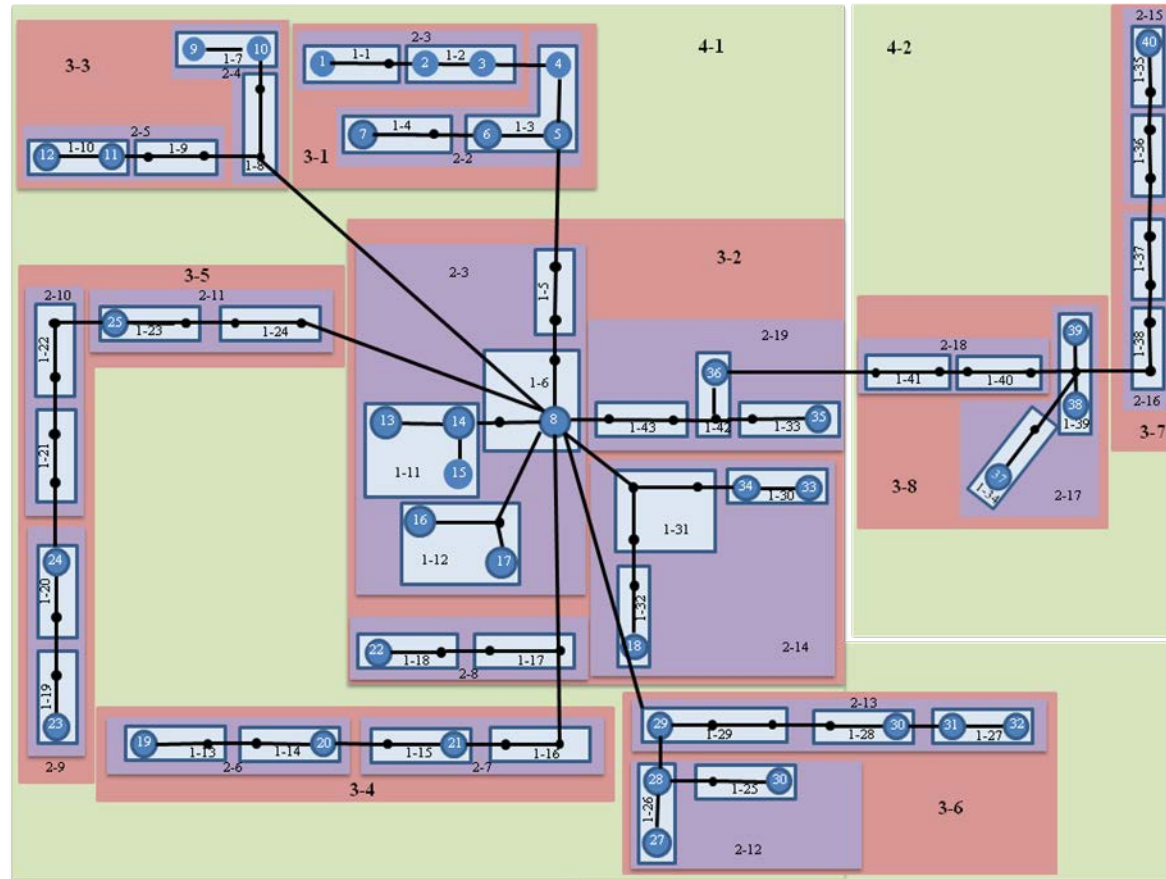


Figura 16. Red de haplotipos resuelta asociada con el diseño de anidamiento. Los haplotipos que pertenecen al mismo nivel de anidamiento aparecen encajonados y los otros símbolos están como en la figura 14.

Cuadro 6. Resumen de los patrones de distribución de *Aspidoscelis angusticeps* y el complejo *A. cozumela*.

Clado	Inferencia	Haplotipos/localidades	Especie
3-1	Dispersión restringida	1/25 ;2/26; 3/13 4/16-17 5/16-18-20 6/15; 7/14	<i>A. maslini</i> <i>A. cozumela</i>
3-2	Flujo de genes restringido con aislamiento por distancia	8/8; 13/9; 14/33-34; 15/31; 16/9; 17/23-24; 18/27; 22/4; 33/27; 34/27; 35/7 ; 36/34	<i>A. angusticeps</i>
3-6	Flujo de genes restringido con aislamiento por distancia/Dispersión restringida	27/5; 28/4-8-9-33; 29/2; 30/12; 31/19; 32/30	<i>A. angusticeps</i> <i>A. rodecki</i>

7.4. Pruebas de neutralidad y análisis de diversidad molecular

Los resultados de la prueba McDodald-Kreitman (1991) son consistentes con una evolución neutral para *A. angusticeps*: $P = 1.0$ (prueba exacta de Fisher), $P = 0.86$ (prueba de G). La prueba D de Tajima para probar la neutralidad en todos los haplotipos fue negativa pero no significativa ($D = -1.61$; $P = 0.0085$). La prueba de neutralidad selectiva de Fu, que es sensible a expansión poblacional presentó un valor negativo y no significativo (-1.470).

8. DISCUSIÓN

8.1. Divergencia genética de *Aspidoscelis angusticeps* y el complejo *A. cozumela*

Los avances en biología molecular han permitido cuantificar la variación dentro y entre poblaciones un método comúnmente utilizado es la comparación de secuencias de DNA. Cuando se comparan las secuencias de mtDNA de especies unisexuales con las de sus especies parentales y en particular con las de su especie materna, la similitud es elevada a tal grado que pueden no distinguirse entre sí (Avice *et al.*, 1992), debido a que el mtDNA se hereda por vía materna y prácticamente no existe recombinación.

La especie gonocórica *Aspidoscelis angusticeps* se distribuye ampliamente por toda la Península de Yucatán y a lo largo de su distribución presenta una variación importante en el patrón de coloración de los machos (Beargie y McCoy, 1964; Manríquez-Morán; 2002). Sin embargo, la divergencia genética entre las 24 poblaciones analizadas fue significativamente baja (0.76%), donde los haplotipos más divergentes corresponden a las poblaciones de Celestún, Umán, F. Carrillo Puerto y Chan Chen (0.91–1.37%; fig. 13a). La escasa variación intraespecífica de *A. angusticeps* indica que las poblaciones muestreadas son relativamente jóvenes dada la homogeneidad encontrada entre ellas. Lo anterior coincide con lo encontrado por Manríquez-Morán (2002) quien registró una divergencia promedio de 1.28% para la misma especie utilizando los marcadores mitocondriales Cytb y ND4 (citocromo b y NADH deshidrogenasa subunidad 4), aunque cabe mencionar que en el presente estudio se analizó un número de poblaciones mayor.

Los niveles de divergencia encontrados entre las distintas poblaciones de *Aspidoscelis angusticeps* son menores a los encontrados en otras especies de lagartijas gonocóricas (Moritz *et al.*, 1989b; Fu *et al.*, 2000; Morando *et al.*, 2004). 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). Moritz *et al.* (1989b) encontraron que *Aspidoscelis inornata* y *A. marmorata* presentan una diferenciación intraespecífica baja en el mtDNA (1.3%) debido a la proximidad geográfica de sus poblaciones, lo cual es común en vertebrados terrestres (Avice y Landsman, 1983; Avice, 1986; Avice *et al.*, 1987).

La divergencia genética promedio en las especies del complejo unisexual *A. cozumela* también fue baja. La variación intraespecífica registrada para *A. maslini* fue de 0.32% (fig. 14a), mientras que para *A. rodecki* fue de 0.1% (fig. 15a), debido a que la especie *A. cozumela* es endémica de la Isla Cozumel, solo fue posible obtener la divergencia de las otras dos especies partenogenéticas.

