



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERIA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD CLONAL

EN LOS LACERTILIOS DEL COMPLEJO *Aspidoscelis cozumela*,

MEDIANTE EL MICROSATÉLITE *Cvan μ 7 GT(n)*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

SAÚL FILEMÓN DOMÍNGUEZ GUERRERO

DIRECTORA: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
Licenciatura en Biología
 Coordinación Adjunta



M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE CONTROL ESCOLAR, UAEH

PRESENTE

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado al pasante de Licenciatura en Biología **Saúl Filemón Domínguez Guerrero** quien presenta el trabajo recepcional de tesis intitulado **“Evaluación de la diversidad clonal en los lacertilios del complejo *Aspidoscelis cozumela*, mediante el microsatélite *Cvaμ 7 GT (n)*.”**, después de revisarlo en reunión de sinodales 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 Jurado:

- PRESIDENTE: M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón
- PRIMER VOCAL: Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea
- SEGUNDO VOCAL: M. en C. Mario Segura Almaráz
- TERCER VOCAL: Dra. Norma Leticia Manríquez Morán
- SECRETARIO: Dra. María del Consuelo Cuevas Cardona
- PRIMER SUPLENTE: Dra. María del Carmen Sánchez Hernández
- SEGUNDO SUPLENTE: Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

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

ATENTAMENTE
“AMOR, ORDEN Y PROGRESO”
 Mineral de la Reforma, Hidalgo a 27 de Octubre de 2011

M. en C. Magdalena Meza Sánchez
 Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología



c.e.p. Archivo

INDICE GENERAL

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Antecedentes.....	5
1- Origen de la partenogénesis en vertebrados.....	5
2- Diversidad clonal en vertebrados partenogenéticos.....	6
3- Complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i>.....	10
4- Distribución del complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i> y sus especies paternas....	13
4.1- <i>Aspidoscelis cozumela</i>.....	13
4.2- <i>Aspidoscelis rodecki</i>.....	13
4.3- <i>Aspidoscelis maslini</i>.....	14
4.4- <i>Aspidoscelis angusticeps</i>.....	15
4.5- <i>Aspidoscelis deppii</i>.....	16
Justificación.....	17
Objetivos.....	17
Generalidades del área de estudio.....	18
Método.....	19
1- Recolecta de ejemplares.....	19
2- Selección de muestras.....	20
3- Selección del marcador nuclear.....	23
4- Extracción y amplificación del DNA.....	23
5- Determinación del tamaño alélico.....	24
6- Estimación de la diversidad genética.....	24
Resultados.....	25
1- Microsatélites.....	25
1.1- <i>Aspidoscelis cozumela</i>.....	25
1.2- <i>Aspidoscelis maslini</i>.....	28

1.3- <i>Aspidoscelis rodecki</i>	29
1.4- <i>Aspidoscelis deppii</i>	30
1.5 <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	31
2- Distribución de los alelos paternos.....	33
2.1- <i>Aspidoscelis deppii</i>	33
2.2- <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	35
3- Diversidad clonal.....	37
4- Clones identificados en el complejo <i>A. cozumela</i>	37
Discusión.....	39
1- Diversidad clonal en el complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i>	39
1.1- <i>Aspidoscelis maslini</i>	39
1.2- <i>Aspidoscelis cozumela</i>	42
1.3- <i>Aspidoscelis rodecki</i>	42
2- Diversidad alélica en las especies paternas del complejo <i>A. cozumela</i>	44
2.1- <i>Aspidoscelis deppii</i>	44
2.2- <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	44
3- Origen del complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i>	45
3.1- <i>Aspidoscelis maslini</i>	45
3.2- <i>Aspidoscelis cozumela</i>	46
3.3- <i>Aspidoscelis rodecki</i>	46
Conclusiones.....	48
Literatura citada.....	49
Anexo 1.....	54
Anexo 2.....	59

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Tamaño de muestra y poblaciones de cada especie consideradas en el estudio.....	20
Cuadro 2. Alelos identificados en cada población analizada.....	26
Cuadro 3. Diversidad clonal en las especies del complejo <i>A. cozumela</i>	38

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Eventos de hibridación que dieron origen al complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i>	12
Figura 2. Distribución de <i>Aspidoscelis cozumela</i>	13
Figura 3. Distribución histórica de <i>Aspidoscelis rodecki</i>	14
Figura 4. Distribución de <i>Aspidoscelis maslini</i>	15
Figura 5. Distribución de <i>Aspidoscelis angusticeps</i>	15
Figura 6. Distribución de <i>Aspidoscelis deppii</i>	16
Figura 7. Ubicación geográfica de las poblaciones consideradas en el estudio.....	22
Figura 8. Combinaciones alélicas identificadas en <i>Aspidoscelis cozumela</i>	25
Figura 9. Combinaciones alélicas identificadas en <i>Aspidoscelis maslini</i>	28
Figura 10. Combinaciones alélicas identificadas en <i>Aspidoscelis rodecki</i>	29
Figura 11. Distribución geográfica de los alelos identificados en <i>Aspidoscelis deppii</i> ..	30