Si bien, el análisis de las secuencias de mtDNA mostró una divergencia muy baja en las especies clonales, estos datos resultan contrastantes con estudios previos basados en cariología (Lowe y Wright, 1966; Fritts, 1969; Lowe *et al.*, 1970; Cole, 1979; Moritz y King, 1985; Moritz, 1987; Manríquez-Moran, 2002) y aloenzimas (Neaves, 1969; McKinney *et al.*, 1973; Uzell y Darevsky, 1975; Parker y Selander, 1976; 1984; Cole *et al.*, 1983; Good y Wright, 1984; Moritz, 1987; Moritz *et al.*, 1989a), los cuales revelaron que existe un alto grado de diversidad genética en varios linajes de escamados partenogenéticos, principalmente debido a que su origen híbrido les provee de altos niveles de heterocigosidad genética (Kearney *et al.*, 2009).

Al evaluar la variación que existe entre *A. angusticeps* y el complejo *A. cozumela* se encontró que las secuencias de mtDNA difieren en promedio 1.68%, mientras que el promedio de la variación del complejo *A. cozumela* respecto a la especie paterna *A. deppii* fue de 15.83% (cuadro 5). Esta similitud en el mtDNA entre las poblaciones del complejo unisexual y *A. angusticeps*, confirma a ésta última como la especie materna de los lacertilios unisexuales de la Península de Yucatán.

Si bien, la similitud alta entre el mtDNA de linajes partenogenéticos y su especie materna puede atribuirse a un origen reciente de las formas unisexuales (Darevsky *et al.*, 1985; Moritz *et al.*, 1989b; Murphy *et al.*, 2000), también puede ser producto de restricciones genéticas, ecológicas y filogenéticas (Vrijenhoek, 1989; Fu *et al.*, 1999; Murphy *et al.*, 2000). En estudios previos basados en enzimas de restricción las distancias calculadas sugieren orígenes recientes en varias especies unisexuales de *Aspidoscelis* (Moritz *et al.*, 1989b; Wright, 1993). Las distancias genéticas calculadas para el gen mitocondrial ND2 entre *A. angusticeps* y el complejo unisexual, también sugieren un origen reciente de las formas partenogenéticas de la Península de Yucatán.

8.2. Relaciones genealógicas entre las poblaciones del complejo *Aspidoscelis cozumela* y *A. angusticeps*

Las reconstrucciones filogenéticas basadas en mtDNA han mostrado tres tipos de relaciones entre la especie materna y las especies unisexuales a las que les dieron origen: i) monofilia recíproca, en la que todos los linajes de mtDNA dentro de especies gonocóricas están más cercanamente relacionados entre sí que con los unisexuales y viceversa; ii) parafilia, los linajes de mtDNA dentro de la especie unisexual están más cercanos entre sí que con cualquier linaje de la especie gonocórica, pero en la que algunos linajes de la especie parental están más relacionados con la especie unisexual que con otros de la especie gonocórica; iii) la polifilia, en la que los linajes unisexuales y gonocóricos están mezclados (fig. 2; Avise *et al.*, 1992). La probabilidad relativa de cada uno de los tipos de relación (monofilia, parafilia y polifilia) está en función del tiempo transcurrido desde el origen de las formas unisexuales y considerando una variedad de escenarios demográficos, ya que al ocurrir un evento de especiación las relaciones filogenéticas no se mantienen estables sino que más bien son dinámicas (Neigel y Avise, 1986). Cuando el origen de las especies unisexuales es reciente inicia un proceso de diferenciación para

eventualmente dar lugar a una monofilia recíproca (Avice *et al.*, 1992). Además, la acumulación de mutaciones deletéreas y la baja diversidad genotípica conducen a un potencial evolutivo bajo en linajes unisexuales, por lo tanto éstos taxones ocupan los nodos terminales en los árboles filogenéticos (Simon *et al.*, 2003).

En el filograma obtenido mediante inferencia bayesiana (fig. 11), se pueden observar varios clados pequeños dentro del grupo interno pero las relaciones al interior no quedan resueltas. Los niveles de divergencia bajos se ven reflejados en la longitud de las ramas del árbol. Este mismo patrón se observa en el filograma que muestra las relaciones entre *A. angusticeps* y las tres especies del complejo partenogenético *A. cozumela* (fig. 12). La topología del árbol muestra que las poblaciones del complejo unisexual se encuentran en dos grupos, lo cual confirma un origen independiente de la partenogénesis para los integrantes del mismo. Tomando en cuenta que se trata de dos linajes partenogenéticos diferentes (*A. rodecki* y *A. cozumela* – *A. maslini*) se tiene una relación de parafilia entre éstos y la especie materna *A. angusticeps*.

De acuerdo con el filograma se puede observar que la especie materna del complejo unisexual, *A. angusticeps* tiene un origen reciente y que las poblaciones de la especie *A. rodecki* son genéticamente más cercanas a algunas poblaciones de la especie materna (Pedro A. Santos), lo cual apoya la idea de que su origen fue posterior al de *A. maslini*. Con base en los marcadores Cytb y ND4 del mtDNA Manríquez-Morán (2002) sugirió que las especies partenogenéticas se originaron por la hibridación de individuos genéticamente distantes de *Aspidoscelis angusticeps* con *A. deppii* y de acuerdo con lo que menciona, *A. rodecki* parece tener como ancestro materno a un organismo con un haplotipo semejante al que actualmente presentan los individuos de Celestún o Chetumal al noroeste y sudeste de la Península de Yucatán respectivamente (Manríquez-Morán, 2002). Al incluir un mayor número de poblaciones de *A. angusticeps* en este estudio, son poblaciones del sudeste (Pedro A. Santos), noreste (Valladolid) noroeste (Pomuch,

Hampolol, Hopelchén, Oxkutzcab) sudoeste (Constitución) y centro (Dzibalchén) de la Península de Yucatán, las que parecen estar más cercanas a la especie *A. rodecki* y probablemente debido a homoplasia una población de *A. angusticeps* del este de la península (Sian Ka'an) aparece unida a la población de *A. rodecki* de Isla Contoy (fig. 12).

Por otra parte, la topología del árbol (fig. 12) muestra que en el grupo formado por *A. cozumela* – *A. maslini* (PP= 0.97), el haplotipo de *A. cozumela* también está presente en las poblaciones de Puerto Morelos (noreste; fig. 14a) y de Majahual (sudeste; fig. 14a) que corresponden a la especie *A. maslini*. De acuerdo con estudios previos basados en los marcadores citocromo b, ND4 y ND2 del mtDNA, se observó este patrón en el que *A. cozumela* comparte el mismo haplotipo que la población de Puerto Morelos de *A. maslini*, por lo que se sugirió que probablemente *A. cozumela* se originó a partir de un individuo con el haplotipo de Puerto Morelos que llegó y colonizó la Isla Cozumel (Manríquez-Morán, 2002; Martínez, 2010). Sin embargo, el mismo haplotipo está presente en una población del sudeste de la península (Majahual) esto puede implicar otro escenario evolutivo ya que pudo tratarse de una ruta distinta, es decir que un individuo proveniente de alguna población sureña arribó a la isla a través de corrientes de agua, que en el canal de Yucatán corren de sur a norte, o las causadas por huracanes o ciclones tropicales, ya que se ha documentado ampliamente que este tipo de fenómenos naturales favorecen la dispersión de fauna terrestre en la región del Mar Caribe (Hedges, 2006).