Figura 12. Distribución geográfica de los alelos identificados en <i>Aspidoscelis angusticeps</i>.....	32
Figura 13. Distribución de los alelos compartidos entre <i>A. deppii</i> y el complejo <i>A. cozumela</i>.....	34
Figura 14. Distribución de los alelos compartidos entre <i>A. angusticeps</i> y el complejo <i>A. cozumela</i>.....	36
Figura 15. <i>Aspidoscelis cozumela</i> (Cozumel, Quintana Roo).....	54
Figura 16. <i>Aspidoscelis maslini</i> (Puerto Morelos, Quintana Roo).....	55
Figura 17. <i>Aspidoscelis rodecki</i> (Isla Contoy, Quintana Roo).....	56
Figura 18. <i>Aspidoscelis deppii</i> (Isla del Carmen, Campeche).....	57
Figura 19. <i>Aspidoscelis angusticeps</i> (Umán, Yucatán).....	58

RESUMEN

La partenogénesis es un tipo de reproducción clonal en el que las hembras son capaces de reproducirse sin colaboración de machos, por lo que a excepción de mutaciones la descendencia es genéticamente idéntica a la madre. El complejo *Aspidoscelis cozumela* está integrado por tres especies partenogenéticas que se distribuyen en el sudeste de México: *A. maslini*, *A. cozumela* y *A. rodecki*. Estas tres especies surgieron por dos eventos de hibridación entre *A. deppii* y *A. angusticeps*. En un evento surgió *A. rodecki* y en otro *A. maslini*, que posteriormente dio origen a *A. cozumela* por cladogénesis. Con el objetivo de identificar diversidad clonal en el complejo y hacer una propuesta sobre su origen genético y geográfico, se caracterizaron ochenta y siete individuos correspondientes a once poblaciones de las especies unisexuales y ciento nueve individuos de veintidós localidades de sus especies paternas, mediante el microsatélite *Cvanμ7GT(n)*. Los resultados obtenidos mostraron diversidad en las tres especies partenogenéticas, siendo *A. maslini* la que mostró la mayor variabilidad. Se comprobó que las especies que integran al complejo surgieron mediante dos eventos de hibridación entre *A. deppii* y *A. angusticeps*, se apoyó la propuesta de que *A. cozumela* se originó a partir de una hembra de *A. maslini* proveniente de Puerto Morelos y se sugirió que *A. rodecki* y *A. maslini* surgieron al oeste de la Península de Yucatán.

INTRODUCCIÓN

El tipo de reproducción predominante en los vertebrados es la reproducción sexual, a pesar de ello existen especies constituidas por un sólo sexo (femenino), que se distribuyen en varios grupos de peces, anfibios y reptiles (Dawley, 1989; Avise *et al.*, 1992; Simon *et al.*, 2003). Más de 70 especies de vertebrados unisexuales fueron descritas durante el siglo pasado, la mayoría de ellas surgieron a partir del cruzamiento entre dos especies distintas y todas presentan algún mecanismo de reproducción clonal, dentro de los cuales destaca la partenogénesis (Dawley, 1989; Vrijenhoek *et al.*, 1989; Sinclair *et al.*, 2009).

La partenogénesis (*parthenos*: virgen *genesis*: origen) es un tipo de reproducción en el que hembras no fecundadas son capaces de procrear (Avise, 2008). En ellas, los óvulos se producen sin reducción en la ploidía y no necesitan la presencia de espermatozoides para ser activados (comenzar la embriogénesis; Dawley, 1989; Sinclair *et al.*, 2009; Manríquez Morán y Méndez de la Cruz, en revisión). Este tipo de reproducción puede ser el resultado de varios mecanismos a nivel citológico, pero uno de los más comunes en vertebrados es la endomitosis, que consiste en una mitosis premeiótica sin cariocinesis y sin citocinesis, que involucra una replicación de los cromosomas en las células pregaméticas, las cuales presentan pares de cromosomas idénticos para entrar en un proceso de meiosis típico, que da como resultado la producción de gametos diploides (Cuellar, 1974; Dawley, 1989; Simon *et al.*, 2003; Manríquez Morán y Méndez de la Cruz, en revisión).

Dentro de los vertebrados, la partenogénesis es poco común, ya que es un tipo de reproducción exclusiva de algunas especies de reptiles del orden Squamata (Darevsky *et al.*, 1985; Dawley, 1989; Manríquez Morán, 2007; Sinclair *et al.*, 2009). Las especies conocidas de reptiles partenogenéticos están presentes en las familias Lacertidae, Xantusiidae,

Gekkonidae, Agamidae, Gymnophthalmidae, Scincidae, Chamaelonidae y Teiidae (Darevsky *et al.*, 1985; Vrijenhoek *et al.*, 1989; Zug *et al.*, 2001; Martínez Núñez, 2010). Esta última es la que más especies unisexuales presenta, las cuales se encuentran distribuidas en cuatro de sus diez géneros: *Teius*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus* y *Kentropyx* y de estos, *Aspidoscelis* es el que presenta el mayor número de especies unisexuales (Reeder *et al.*, 2002; Manríquez Morán, 2007; Martínez Núñez, 2010). Este género es exclusivo del continente Americano, se distribuye desde Estados Unidos hasta la parte noroeste de Costa Rica y está conformado por 87 taxones reconocidos, que integran cinco grupos (*Aspidoscelis sexlineata*, *Aspidoscelis deppii*, *Aspidoscelis tigris*, *Aspidoscelis tessellata* y *Aspidoscelis cozumela*; Zug *et al.*, 2001; Reeder *et al.*, 2002). De los cuales *A. sexlineata* presenta especies gonocóricas y partenogenéticas, *A. deppii* y *A. tigris* están constituidos por especies gonocóricas y *A. tessellata* y *A. cozumela* están integrados por especies partenogenéticas (Reeder *et al.*, 2002; Manríquez Morán, 2007).

El grupo *Aspidoscelis cozumela* está constituido por cuatro taxones que se distribuyen en el sudeste de México y Centroamérica, la especie conocida informalmente como “G”, con distribución en el estado de Chiapas y el complejo *Aspidoscelis cozumela* (anexo 1), que está integrado por tres taxones que habitan en la Península de Yucatán: *Aspidoscelis cozumela*, *Aspidoscelis maslini* y *Aspidoscelis rodecki* (Moritz *et al.*, 1992; Martínez Núñez, 2010).

Diversos estudios de morfología, citología, histocompatibilidad y el análisis del DNA mitocondrial (mtDNA) han permitido establecer cierto grado de diversidad clonal en estos taxones (Darevsky *et al.*, 1985; Dessauer y Cole, 1989; Parker *et al.*, 1989). Sin embargo existen pocos estudios en los que la diversidad genética se haya evaluado a partir de marcadores nucleares y dado que los microsatélites (secuencias repetitivas de no más de seis pares de bases) presentan un tipo de herencia codominante y son altamente polimórficos

(Hancock, 1999), representan una herramienta excelente para conocer aspectos sobre la variabilidad genética de especies unisexuales de origen híbrido y su relación con las especies que les dieron origen.

El objetivo del presente trabajo es evaluar la diversidad genética de las especies que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela* caracterizando algunas de sus poblaciones mediante el microsatélite *Cvanμ7* GT(n) e identificar a las poblaciones que les dieron origen, mediante sus características genéticas y su distribución geográfica.

ANTECEDENTES

1.- Origen de la partenogénesis en vertebrados

De acuerdo con Cuellar (1974) los taxones partenogenéticos en vertebrados pueden surgir de especies gonocóricas de dos formas distintas: espontáneamente o por hibridación.

Origen espontáneo: La pérdida de la reproducción sexual puede ocurrir espontáneamente en hembras de especies gonocóricas por medio de mutaciones en los genes encargados de la meiosis (Cuellar, 1974; Simon *et al.*, 2003). Tales mutaciones pueden ocasionar que alguna hembra se reproduzca clonalmente y de origen a taxones unisexuales. Aunque este tipo de origen es poco conocido en vertebrados, existen al menos dos casos documentados en lagartijas: *Lepidophyma flavimaculatum* y *Lepidophyma reticulatum* (Vrijenhoek *et al.*, 1989; Sinclair *et al.*, 2006; Sinclair *et al.*, 2009).

Origen híbrido: Sugiere que los taxones partenogenéticos surgen debido al entrecruzamiento de dos especies distintas (hibridación interespecífica). Varios autores consideran que la relación que existe entre hibridación interespecífica y partenogénesis tiene bases citológicas, ya que de algún modo, los genomas provenientes de especies distintas alteran la gametogénesis, dando como resultado la producción de gametos no reducidos (Cuellar, 1974; Dawley, 1989; Simon *et al.*, 2003). Inicialmente la hibridación entre especies gonocóricas da como resultado linajes partenogenéticos diploides, que posteriormente pueden dar origen a especies poliploides, si los gametos no reducidos de estos híbridos son fertilizados por los espermatozoides de algún macho de las especies paternas o de otra especie (Frost y Wright, 1988; Vrijenhoek *et al.*, 1989). El origen híbrido es la forma en que han surgido la mayor parte de las especies partenogenéticas de vertebrados y por ello se puede considerar el

mecanismo de origen de la partenogénesis más importante en este grupo (Cuellar, 1974; Avise *et al.*, 1992; Manríquez Morán y Méndez de la Cruz, en revisión).

2- Diversidad clonal en vertebrados partenogenéticos.

La diversidad clonal se refiere a las formas genéticas o fenotípicas diferentes que pueden exhibir individuos o poblaciones de especies que se reproducen por algún mecanismo de reproducción clonal (Parker *et al.*, 1989). En el caso de vertebrados que se reproducen por partenogénesis tal diversidad depende de la edad de los taxones y es atribuida a cambios genéticos (mutaciones) posteriores al origen de la partenogénesis y/o al efecto del ambiente (Hernández Gallegos, 1998; Elizalde Rocha, 2007; Manríquez Morán, 2007). Las mutaciones producen formas alternativas de algunos genes y se pueden dividir en dos tipos: las mutaciones genéticas (puntuales), que se producen por la inserción, delección o sustitución de nucleótidos en el genotipo y las mutaciones cromosómicas, que implican cambios en el número, ordenamiento y/o composición de los cromosomas (Klug y Cummings, 1999). Por otra parte, la diversidad fenotípica es el resultado de la interacción entre genotipo y los factores ambientales a los que están expuestos los organismos (Dessauer y Cole, 1989).

El grado de diversidad clonal que existe en los individuos de las especies partenogenéticas ha sido evaluado mediante estudios de aloenzimas, morfología externa, mtDNA, cariotipo e histocompatibilidad (Avise *et al.*, 1992; Manríquez Morán, 2007).