El hecho de que *A. cozumela* sea genéticamente idéntica a individuos de dos poblaciones de *A. maslini* (Puerto Morelos, noreste; Majahual, sudeste; fig. 14a) dificulta su definición como especie ya que al menos el mtDNA (Cyt b, ND4 y ND2; Manríquez-Morán, 2002; Martínez, 2010) indica que se trata del mismo taxón. Sin embargo, estudios previos basados en morfología y cariología (Taylor y Cooley, 1995; Manríquez-Morán, 2000; 2002) reconocen a *A. cozumela*

como un linaje distinto a *A. maslini*. Mientras que algunos basados en histocompatibilidad y mtDNA (Moritz *et al.*, 1992; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998) consideran que *A. cozumela* y *A. maslini* constituyen un solo linaje. Estudios recientes apoyan ésta idea, Domínguez (2011) evaluó la diversidad clonal del complejo *A. cozumela* mediante el microsatélite Cvanu7 GT(n) y encontró que las poblaciones de Isla Cozumel (*A. cozumela*) y la de Puerto Morelos (*A. maslini*) comparten los mismos alelos, lo cual también apoya estudios previos basados en trasplantes de piel entre *A. cozumela* y distintas poblaciones de *A. maslini* que indican histocompatibilidad del 100% entre los individuos analizados (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998; Manríquez-Morán y Méndez-de la Cruz, 2008). Por otra parte, Elizalde (2007) al analizar los patrones de escutelación para detectar variación morfológica (morfología tradicional) entre las especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela* encontró una mayor diferenciación intraespecífica entre las dos poblaciones de *A. rodecki*, que la existente entre *A. maslini* y *A. cozumela*. Lo anterior resulta controversial pues los datos disponibles no proporcionan evidencia suficiente que permita definir *A. cozumela* como un linaje distinto a *A. maslini*. Por lo que es necesario reevaluar la taxonomía y distribución de *A. maslini*, así como los distintos escenarios evolutivos para explicar la posición taxonómica de *A. cozumela* dentro del complejo unisexual.

8.3. Origen geográfico de la partenogénesis en el complejo *Aspidoscelis cozumela*

Se ha observado que la reproducción clonal en animales es más frecuente a una mayor altitud y latitud, así como en áreas insulares y en hábitats alterados. Los intentos por explicar este patrón geográfico de la partenogénesis coinciden en tratar a las formas unisexuales como especies fugitivas que ocupan ambientes marginales para escapar de la competencia con sus relativos gonocóricos (Vandel, 1928). Sin embargo, no se toma en cuenta que las primeras interacciones competitivas entre las formas partenogenéticas y sus ancestros gonocóricos inmediatos,

determinan las posibles rutas evolutivas que los linajes clonales podrían seguir (Vrijenhoek y Parker, 2009).

La distribución del complejo unisexual *Aspidoscelis cozumela* ha sido mejor documentada para la costa de la Península de Yucatán (Fritts, 1969; Hernández-Gallegos, 1998; Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Martínez, 2010), la cual debido a su ubicación tropical y condición geológica se ve afectada por meteoros tropicales siendo las zonas costeras las más afectadas. Se considera que las poblaciones de lagartijas partenogenéticas que son comunes en las costas, son capaces de sobrevivir a estos eventos y aunque en muchas ocasiones sus poblaciones disminuyen pueden recuperarse y volver a colonizar las zonas afectadas a partir de un solo individuo (Schön *et al.*, 2009).

Vrijenhoek y Parker (2009) mencionan que el patrón de distribución de formas partenogenéticas puede obedecer a diversas causas y proponen dos posibles explicaciones, una es el modelo de *genotipo generalista* en el cual los clones toleran un intervalo de condiciones ambientales amplio a diferencia de sus ancestros gonocóricos y el de la *variación de nicho* el cual propone que los clones son especialistas. Sin embargo, en *Aspidoscelis* se ha observado que algunas especies clonales pueden y de hecho están coexistiendo con sus congéneres gonocóricos (*A. tasselata*; Vrijenhoek y Parker, 2009).

Dentro del complejo *A. cozumela* se tiene registro de que al menos dos poblaciones de *A. maslini* del interior de la península (Chetumal y Escárcega) coexisten en la actualidad con su especie materna, *A. angusticeps*. Si bien las dos especies gonocóricas que dieron origen al complejo unisexual ya no ocurren en simpatría, es en el extremo sudoeste de la Península de Yucatán donde se ha documentado que llega la distribución actual de *A. deppii* (especie paterna; Moritz *et al.*, 1992) por lo que es muy probable que uno de los eventos de hibridación entre las especies gonocóricas (que dio lugar a *A. maslini*), haya ocurrido en una zona cercana a la actual

distribución de *A. deppii* y a partir de la misma alcanzó la distribución que presenta en la actualidad.

Recientemente se ha documentado un mayor número de especies partenogénicas que coexisten en mayor o menor grado con sus congéneres gonocóricos (Kearney *et al.*, 2009). En un estudio detallado de patrones de solapamiento en dos especies de *Aspidoscelis*, se encontró una coexistencia en al menos el 62% de los sitios en donde formas partenogénicas fueron encontradas y no se hallaron diferencias significativas entre la abundancia de las especies unisexuales y las gonocóricas (Paulissen *et al.*, 1992). Esta coexistencia entre linajes unisexuales y sus especies parentales ocurre de manera frecuente en otros taxones de reptiles incluyendo *Darevskia* (Darevsky *et al.* 1985), *Lepidodactylus* (Radtkey *et al.*, 1995), *Heteronotia* (Kearney *et al.*, 2003) y *Menetia* (Adams *et al.*, 2003).

8.4. Análisis filogeográfico de *Aspidoscelis angusticeps*

La información proveniente de las genealogías de genes no solo permite describir la estructura genética en el espacio, también utiliza la historia evolutiva para desarrollar análisis jerárquicos de la distribución espacial de la variación genética (Templeton, 1998).

En una reconstrucción filogenética, la ruta de interconexión genealógica relaciona las secuencias de genes actuales hacia un ancestro en común constituyendo una genealogía de genes, que es el árbol genealógico de un grupo de genes que existe independientemente de la mutación. Sin embargo, la única porción de un árbol de genes que generalmente puede estimarse con datos genéticos es aquella marcada por el potencial mutacional, el cual define los diferentes alelos (DNA nuclear) o haplotipos (mtDNA). Este árbol de resolución más baja es el árbol de alelos o haplotipos (Posada y Crandall, 2001). Con base en diversos estudios se ha observado que los

métodos tradicionales para estimar filogenias no están diseñados y pueden resultar poco adecuados en la reconstrucción filogenética a nivel intraespecífico. Mientras que la utilización de redes puede incorporar procesos poblacionales y permite una visualización más detallada de la información poblacional a diferencia de los árboles filogenéticos, los cuales estrictamente bifurcan los grupos de estudio (Posada y Crandall, 2001).

En general las poblaciones conespecíficas de vertebrados terrestres y de agua dulce muestran una considerable diferenciación geográfica en el mtDNA (Ehrlich y Raven, 1969; Avise y Landsman, 1983; Avise, 1985). El análisis de esta diferenciación puede dar indicios acerca de la estructura e historia poblacional (expansión en el área de distribución, colonización o bien de una fragmentación; Templeton *et al.*, 1995). Sin embargo, en linajes relativamente jóvenes no es clara la asociación entre la geografía y el mtDNA, lo cual ocurre con *A. angusticeps* que muestra una baja divergencia haplotípica producto de un origen reciente que se ve reflejado en el análisis filogenético (fig. 11 y 12). *A. angusticeps* se encuentra ampliamente distribuida en la Península de Yucatán, en el centro y norte de la península se distribuye la subespecie *A. a. angusticeps* y al sur (norte de Guatemala) *A. a. petenensis* (Reeder *et al.*, 2002).

En la red de haplotipos (fig. 14b y 15b) se puede observar que los haplotipos de las especies partenogenéticas se encuentran en dos grupos distintos, lo cual concuerda con el análisis filogenético e indica dos orígenes independientes de la partenogénesis dentro del complejo *A. cozumela*. Pero a diferencia de la filogenia, en la red es posible observar una relación más clara entre las poblaciones de *A. angusticeps* y las del complejo unisexual.