Las aloenzimas son las formas alternativas de una proteína producidas por alelos diferentes y pueden ser observadas e identificadas mediante electroforesis (Klug y Cummings, 1999). Debido a que presentan herencia codominante han servido para detectar el origen y

ancestría híbrida de varias especies partenogenéticas e identificar a sus especies paternas (Dawley, 1989; Dessauer y Cole, 1989; Manríquez Morán, 2007). También pueden revelar la presencia de uno o más clones en especies unisexuales. Este tipo de marcadores han mostrado que individuos de las poblaciones triploides del complejo *A. neotesselata* están formando un clon único, en *Aspidoscelis neomexicana* y *A. uniparens* fueron identificados tres clones en cada una y en *A. velox* han permitido identificar cinco clones que difieren en uno o dos alelos (Parker y Selander, 1975; Dessauer y Cole, 1989).

Los estudios de morfología externa (tamaño del cuerpo, patrones de coloración y escutelación de los organismos) han permitido identificar el origen híbrido de varias especies partenogenéticas de lacertilios (Dessauer y Cole, 1989). También han servido para estimar su diversidad clonal y han mostrado que la morfología externa es regulada por factores ambientales y/o cambios genéticos, que dan como resultado una diversidad morfológica que puede llegar a ser alta, permitiendo identificar varios clones para una misma especie y en otros casos, una diversidad morfológica baja o prácticamente nula (Dessauer y Cole, 1989; Manríquez Morán, 2002; Manríquez Morán, 2007). En *Aspidoscelis tessellata* se han podido identificar al menos cuatro clones con distintos patrones de coloración, mientras que en *A. neomexicana* se ha identificado un solo clon a través de toda su distribución (Dessauer y Cole, 1989). En el complejo *Aspidoscelis cozumela* estos estudios han mostrado la existencia de diversidad morfológica en las tres especies que lo integran (Taylor y Cooley, 1995). En *A. rodecki* se ha registrado que sus poblaciones (Puerto Juárez e Isla Contoy) presentan una diversidad morfológica alta, ya que ambas poblaciones son diagnosticables por coloración y escutelación (Hernández Gallegos *et al.*, 2003; Elizalde Rocha, 2007). Aunque *A. cozumela* sólo se distribuye en Isla Cozumel, los individuos que la integran presentan diferencias en escutelación (Taylor y Cooley, 1995) y las poblaciones de *A. maslini* muestran la mayor

diversidad morfológica del complejo debido a que su distribución geográfica es mayor que la de las otras especies, pudiendo identificarse al menos cinco formas (clones) con distintos patrones de coloración e incluso algunas poblaciones son distintas de otras en escutelación (Manríquez Morán, 2002; Manríquez Morán, 2007; Elizalde Rocha, 2007).

Debido a que el DNA mitocondrial es transmitido de manera casi exclusiva por parte de la madre a la descendencia ha sido ideal para identificar a la especie materna de varias especies partenogénicas y también ha permitido demostrar que en estas especies existe variabilidad genética, la cual es ocasionada por mutaciones posteriores al origen de la reproducción clonal (Moritz *et al.*, 1989). En algunas especies, como *A. cozumela* se ha encontrado que la divergencia es nula, ya que todos sus individuos presentan el mismo haplotipo (Manríquez Morán, 2002), mientras que en otras especies las poblaciones presentan divergencias altas, tales son los casos de *A. maslini* (0.09 - 0.45%), *A. exsanguis* (0 - 0.74%) y *A. velox* (0 - 0.74%; Moritz *et al.*, 1989; Manríquez Morán, 2002).

El estudio de los cariotipos, que tiene que ver con el número, forma y tamaño de los cromosomas (Manríquez Morán, 2007) ha sido de gran importancia para demostrar el origen híbrido de muchas especies partenogénicas e identificar a sus especies paternas, debido a que sus cariotipos muestran los complementos haploides de las especies que participaron en el entrecruzamiento original (Darevsky *et al.*, 1985). Estos estudios también han demostrado que a pesar de la reproducción clonal, en algunas especies existen diferencias a nivel cariológico, las cuales son ocasionadas por mutaciones cromosómicas (Darevsky *et al.*, 1985; Dessauer y Cole, 1989; Manríquez Morán, 2007). En algunos casos las especies partenogénicas constituyen complejos clonales cariológicamente homogéneos, tales son los casos de *A. tessellata* y *A. neotessellata* que presentan taxones que exhiben los complementos haploides de dos o tres especies (Parker y Selander, 1975; Dessauer y Cole, 1989). En especies como

Cnemidophorus natio, *Aspidoscelis neomexicana* y *A. maslini* se ha encontrado que los cariotipos presentan un alto grado de heteromorfismo, mientras que en especies como *A. rodecki* los individuos no presentan diferencias cariológicas (Dessauer y Cole, 1989; Manríquez Morán, 2002).

La histocompatibilidad se refiere a los estudios inmunológicos desarrollados a partir de trasplantes de piel entre individuos (teóricamente, la tasa de rechazo en injertos de piel entre lacertilios varía con el grado de similitud genética, los individuos genéticamente más cercanos presentan un mayor grado de histocompatibilidad; Cuellar y Smart, 1977; Manríquez Morán, 2007) y ha sido utilizada en especies partenogénicas de lacertilios, ya que entre otras cosas permiten; confirmar la existencia de reproducción clonal y determinar el número de clones presentes en una especie (Hernández Gallegos, 1998).

Se ha demostrado que en especies gonocóricas, los injertos entre sus individuos son rechazados, mientras que en especies partenogénicas, generalmente existe ausencia de respuesta inmune, mostrando que sus poblaciones pueden presentar homogeneidad genética a través de toda su área de distribución, aunque también se han encontrado distintos grados de rechazo entre individuos de una misma especie partenogénica, debido a mutaciones postformacionales que producen cambios genéticos (Cuellar y Smart, 1977; Manríquez Morán, 2007; Manríquez Moran y Méndez de la Cruz, 2008).