Todos los haplogrupos formados están conectados al haplotipo que corresponde a la población de *A. angusticeps* de Hampolol (8) al oeste de Campeche. El haplogrupo formado por las poblaciones de *A. rodecki*, Isla Contoy (30) y Puerto Juárez (30), así como algunas

poblaciones de *A. angusticeps* coincide con el análisis filogenético pero indica una conexión entre *A. angusticeps* y *A. rodecki* que no era posible observar en la filogenia dada la politomía.

Los haplotipos de *A. rodecki* están más cercanos a uno de los haplotipos de *A. angusticeps* Pedro A. Santos (29; en el sudeste de la península), así como también a los haplotipos de F. Carrillo Puerto y Tihosuco (28; este de la península), Dzibalchén (27; centro), Valladolid y Oxcutzcab (26; centro). De acuerdo con la red el ancestro materno de *A. rodecki* pudo tener un haplotipo similar al de la población de Pedro A. Santos en el sudeste, lo cual sugiere que la posible ruta que siguió el linaje unisexual pudo partir de un área cercana a este punto hacia el extremo noreste donde actualmente *A. rodecki* presenta una distribución relictual.

Por otra parte en el haplogrupo formado por las poblaciones de *A. cozumela* – *A. maslini*, los haplotipos 1 y 2 corresponden a las poblaciones de Puerto Real y Escárcega al sudoeste de la península, Champotón (3; sudoeste), Majahual y Chetumal (4; sudeste), el haplotipo presente en *A. cozumela* (5) también lo comparten dos poblaciones de *A. maslini*: en Majahual (sudeste) y en Puerto Morelos (noreste), el haplotipo de Calakmul (6; sur) y el de Cayo Norte (7; sudeste). Este haplogrupo se conecta por cuatro pasos al haplotipo menos derivado de *A. angusticeps*, Hampolol (8; oeste), lo cual indica que su origen es más cercano al de la especie materna, esto apoya lo sugerido por Manríquez-Morán (2002) que menciona que posiblemente *A. cozumela* – *A. maslini* surgió hace 500mil – 1 millón de años.

De acuerdo con lo anterior, resulta importante destacar que el haplotipo menos derivado de *A. maslini* lo comparten las poblaciones de Puerto Morelos e Isla Cozumel en el extremo noreste, así como la población de Majahual al sureste de la península (5; fig. 14a) esto tiene implicaciones interesantes debido a que el haplotipo genéticamente más cercano de la especie materna se localiza al noroeste (Hampolol; fig. 13a), lo cual indica una ruta evolutiva posiblemente distinta de *A. cozumela* y apoya la idea de que la hembra que colonizó la Isla Cozumel proviene de

alguna población sureña. En ambos casos, la información obtenida mediante la red de haplotipos sugiere que uno de los eventos de hibridación que dio lugar a *A. rodecki* pudo haber ocurrido en la parte sudeste, mientras que el de *A. maslini* en la parte oeste-sudoeste. Sin embargo, las dos especies parentales ya no ocurren en simpatria, y dado que *A. angusticeps* es la que presenta una mayor distribución, es posible que ésta haya alcanzado la distribución actual de *A. deppii*, o bien que originalmente *A. deppii* haya tenido una distribución más amplia hacia el sur de la península.

De acuerdo con el análisis de clados anidados (NCPA) la historia poblacional de *Aspidoscelis angusticeps* refleja un patrón general de flujo de genes restringido con aislamiento por distancia (fig. 16; cuadro 7). El clado 3-2 incluye los haplotipos de las poblaciones del centro y norte de Campeche que corresponden a la parte sudoeste de la Península de Yucatán y una población del noroeste (Motul) y del noreste (Lázaro Cárdenas). Debido a que el flujo genético restringido implica solo movimientos limitados de los individuos durante una generación dada, es necesario tiempo para que un haplotipo recién surgido pueda extenderse geográficamente. De acuerdo con lo anterior, se espera que el haplotipo ancestral sea frecuente cerca de su lugar de origen geográfico y que la mayoría de las variaciones a dicho haplotipo ocurran cerca del sitio del origen ancestral (Templeton, 1998). De acuerdo con el análisis, el haplotipo H8 de Hampolol (al norte de Campeche) es el menos derivado (fig. 13) y al parecer las poblaciones más antiguas de *A. angusticeps* podrían estar distribuidas en esta región que en un principio actuó como centro de radiación hacia otras zonas geográficamente distantes. El clado 3-6 incluye los haplotipos de *A. angusticeps* presentes en el sudoeste de Yucatán y el extremo oeste de Campeche, así como también los haplotipos de Puerto Juárez e Isla Contoy de *A. rodecki* (haplotipos punta), sin embargo, dentro de este clado un haplotipo de *A. angusticeps* (H32) de Sian Ka'an se encuentra anidado junto a los dos haplotipos de *A. rodecki* (H30 y H31), aunque en el clado 2-13 el haplotipo de *A. angusticeps* más antiguo y cercanamente conectado a *A. rodecki*, corresponde a

Pedro A. Santos (H29; fig. 11 y 13), en el sudeste de la Península de Yucatán. Anteriormente Manríquez-Morán (2002) sugirió que *A. rodecki* pudo haber tenido como ancestro materno a un organismo con haplotipo semejante al que actualmente presentan individuos de Celestún o Chetumal (noroeste y sudeste de la Península de Yucatán respectivamente). Si bien la divergencia entre las poblaciones de *A. angusticeps* no es muy alta debido a que se trata de un linaje relativamente joven (Manríquez-Morán, 2002), el NCPA permite inferir que 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.

Por otra parte el clado 3-1 presenta un patrón de dispersión restringida e incluye a los haplotipos de *A. maslini* y *A. cozumela*. Los haplotipos de *A. maslini* anidados dentro del clado 2-1 corresponden a localidades del noroeste y centro de Campeche mientras que los del clado 2-2 a las localidades de *A. maslini* en Quintana Roo y sur de Campeche, lo cual permite observar un patrón discontinuo en la distribución de *A. maslini*. Se ha observado que procesos como el cambio climático y degradación del hábitat conducen a la fragmentación de poblaciones previamente continuas (Dubey y Shine, 2010) lo cual puede explicar el patrón de distribución discontinua en *A. maslini*. Dentro de las especies del complejo *A. cozumela*, *A. maslini* presenta la distribución más amplia e incluso coexiste con la especie materna. Su distribución abarca el norte de Guatemala y Belice, así como las pequeñas islas situadas entre la parte continental de Belice y la barrera de arrecifes, esto indica que al menos *A. maslini* presenta una distribución amplia y ha tenido éxito al colonizar hábitats insulares.

Varios autores han afirmado que las formas partenogénicas tienden a ocupar ambientes insulares, mientras que las especies gonocóricas que les dieron origen se distribuyen en áreas continentales cercanas, ya que los linajes unisexuales tienen una mayor capacidad de dispersión y prolificidad en comparación con los linajes gonocóricos (Aguin-Pombo *et al.*, 2006). Por lo tanto,

en las islas, donde no es probable que ambos sexos de una especie gonocórica hayan llegado al mismo tiempo, se espera que la partenogénesis sea más común porque una sola hembra es suficiente para iniciar una nueva población (Cuéllar, 1977). Fritts (1969), observó que la mayoría de los individuos del complejo *A. cozumela* ocurren en playas abiertas y sólo encontró poblaciones de *A. maslini* en el interior de la península, alrededor de El Lago Petén Itzá en Guatemala. Este tipo de hábitats perilacustres son similares a playas abiertas, lo cual sugiere que los lagos al interior de la Península de Yucatán posiblemente actúan como corredores migratorios de las especies partenogenéticas, ya que a través de ellos alcanzan playas u otros sitios abiertos en los que se pueden establecer al carecer de competencia con sus especies parentales (Fritts, 1969; Cuéllar, 1977). En otro estudio similar, Axtell (1966) observó que la distribución de la especie partenogenética *A. neomexicana* en Norteamérica, está asociada a superficies planas y sedimentos detríticos finos los cuales indican la presencia remota de lagos efímeros de poca profundidad.