En el complejo *Aspidoscelis laredoensis* poblaciones geográficamente distantes (de hasta 290 km) mostraron homogeneidad genética entre sus individuos, lo cual indica que están conformadas por un solo clon (Abuhteba *et al.*, 2001). En el complejo *Aspidoscelis cozumela* han comprobado que *Aspidoscelis rodecki* se originó de un híbrido único, debido a que la histocompatibilidad entre sus poblaciones fue casi del 100%, sin embargo se mostró que entre las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Contoy, existe cierta diferenciación genética, ya que el

2.1% de los individuos utilizados presentaron rechazo de tejidos (Hernández Gallegos *et al.*, 2003) y en *Aspidoscelis maslini* y *Aspidoscelis cozumela* se mostró la existencia de homogeneidad genética entre y dentro de sus poblaciones, lo cual indica que se originaron a partir de una hembra partenogenética única (Hernández Gallegos *et al.*, 1998).

3- Complejo *Aspidoscelis cozumela*

El complejo *Aspidoscelis cozumela* está integrado por tres especies endémicas de la Península de Yucatán: *Aspidoscelis maslini*, *Aspidoscelis cozumela* y *Aspidoscelis rodecki*. Estas tres especies surgieron por dos eventos de hibridación entre *Aspidoscelis deppii* (especie paterna) y *Aspidoscelis angusticeps* (especie materna). Uno en el que surgió *Aspidoscelis rodecki* y otro en el que surgió *Aspidoscelis maslini*, que posteriormente dio origen a *Aspidoscelis cozumela* por cladogénesis (figura 1; Vrijenhoek *et al.*, 1989; Moritz *et al.*, 1992; Manríquez Morán, 2007; Martínez Núñez, 2010).

El primero en identificar a una de las especies que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela* fue Gadow (1906; McCoy y Maslin, 1962), quien describió a *Aspidoscelis cozumela* (antes género *Cnemidophorus*; Reeder *et al.*, 2002) como una subespecie de *Aspidoscelis deppii*, (McCoy y Maslin, 1962). Con base en diferencias morfológicas y la presencia de partenogénesis McCoy y Maslin (1962) reconocieron a *Aspidoscelis cozumela* como una especie separada de *Aspidoscelis deppii* y observaron diferencias en coloración y escutelación entre sus poblaciones por lo que la dividieron en dos subespecies: *Aspidoscelis cozumela cozumela* (poblaciones de Isla Cozumel, Isla del Carmen y El Petén, Guatemala) y *Aspidoscelis cozumela rodecki* (poblaciones de Isla Contoy, Isla Mujeres y Puerto Juárez). Fritts (1969) elevó a *A. c. rodecki* a nivel de especie y propuso dividir nuevamente a *A.*

cozumela en dos subespecies: *Aspidoscelis cozumela cozumela* (poblaciones de Isla Cozumel) y *Aspidoscelis cozumela maslini* (poblaciones de Campeche y El Petén, Guatemala) y con evidencia cariológica y morfológica sugirió que *A. maslini* surgió por la hibridación de *A. angusticeps* y *A. deppii*. Mediante estudios de mtDNA Moritz *et al.* (1992) confirmaron que *Aspidoscelis angusticeps* es la especie materna de las especies que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela*, demostraron que *A. rodecki* y *A. cozumela* surgieron por dos eventos distintos de hibridación y retuvieron a *A. maslini* como una subespecie de *A. cozumela* debido a que no encontraron evidencia que sugiriera que estas especies surgieron mediante eventos de hibridación diferentes. Taylor y Cooley (1995) aceptaron como especie distinta a *A. rodecki* pero recomendaron elevar a *A. maslini* a nivel de especie debido a que encontraron diferencias morfológicas entre la población de Isla Cozumel con respecto al resto de las poblaciones. Mediante estudios de histocompatibilidad Hernández Gallegos *et al.* (1998) confirmaron que *A. cozumela* y *A. maslini* surgieron por un solo evento de hibridación y las colocaron nuevamente como una sola especie. Posteriormente Manríquez Morán *et al.* (2000) y Manríquez Morán (2002) con base en cariólogía apoyaron la propuesta de Taylor y Cooley (1995) de considerar a *A. cozumela* y *A. maslini* como especies distintas.

Aspidoscelis angusticeps

♀



Aspidoscelis deppii

♂



+

Dos eventos de hibridación

Aspidoscelis maslini



Aspidoscelis rodecki



Aspidoscelis cozumela



Figura 1. Eventos de hibridación que dieron origen al complejo *Aspidoscelis cozumela*

4- Distribución del complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies paternas

4.1- *Aspidoscelis cozumela*

Es endémica de Isla Cozumel, Quintana Roo (figura 2), es común encontrarla en orillas de caminos, en las ruinas maya y en zonas abiertas de playas arenosas y rocosas, suelen refugiarse en pequeños arbustos (Manríquez Morán, 2002; Lee y Calderón Mandujano, 2007a).