Por esta razón, es muy posible que los dos eventos de hibridación que dieron lugar a los linajes partenogenéticos de la Península de Yucatán hayan ocurrido al interior y muy probablemente en la parte sur de la península, por un lado una hembra de *A. angusticeps* genéticamente cercana al haplotipo de Hampolol (8; fig. 13a) hibridó con un macho de *A. deppii* y dio lugar a *A. maslini*. Mientras que una hembra de *A. angusticeps* genéticamente cercana al haplotipo de Pedro A. Santos hibridó y dio lugar a *A. rodecki*. En ambos casos, los linajes unisexuales alcanzaron su distribución actual a través de los sistemas lacustres del interior de la península que sirvieron como corredores migratorios. En el caso de *A. cozumela*, es necesario considerar otros escenarios ambientales ya que es posible que haya alcanzado 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 como mencionan algunos autores (Manríquez-Morán, 2002; Martínez, 2010; Domínguez, 2011). Por tal razón es necesario analizar un mayor número de

poblaciones de *A. angusticeps* (especie materna) y de *A. maslini*, ya que es la especie unisexual con mayor distribución y presumiblemente el linaje unisexual más antiguo de la Península de Yucatán.

9. CONCLUSIONES

1. De acuerdo con las secuencias del gen mitocondrial ND2 se identificaron 31 haplotipos distintos de la especie *A. angusticeps*, siete de los cuales corresponden a *A. maslini* – *A. cozumela* y dos a *A. rodecki*.
2. De acuerdo con el análisis filogenético las relaciones entre las distintas poblaciones de *A. angusticeps* no quedan resueltas, sin embargo, es posible observar que existe un componente con poblaciones únicamente del este de la península el cual se encuentra fuertemente apoyado ((Pedro A. Santos+ Bacalar, Tihosuco, Valladolid)+ Pedro A. Santos), así como uno con poblaciones del este y dos poblaciones del noroeste (((Chetumal, Pedro A. Santos, Bacalar, Polyuc, Tihosuco, Valladolid)+ (Celestún+ Celestún)) + Motul) y uno del oeste (Hopelchén +Escárcega, Constitución+ Chekubul)
3. El análisis filogenético indica que los haplotipos de *A. rodecki* (Isla Contoy y Puerto Juárez) están cercanamente relacionados a algunas poblaciones de *A. angusticeps* que corresponde a la parte este de la península, mientras que la relación de los haplotipos de *A. maslini* y *A. angusticeps* no es clara.
4. De acuerdo con el análisis filogeográfico la historia poblacional de *A. angusticeps* refleja un flujo génico restringido, así como aislamiento por distancia, mientras que para el complejo unisexual se trata de una distribución restringida.
5. De acuerdo con la red de haplotipos, las posibles rutas evolutivas de los linajes unisexuales sugieren que los dos eventos de hibridación ocurrieron al interior de la península en la parte sur y utilizando los cuerpos de agua como corredores migratorios, alcanzaron su distribución actual en las playas.

LITERATURA CITADA

- Adams, M., R. Foster, M. N. Hutchinson, R. G. Hutchinson y S. C. Donnellan. 2003. The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis. *Evolution* 57:2619-2627.
- Agapow, P. M., O. R. P. Briminda-Emonds, K. A. Crandall, J. L. Gittleman, G. M. Mace, J. C. Marshall y A. Purvis. 2004. The impact of species concept on biodiversity studies. *The quarterly review of biology* 79:161-174.
- Aguin-Pombo, D., V. Kuznetsova y N. Freitas. 2006. Multiple parthenoforms of *Empoasca* Leafhoppers from Madeira Island: Where are these unisexual forms coming from? *Journal of Heredity* 97:171-176.
- Aguirre, P. E. 2007. Flujo génico: métodos para estimarlo y marcadores moleculares. P. 50-60. *En: La ecología molecular de plantas y animales*. L. Eguiarte, V. Suoza y X. Aguirre (eds.). INE, México.
- Avise, J. C. 1994. *Molecular markers: natural history and evolution*. Chapman & Hall. New York, USA. 511 pp.
- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, New York. 447 pp.
- Avise, J. C. 2008. *Clonality: The genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals*. Oxford: Oxford University Press. 237 pp.
- Avise, J. C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36:3-15.
- Avise, J. C. y R. C. Landsman. 1983. Polymorphism of mitochondrial DNA in populations of higher animals. P. 147-164. *En: Evolution of genes and proteins*. M. Nei y R. K. Koehn (eds.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Avise, J. C. 1985. Evolutionary Genetics of Fishes: an invited book review. *Quarterly Review of Biology* 60:78.
- Avise, J. C. 1986. Mitochondrial DNA and the evolutionary genetics of higher animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 312:325-342.
- Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball Jr., E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb y N. C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge

- between population genetics and systematics. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 18:489-522.
- Avise, J. C., J. M. Quatroy y R. C. Vrijenhoek. 1992. Molecular clones within organismal clones: Mitochondrial DNA phylogenies and the evolutionary histories of unisexual vertebrates. *Evolutionary Biology* 26:225-246.
- Axtell, R. W. 1966. Geographic distribution of the unisexual whiptail *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae): Present and Past. *Herpetologica* 22:241-253.
- Barrera, A. 1962. La Península de Yucatán, como provincia biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 23:71-105.
- Baum, D. A. y M. J. Donoghue. 1995. Choosing among alternative "phylogenetic" species concepts. *Systematic Botany* 20:560-573.
- Beargie K. y C. J. McCoy Jr. 1964. Variation and Relationships of the Teiid Lizard *Cnemidophorus angusticeps*. *Copeia* 3:561-570.
- Beddows, P. A., P. Blanchon, E. Escobar y O. Torres-Talamante. 2007. Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana* 16:32-35.
- Bullini, L. 1994. Origin and evolution of animal hybrid species. *Trends in Ecology and Evolution* 9:422-426.
- Cadena, C. D. 2003. Taxonomy of *Cistothorus apolinari* (Troglodytidae), species concepts and conservation of threatened birds of Colombia: a commentary. *Ornitología Colombiana* 1:71-75.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan, and Belize. *Animal Natural History Series, Vol. 4*. University of Oklahoma Press. USA. 380 pp.
- Carbone, I. y L. M. Kohn. 2001. A microbial population-species interface: nested cladistics and coalescent inference with multilocus data. *Molecular Ecology* 10:947-964.
- Casas-Andreu, G., G. L. Valenzuela y A. Ramírez-Bautista. 1991. Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles. Instituto de Biología. UNAM. México D.F. 68 pp.
- Clement, M., D. Posada, y K. A. Crandall. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9:1657-1659.
- Cole, C. J. 1975. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. *En: Intersexuality in the animal kingdom*. R. Reinboth (ed.). Springer-Verlag, New York.

- Cole, C. J. 1979. Chromosome inheritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles. *Journal of Heredity* 70:95-102.
- Cole, C. J., H. C. Dessauer y C. R. Townsend. 1983. Isozymes reveal hybrid origin of neotropical unisexual lizards. *The Isozyme Bulletin* 16:74.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. *En: Speciation and its consequences*. D. Otte y J. A. Endler (eds.). Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- Crisci, J. 1994. La especie: realidad y conceptos. P. 207-225. *En: Taxonomía biológica*. B. J. Llorente y V. L. Luna (eds.). Ediciones Científicas Universitarias, UNAM-Fondo de Cultura Económica. México. 626 pp.
- Cuellar, O. 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: The cytogenetic factors. *American Naturalist* 108:625-648.
- Cuellar, O. 1977. Animal parthenogenesis. *Science* 197:837-843.
- Cuellar, O. 1987. The evolution of parthenogenesis: A historical perspective. P. 43-103. *En: Meiosis*. B. Moens (ed.). Academic Press, New York.
- Cuellar, O. 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica* 70:1-13.
- Darevsky, I. S. 1992. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. P. 21-39. *En: Herpetology: Current research on the biology of amphibians and reptiles*. K. Adler. (ed.). Proceedings of the First World Congress of herpetology. Society for Study of Amphibians and Reptiles, Contribution on Herpetology, Oxford, Ohio.
- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzel. 1985. Parthenogenesis in reptiles. P.412-526. *En: Biology of the Reptilia*. C. Gans y F. Billet (eds.). Wiley Interscience, New York.
- Dawley, R. M. 1989. An introduction to unisexual vertebrates. P. 1-21. *En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Dawley, R. M. y J. P. Bogart. 1989. Evolution and ecology of unisexual vertebrates. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Domínguez, S. F. 2011. Evaluación de la diversidad clonal en los lacertilios del complejo *Aspidoscelis cozumela*, mediante el microsatélite Cvanu7 GT(n). Tesis de

- licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo. 60 pp.
- Dunham, A. E., D. B. Miles y D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. P. 16: 441-522. *En: Biology of the Reptilia*. C. Gans y R. B. Huey (eds.). New York: Alan R. Liss.
- Durán, R., J. C. Trejo y G. Ibarra-Manríquez. 1996. Endemic phylotaxa of the Peninsula of Yucatan. *Harvard Papers in Botany* 3:263-314.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven. 1969. Differentiation of populations. *Science* 165:1228-1232.
- Elizalde R. 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.
- Escamilla, B. J. A., F. Quintal, L. Medina, A. Guzmán, E. Perez y L. M. Calvo. 2005. Relaciones suelo-planta en ecosistemas naturales de Península de Yucatán. P. 150-172. *En: Z. F. Bautista y A. G. Palacio (eds.). Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones agropecuarias Forestales y Ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán.
- Estrada, L. E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 18:187-197.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from gene frequencies and quantitative characters: finding maximum likelihood estimates. *Evolution* 35:1229-1242.
- Fetzner, J. W. 1999. Extracting high quality DNA from shed reptile skins: A simplified method. *Biotechniques* 26:1052-1054.
- Flores Villela, O. 1993. *Herpetofauna mexicana*. Carnegie Museum of Natural History 17 pp.
- Fritts, T. H. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia* 519-535.
- Fu, J., R. W. Murphy y I. Darevsky. 2000. Divergence of the cytochrome b in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: evidence for recent multiples origins. *Copeia* 432-440.

- Fu, J., R. W. Murphy y 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. *Genetica* 105:227-231.
- Fu, Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915-925.
- Fujita, M. K. y C. Moritz. 2010. Origin and evolution of parthenogenetic genomes in lizards: current state and future directions. *Cytogenetic and Genome Research* 127:261-272.
- Good, D. A. y J. W. Wright. 1984. Allozymes and the hybrid origin of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus exsanguis*. *Experientia* 40:1012-1014.
- Hare, M. P. 2001. Prospects for nuclear gene phylogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 16:700-706.
- Haro, J. 1999. ¿Qué es una especie? *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26:105-112.
- Hedges, S. B. 2006. Paleogeography of the Antilles and origin of West Indian terrestrial vertebrates. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:231-244.
- Hernández Gallegos, O. 1998. Histocompatibilidad y ciclo reproductor en dos poblaciones de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki*, en el Edo. de Quintana Roo. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Hernández Gallegos, O., N. L. Manríquez-Morán, F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatan Peninsula of México. *Biogeographica* 74:117-124.
- Hey, J. y C. A. Machado. 2003. The study of structured populations-new hope for a difficult and divided science. *Genetics* 4:535-543.
- Hickerson, M. J., B. C. Carstens, J. Cavender-Bares, K. A. Crandall, C. H. Graham, J. B., Johnson, L. Rissler, P. F. Victoriano y A. D. Yoder. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:291-301.
- Holsinger, K. E. 2010. *Lecture Notes in Population Genetics*. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut. USA. 275 pp.

- Hubb, J. L., Q. J. Aceves y E. R. Pereña. 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la Península de Yucatán. UNAM, Instituto de Geología. Revista 10:143-150.
- Hudson, R. R. 1983. Testing the constant-rate neutral allele model with protein sequence data. *Evolution* 37:203-217.
- Hudson, R. R. 1990. Gene genealogies and the coalescent process. P. 1-44. *En: Oxford surveys in evolutionary biology*. D. Futuyma, J. Antonovics (eds.). Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Hudson, R. R. 1998. Island models and the coalescent process. *Molecular Ecology* 7:413-418.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F., 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754-755.
- Johnson, J. A., P. O. Dunn, J. L. Bouzat. 2007. Effects of recent population bottlenecks on reconstructing the demographic history of prairie-chickens. *Molecular Ecology* 16:2203-2222.
- Johnson, S. G. y W. R. Leefe. 1999. Clonal diversity and polyphyletic origins of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Campeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the south eastern United States. *Journal of Evolutionary Biology* 12:1056-1068.
- Kearney, M., A. Moussalli, J. Strasburg, D. Lindenmayer y C. Moritz. 2003. Geographic parthenogenesis in the Australian arid zone: I. A climatic analysis of *Heteronotia binoei* complex (Gekkonidae). *Evolutionary Ecology Research* 5:953-976.
- Kearney, M., M. K. Fujita y J. Ridenour. 2009. Lost sex in the reptiles: constraints and correlations. P. 447-474. *En: Lost sex: the evolutionary biology of parthenogenesis*. I. Schön, K. Martens y P. Van Dijk (eds.). Springer Scientific, Dordrecht, Netherlands.
- Kidd, D. M. y M. G. Ritchie. 2006. Phylogeography information systems: putting the geography into phylogeography. *Journal of Biogeography* 33:1851-1865.
- Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kingman, J. F. C. 1982. The coalescent. *Stochastic Processes and their Applications* 13:235-248.
- Knowles, L. L. 2004. The burgeoning field of statistical phylogeography. *Journal of Evolutionary Biology* 17:1-10.

- Knowles, L. y W. P. Maddison. 2002. Statistical phylogeography. *Molecular Ecology* 11:2623-2635.
- Kondrashov, A. S. 1993. Classification of hypotheses on the advantage of amphimixis. *Journal of Heredity* 84:372-387.
- Leaché, A. D. y J. A. McGuire. 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39:628-644.
- Lee, J. C. 1996. *The Amphibians and Reptiles of the Yucatán Peninsula*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Lee, J. C. 2000. *A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world*. Cornell University Press, Ithaca, New York. 402 pp.
- Librado, P. y J. Rozas. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451-1452.
- Lowe, C. H. y W. Wright. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (Whiptail lizards) in Western North America. *Journal of Arizona Academy of Sciences* 4:81-87.
- Lowe, C. H., J. W. Wright, C. J. Cole y R. L. Bezy. 1970. Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology* 19:28-141.
- Luna, I. 1994. Los conceptos de especie evolutiva y filogenética. *En: Taxonomía Biológica*. P. 83-94. J. Llorente y I. Luna (eds.). Fondo de Cultura Económica, México.
- 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.
- Macey, J. R., J. A. Schulte, A. Larson, B. S., Tuniyev, N. Orlov, T. J. Papenfuss. 1999. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in Anguid lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:250-272.
- Maldonado, A. 1985. Evolution of the Mediterranean basin and a reconstruction of the Cenozoic palaeoceanography. P.18-61. *En: Margalef, R (ed.)*. Western Mediterranean. Pergamum Press, London.