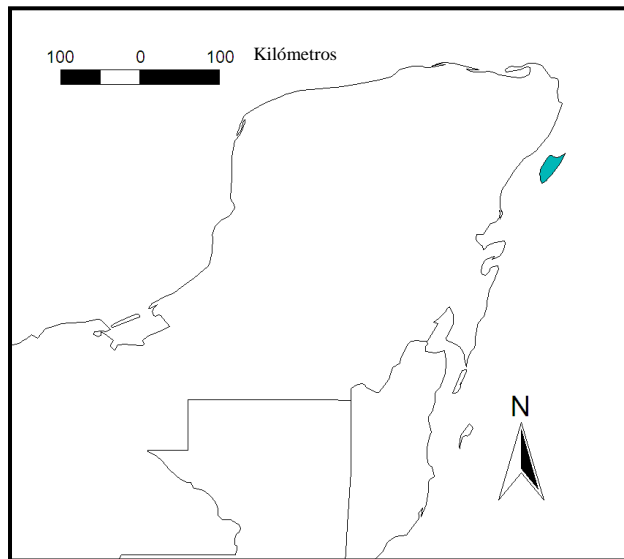


Figura 2. Distribución de *Aspidoscelis cozumela*

4.2- *Aspidoscelis rodecki*

Su distribución histórica es en la región noreste de Quintana Roo (figura 3), en las localidades de Isla Contoy, Isla Mujeres, Puerto Juárez, Punta Nizuc y Punta Sam y se les podía encontrar en bordes de selva espinosa, huertos de coco, manglares y playas arenosas (McCoy y Maslin, 1962; Lee, 2000; Hernández Gallegos, 2004; Elizalde Rocha *et al.*, 2008).

Actualmente esta especie se encuentra seriamente amenazada debido a la destrucción y/o alteración de su hábitat y la única población estable es la de Isla Contoy.

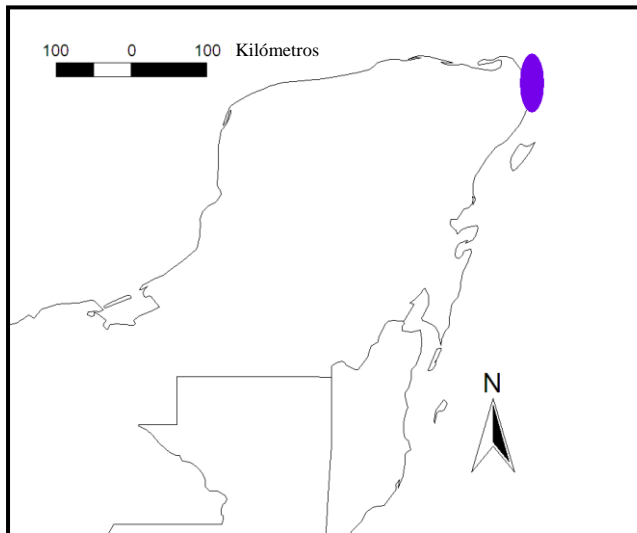


Figura 3. Distribución histórica de *Aspidoscelis rodecki*

4.3- *Aspidoscelis maslini*

Se conocen poblaciones disyuntas en la región de El Péten, Guatemala, Belice, Quintana Roo y sur de Campeche (figura 4). En México se tienen registradas al menos nueve localidades: Isla del Carmen, Champotón y Narciso Mendoza en Campeche (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Manríquez Morán, 2002) y Chetumal, Banco Chinchorro (Cayo Norte y Cayo Centro), Majahual, Xcalac y Puerto Morelos, en Quintana Roo (Taylor y Cooley, 1995; Manríquez Morán, 2002; Elizalde Rocha, 2007). Esta especie se puede encontrar principalmente en sitios perturbados donde la vegetación es escasa, como playas arenosas, huertos de cocos, sabanas, a orillas de caminos y en bordes de selva tropical (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Lee, 2000).

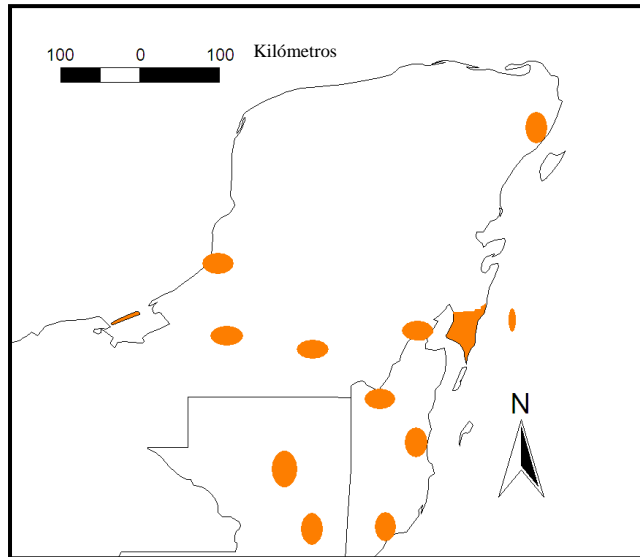


Figura 4. Distribución de *Aspidoscelis maslini*

4.4- *Aspidoscelis angusticeps*

Su distribución en México es prácticamente continua en Quintana Roo, Yucatán y Campeche (figura 5) y tiene poblaciones disyuntas en Belice y El Petén, Guatemala (Duellman y Zweifel, 1962; Lee y Calderón Mandujano, 2007b). Se le puede encontrar en playas arenosas, huertos de coco, orillas de caminos, bordes de selvas (espinosa, tropical caducifolia y tropical perenne) e incluso en ruinas mayas (Lee, 2000).

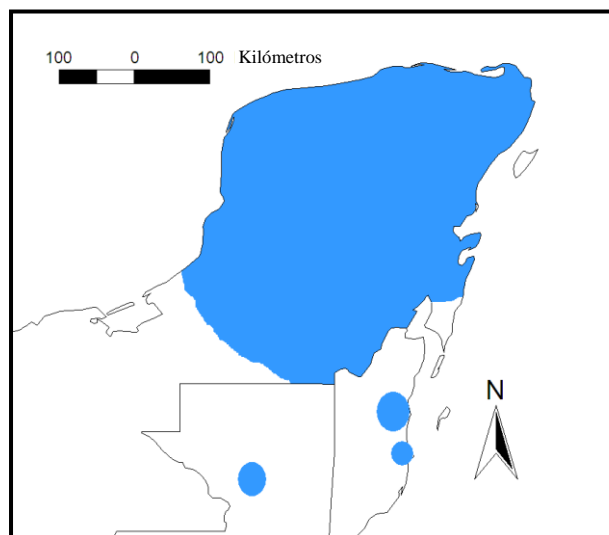


Figura 5. Distribución de *Aspidoscelis angusticeps*

4.5- *Aspidoscelis deppii*

Se distribuye por la vertiente del Pacífico en México (Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas), Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica. Por la vertiente del Atlántico en México (Veracruz, Tabasco y Suroeste de Campeche), Guatemala, Honduras y Nicaragua. También se encuentra en la región central de Chiapas y Guatemala. En la Península de Yucatán se encuentra únicamente en Isla del Carmen (figura 6; Duellman y Wellman, 1960; Lee, 2000; Mayer, 2009). Se le observa principalmente en playas arenosas, bordes de selva, pastizales y valles (Fritts, 1969; Lee, 2000).

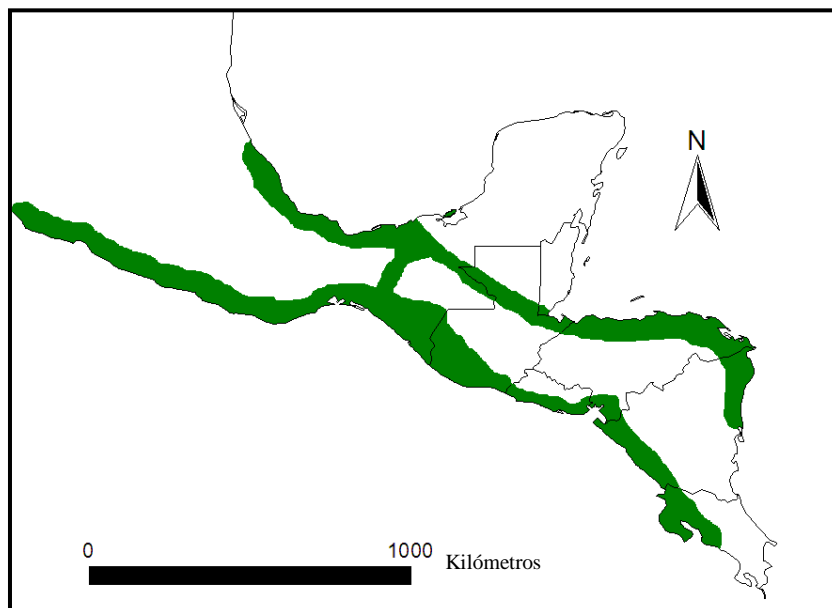


Figura 6. Distribución de *Aspidoscelis deppii*

JUSTIFICACIÓN

Es bien conocido que las especies partenogenéticas presentan cierto grado de diversidad clonal y los lacertilios que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela* no son la excepción, sin embargo, un estudio utilizando microsatélites podrá ser de gran utilidad al determinar la diversidad genética presente en estas especies. Además al caracterizar genéticamente varias poblaciones de sus especies paternas se podrá proporcionar información para conocer el origen genético y geográfico de los individuos que participaron en el entrecruzamiento original.

OBJETIVOS

General:

Caracterizar genéticamente a las especies partenogenéticas del complejo *Aspidoscelis cozumela* y a sus especies paternas, con base en el microsatélite *Cvan μ 7 (GT)_n*

Particulares:

1. Establecer las características genéticas de los individuos que dieron origen a las especies que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela*, mediante el microsatélite *Cvan μ 7 (GT)_n*
2. Confirmar a la especie paterna del complejo *Aspidoscelis cozumela*, con base en el microsatélite *Cvan μ 7 (GT)_n*
3. Establecer el origen geográfico de las especies que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela*, utilizando el microsatélite *Cvan μ 7 (GT)_n*
4. Determinar la diversidad genética de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela*, mediante el microsatélite *Cvan μ 7 (GT)_n*