- Malécot, G. 1941. La consanguinité dans une population limitée. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 222:841-843.
- Malécot, G. 1948. Les Mathématiques de l'Hérédité. Masson, Paris. Extended translation: The Mathematics of Heredity. San Francisco: W. H. Freeman 1969.
- Manríquez Morán, N. L. 1998. Origen, histocompatibilidad y ciclo reproductor de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 94 pp.
- Manríquez Morán, N. L. 2002. Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Doctorado. 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.
- Martínez, N. 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.
- Maslin, T. P. y D. M. Secoy. 1986. A checklist of the lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae). Contributions in Zoology University of Colorado Museum, Number 1. Boulder, Colorado. USA.
- McDonald, J. H. y M. Kreitman. 1991. Adaptive protein evolution at the Adh locus in *Drosophila*. Nature 54:1218-1233.
- McKinney, C. O., F. R. Kay y R. A. Anderson. 1973. A new all-female species of the genus *Cnemidophorus*. Herpetologica 29:361-366.
- Miranda, F., 1958. Estudios acerca de la vegetación. P. 215-271. En: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. E. Beltrán (ed.). IMENAR, México.
- Morando, M., L. J. Avila, J. Baker y J. W. Sites Jr. 2004. Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): evidence for introgression and incomplete lineage sorting. Evolution 58:842-861.

- Moritz C., 1987. Parthenogenesis in the tropical gecko, *Nactus arnouxi*. *Evolution* 41:1252-1266.
- 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., S. Donnellan, M. Adams y P. Baverstock. 1989a. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei*: extensive genetic diversity among parthenogens. *Evolution* 43:994-1003.
- Moritz, C., W. M. Brown, L. D. Densmore, J. W. Wright, D. Vyas, S. Donnellan, M. Adams y P. Baverstock. 1989b. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). P. 87-112. *En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Moritz, C., y D. King. 1985. Cytogenetic perspectives on parthenogenesis in the Gekkonidae. P. 327-337. *En: Australasian Frogs and Reptiles*. G. Grigg, R. Shine y H. Ehrman (eds.). Royal Zoological Society of New South Wales.
- 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 the Linnean Society* 130:527-549.
- Neaves, W. B. 1969. Adenosine deaminase phenotypes among sexual and parthenogenetic lizards in the genus *Cnemidophorus* (Teiidae). *Journal of Experimental Zoology* 171: 175-184.
- Neigel, J. E. y J. C. Avise. 1986. Phylogenetic relationships of mitochondrial DNA under various demographic models of speciation. P. 515-534. *En: Evolutionary Processes and Theory*. E. Nevo y S. Karlin (eds.). Academic Press, New York.
- Nordborg, M. 2000. Coalescent Theory. Department of Biological Sciences, University of Southern California. 1-37 pp.
- Orellana, R. 1999. Evaluación climática. Atlas de procesos territoriales en Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de arquitectura. México DF. 163-182.
- Panchal, M. y M. A. Beaumont. 2007. The automation and evaluation of Nested Clade Phylogeographic analysis. *Evolution* 61:1466-1480.

- Parker, E. D. y R. K. Selander. 1976. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tessellatus*. *Genetica* 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. P. 72-86. *En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). New York State Museum Bulletin.
- Paulissen, M. A., J. M. Walker, J. E. Cordes. 1988. Ecology of Syntopic Clones of the Parthenogenetic Whiptail Lizard, *Cnemidophorus 'laredoensis'*. *Journal of Herpetology* 22:331-342.
- Peccinini-Seale, D. 1971. Chromosome variation in population of *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazon Valley (Sauria: Teiidae). *Ciencia e Cultura* 23:135-136.
- Peccinini-Seale, D. y O. Frota Pessoa. 1974. Structural heterozygosity in parthenogenetic populations of *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) from the Amazonas Valley. *Chromosoma* 47:439-451.
- Petit, R. J. 2008. The coup de grâce for the nested clade phylogeographic analysis? *Molecular Ecology* 17:516-518.
- Petit, R. J. y D. Grivet. 2002. Optimal randomization strategies when testing the existence of a phylogeographic structure. *Genetics* 161:469-471.
- Pinet, A. 1998. La Península de Yucatán en el archivo general de la nación. México, D. F. UNAM. 432 pp. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2007. "Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del Área de Protección de Flora y Fauna Isla de Cozumel, Quintana Roo, México". México, 2007.
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25:1253-1256.
- Posada, D. y K. A. Crandall. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in Ecology and Evolution* 16:37-45.
- Posada, D., K. A. Crandall y A. R. Templeton. 2000. GEODIS, a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Molecular Ecology* 9:487-488.

- Quero, H. J. 1992. Las palmas silvestres de la Península de Yucatán. México, D. F. Instituto de Biología, UNAM. Publicaciones especiales 10. 63 pp.
- Radtkey, R. R., S. C. Donnellan, R. N. Fisher, C. Moritz, K. A. Hanley y T. J. Case. 1995. When species collide: the origin and spread of an asexual species of gecko. *Proceedings of the Royal Society B* 259:145-152.
- 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.
- Richards, C. L., B. C. Carstens y L. Knowles. 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography* 34:1833-1845.
- 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 Ka'an A. C., Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. y The Nature Conservancy. 201 pp.
- Schmitter-Soto, J. J., E. B. Escobar, J. Alcocer, E. M. Suárez, M. G. Elías, L. E. Marín. 2002. Los cenotes de la Península de Yucatán. P. 337-381. *En: Lagos y presas de México*. G. E. de la Lanza y J. L. C. García (eds.). AGT Editor, S. A. México.
- Schön, I., G. Rossetti, y K. Martens. 2009. Ancient asexual darwinulids: ancient scandals or scandalous gossip? P. 217-240. *En: Lost sex: The evolutionary biology of parthenogenesis*. I. Schön, K. Martens, y P. Van Dijk (eds.). Springer Academic Publishers, Dordrecht.
- 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 Jr. 2010. DNA Evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates. *Evolution* 64:1346-1357.
- Staden, R. 1996. The Staden Sequence Analysis Package. *Molecular Biotechnology* 5:233-241.

- Stigall, A. L. y B. S. Lieberman. 2006. Quantitative paleobiogeography: GIS, phylogenetic biogeographical analysis, and conservation insights. *Journal of Biogeography* 33:2051-2060.
- Suomalainen, E., A. Saura y J. Lokki. 1987. *Cytology and the evolution of parthenogenesis*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Swofford, D. L. 2000. PAUP*, phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland.
- Tajima, F. 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics* 105:437-460.
- Tajima, F. 1989. The effect of change in population size on DNA polymorphism. *Genetics* 123:597-601.
- Tamura K, D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei, y S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731-2739.
- Tamura, K. y M. Nei. 1983. Estimating the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10:512-526.
- 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.
- Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. P. 3-27. *En*: D. Otte y J. A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Templeton, A. R. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data, testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology* 7:381-397.
- Templeton, A. R. 2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes. *Molecular Ecology* 10:779-791.
- Templeton, A. R. 2004. Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inferences errors. *Molecular Ecology* 13:789-809.

- Templeton, A. R. 2006. Populations Genetics and Microevolutionary Theory. Department of Biology. Washington University St. Louis, Missouri. Wiley. 705 pp.
- Templeton, A. R. 2009. Statistical hypothesis testing in intraspecific phylogeography: nested clade phylogeographical analysis vs. approximate Bayesian computation. *Molecular Ecology* 18:319-331.
- Templeton, A. R. y C. F. Sing. 1993. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. IV. Nested analyses with cladogram uncertainty and recombination. *Genetics* 154:659-669.
- Templeton, A. R., E. Boerwinkle y C. F. Sing. 1987. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. I. Basic theory and an analysis of alcohol dehydrogenase activity in *Drosophila*. *Genetics* 117:343-351.
- Templeton, A. R., E. Routman y C. A. Phillips. 1995. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the Tiger Salamander *Ambystoma tigrinum*. *Genetics* 140:769-782.
- 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, D. G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24:4876-4882.
- Uzzell, T. y I. S. Darevsky. 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia* 1975:204-222.
- Vandel, A. 1928. La parthe´noge´ne`se géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la parthe´noge´ne`se naturelle. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 62:164-281.
- Vázquez Domínguez, E. 2007. Filogeografía y vertebrados. P. 441-466. *En: La ecología molecular de plantas y animales*. L. Eguiarte, V. Suoza y X. Aguirre (eds.). INE, México.

- Vázquez Domínguez, E., S. Castañeda-Rico, T. Garrido-Garduño, y T. A. Gutiérrez-García. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Revista Chilena de Historia Natural* 82:277-297.
- Vrijenhoek, R. C. y E. D. Parker Jr. 2009. Geographical parthenogenesis: General purpose genotypes and frozen niche variation. P. 99-131. *En: Lost Sex: The Evolutionary Biology of Parthenogenesis*. I. Schön, K. Martens y P. Van Dijk (eds.). Springer Dordrecht Heidelberg London, New York
- Vrijenhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. P. 19-23 *En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). New York State Museum, New York.
- Wakeley, J. 2010. *Natural Selection and Coalescent Theory*. Harvard University. 1-33 pp.
- Wiens, J. J. y M. R. Servedio. 2000. Species delimitation in systematics: Inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B* 267:631-636.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. P. 27-81. *En: Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, U. S. A. 416 pp.
- Wright, J. W. y C. H. Lowe. 1968. Weeds polyploids, parthenogenesis, and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus*. *Copeia* 1968:128-138.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.
- Zink, R. M., S. Rootes y D. L. Dittmann. 1991. Mitochondrial DNA variation, population structure and evolution of the common grackle (*Quiscalus quiscula*). *The Condor* 93:318-329.
- Zug, G. R., L. J. Vitt y J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: An introductory biology of amphibians y reptiles*. Second edition. San Diego California U. S. A. Academic Press. 630 pp.

ANEXO 1

Linajes partenogenéticos de lacertilios. Tomado de Martínez (2010)

Familia	Género	Grupo	Especie	Autor
Teiidae	<i>Aspidoscelis</i>	<i>A. tessellata</i>	<i>A. dixonii</i> <i>A. neomexicana</i> <i>A. tessellata</i> Complejo <i>A. neotessellata</i>	Manríquez-Morán, 2007
		<i>A. cozumela</i>	<i>A. cozumela</i> <i>A. maslini</i> <i>A. rodecki</i> Especie G	
		<i>A. sexlineata</i>	<i>A. exsanguis</i> Complejo <i>A. flagellicauda</i> Complejo <i>A. laredoensis</i> Complejo <i>A. opatae</i> Complejo <i>A. sonora</i> Complejo <i>A. uniparens</i> Complejo <i>A. velox</i>	
	<i>Cnemidophorus</i>		<i>C. cryptus</i>	Cole y Dessauer, 1993
			<i>C. pseudolemniscatus</i>	
			<i>C. nativo</i>	Rocha <i>et al.</i> , 1993
		<i>Kentropyx</i>	<i>K. borckianus</i>	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
	<i>Teius</i>	<i>T. suquiensis</i>	Martori, 1993	
Lacertidae	<i>Darevskya</i>		<i>D. armeniaca</i>	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
			<i>D. dahli</i>	
			<i>D. rostombekowi</i>	
			<i>D. bendimahiensis</i>	Murphy <i>et al.</i> , 2000
			<i>D. sapphirina</i>	
			<i>D. unisexualis</i>	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
	<i>D. uzzelli</i>			
Xantusiidae	<i>Lepidophyma</i>		<i>L. flaviculatum</i>	
Gekkonidae	<i>Hemidactylus</i>		<i>H. garnotii</i>	Moritz <i>et al.</i> , 1993; Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
			<i>H. vietnamensis</i>	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
	<i>Heteronotia</i>		<i>H. binoei</i>	
	<i>Lepidodactylus</i>		<i>L. lugubris</i>	Moritz <i>et al.</i> , 1993; Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
	<i>Nactus</i>		<i>N. arnouxi</i>	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
Agamidae	<i>Leiolepis</i>		<i>L. triploida</i>	Malysheva <i>et al.</i> , 2006
			<i>L. guentherpetersi</i>	
			<i>L. boehmei</i>	
Chamaeleonidae	<i>Brookesia</i>		<i>B. spectrum affinis</i>	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989
Scincidae	<i>Menetia</i>		<i>M. greyii</i>	Gardner <i>et al.</i> , 2004
Gymnophthalmidae	<i>Gymnophthalmus</i>		<i>G. underwoodi</i>	Vrijenhoek <i>et al.</i> , 1989

ANEXO 2

Distancias genéticas entre las distintas poblaciones del complejo unisexual *A. cozumela* y sus especies parentales.

ANEXO 3

Haplotipos incluidos en el análisis de clados anidados, con información de las localidades y frecuencia de haplotipos

Número de haplotipo	Número de localidad	Número de individuos	Número de haplotipo	Número de localidad	Número de individuos
<i>A.maslini</i>					
1	25	1 (No.8)	21	3	1 (NLMM395)
2	26	1 (AER19)	22	4	1 (ANMO1846)
3	13	3 (NLMM68, 73,83)	23	24	1 (LDOR46)
4	16,17	5 (NLMM46, COLA28,16,18,19)	24	10, 22, 28	3 (SFDG162, 178, 125)
5	18, 16, 20	7 (NLMM111, 116,191,58)	25	2	1 (NLMM394)
6	15	2 (NLMM48,50)	26	28, 29	2 (SFDG124, COLA1)
7	14	3 (NLMM51,53,55)	27	5	1 (ANMO1849)
<i>A.angusticeps</i>					
8	8	1 (NLMM382)	28	8, 4, 9, 33	5 (NLMM380, 381, ANMO1845, SFDG114, AER20)
9	6	2 (ANMO1853,1854, 1855)	29	2	1 (NLMM388)
10	29	1 (SFDG179)	32	30	1 (COLA1)
11	32	1 (AER16)	33	27	1 (SFDG121)
12	32	1 (AER14)	34	27	1 (SFDG122)
13	9	1 (SFDG115)	35	7	1 (ANMO1859)
14	33, 34	2 (COLA2, AER22)	36	34	1 (COLA1)
15	31	1 (AER10)	37	11	1 (SFDG173)
16	9	1 (SFDG116)	38	21, 22	2 (SFDG166, COLA1)
17	23, 24	2 (LDOR57,47)	39	29	1 (AER7)
18	27	1 (SFDG120)	40	21	1 (SFDG167)
<i>A.rodecki</i>					
19	1,2,10,11, 22, 28	9 (NLMM384,385,387,389, SFDG176, 163, 175,177, 127)	30	12	3 (COLA3, 4, 5)
20	3	2 (NLMM396, 397)	31	19	1 (NLMM16)

ANEXO 4

Lista de localidades muestreadas de la especie *Aspidoscelis angusticeps* y el complejo unisexual *A. cozumela*

Número de localidad	Nombre de la localidad	Número de localidad	Nombre de la localidad
1	Chetumal	18	Isla Cozumel
2	Pedro A. Santos	19	Puerto Juárez
3	Celestún	20	Puerto Morelos
4	Pomuch	21	F. Carrillo Puerto
5	Dzibalchén	22	Tihosuco
6	Chun Ek	23	Lázaro Cárdenas
7	Chan Chen	24	Umán
8	Hampolol	25	B. Puerto Real
9	Hopelchén	26	Escárcega
10	Bacalar	27	Motul
11	Polyuc	28	Valladolid
12	Isla Contoy	29	Oxkutzcab
13	Champotón	30	Sian Ka'an
14	Cayo Norte	31	Checubul
15	Calakmul	32	Don Samuel
16	Majahual	33	Constitución
17	Chetumal	34	Escárcega