GENERALIDADES DEL ÁREA DE ESTUDIO

De acuerdo con Lee (2000) la Península de Yucatán es una planicie que se localiza al sureste de la República Mexicana, entre el Golfo de México y el mar Caribe, incluye a Belice, la región norte de Guatemala conocida como El Petén y a los estados de Campeche, Quintana Roo, Yucatán e islas adyacentes. Su fisiografía se compone esencialmente de roca caliza erosionada; al norte de la península existen principalmente cuevas, cavernas, cenotes y vías fluviales subterráneas. Aunque la región carece casi por completo de algún tipo de relieve, existe la sierrita de Ticul, donde la altitud de los cerros alcanzan un máximo de 350 metros. Al sur de la península es común encontrar lagos, lagunas y ríos y es en esta región donde se encuentra la topografía más conspicua de la península, ya que en la porción central del sur de Belice existe una región conocida como Montañas Maya, donde las elevaciones alcanzan hasta 1160 metros de altitud. Debido a que se encuentra en una zona tropical, a que tiene una baja elevación sobre el nivel del mar y a que existe una fuerte influencia marítima, la temperatura de la Península de Yucatán es cálida y relativamente homogénea, con ligeras fluctuaciones en la temperatura media entre localidades y estaciones, que oscila a lo largo del año entre 25 y 26°C. La temporada de lluvia es de mayo a octubre y la precipitación anual varía año con año, de acuerdo a las localidades y a las estaciones, siendo el verano la estación más lluviosa. Ya que existen aspectos como elevación, drenaje, factores edáficos, efectos climáticos y enormes disturbios producidos por el hombre, la vegetación es muy compleja y heterogénea y no se le puede dar una simple generalización, pero sí se pueden distinguir algunos tipos de vegetaciones principales, como son: manglares, dunas costeras (vegetación halófila), selva espinosa, selva tropical caducifolia, selva tropical perenne, selva tropical lluviosa, bosque mesófilo de montaña y bosque de pino encino.

MÉTODOS

1-Recolecta de ejemplares

Se realizaron cuatro salidas de campo a los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán, la primera salida se efectuó a inicios de la primavera del 2009, la segunda y tercera durante la primavera y verano del 2010 y la cuarta durante la primavera del 2011. En conjunto se visitaron dieciocho localidades (Isla del Carmen, Champotón, Hopelchén, Escárcega, Bacalar, Pedro A. Santos, Felipe Carrillo Puerto, Polyuc, Tihosuco, Chetumal, Majahual, Cozumel, Isla Contoy, Nuevo X-Can, Dzitnup, Umán, Motul y Oxkutzcab) y se recolectaron de 1 a 18 organismos por población, utilizando bandas elásticas, cañas de pescar con un nudo corredizo en la punta y/o trampa de intercepción. Los ejemplares de *Aspidoscelis deppii* y *A. angusticeps* fueron marcados en campo mediante la técnica de ectomización de falanges y a cada ejemplar se le tomaron los siguientes datos: especie, acrónimo del colector y número de colecta, hora y fecha, sitio de colecta (sustrato), tipo de vegetación, sexo, longitud hocico cloaca (LHC) y coordenadas geográficas.

Posteriormente, los ejemplares fueron sacrificados mediante una sobredosis de anestésico y se llevó a cabo la extracción de tejido hepático para los análisis moleculares, el cual se conservó en alcohol etílico al 100% y los animales fueron preparados mediante la técnica estándar de fijación y preservación (Casas Andreu *et al.*, 1991).

Debido a que *A. cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki* se han visto más afectadas por la pérdida o destrucción de su hábitat, a que se encuentran en riesgo de desaparecer y a que sus densidades llegan a ser muy bajas, se recolectaron organismos utilizando cañas de pescar y/o trampa de intercepción para evitar su muerte, igualmente fueron marcados mediante la técnica de ectomización de falanges, se tomaron datos de campo, se les cortó un fragmento de cola, el

cual fue depositado en un microtubo (rotulado con un número serial) con alcohol etílico absoluto al 100% y fueron liberados en el sitio de colecta.

Todos los tejidos fueron almacenados en un ultracongelador (-70°C) y los ejemplares fueron depositados en la colección húmeda del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

2-Selección de muestras.

Se utilizaron un total de 196 muestras (cuadro 1), 13 de *A. cozumela*, 46 de *A. maslini*, 28 de *A. rodecki*, 88 de *A. angusticeps* y 21 de *A. deppii*. El total de poblaciones utilizadas se muestran en la figura 7. Los ejemplares pertenecientes a las localidades de Pochum, Dzibalchen, Chun-ek y Chan-chen, fueron recolectados por Nieto Montes de Oca en 2009, los ejemplares de Puerto Juárez, Puerto Morelos, Cayo Norte, Narciso Mendoza, Telchac, Campeche, Miramar, Celestún y algunos de Cozumel fueron recolectados por Manríquez Morán (1998, 2002) y el resto se recolectaron en las salidas de campo mencionadas anteriormente.

Cuadro 1. Tamaño de muestra y poblaciones de cada especie consideradas en el estudio.

ESPECIE	POBLACIÓN	N
<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Puerto Juárez	15
<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Isla Contoy	13
<i>Aspidoscelis cozumela</i>	Isla Cozumel	13
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Majahual	7
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Puerto Morelos	10

<i>Aspidoscelis maslini</i>	Chetumal	4
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Cayo Norte	4
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Champotón	15
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Narciso Mendoza	4
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Escárcega	1
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Isla del Carmen	1
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Campeche	1
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Telchac	1
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chetumal	9
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Motul	6
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Umán	8
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Nuevo X-Can	1
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pedro A. Santos	3
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Celestún	14
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Hopelchén	3
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Dzitnup	7
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Bacalar	6
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Felipe Carrillo Puerto	8
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Polyuc	4
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Tihosuco	2
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Oxkutzcab	1
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pochum	2
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Dzibalchén	1
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chun-Ek	6
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Escárcega	4
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chan-Chen	1
<i>Aspidoscelis deppii</i>	Miramar	4
<i>Aspidoscelis deppii</i>	Isla del Carmen	17

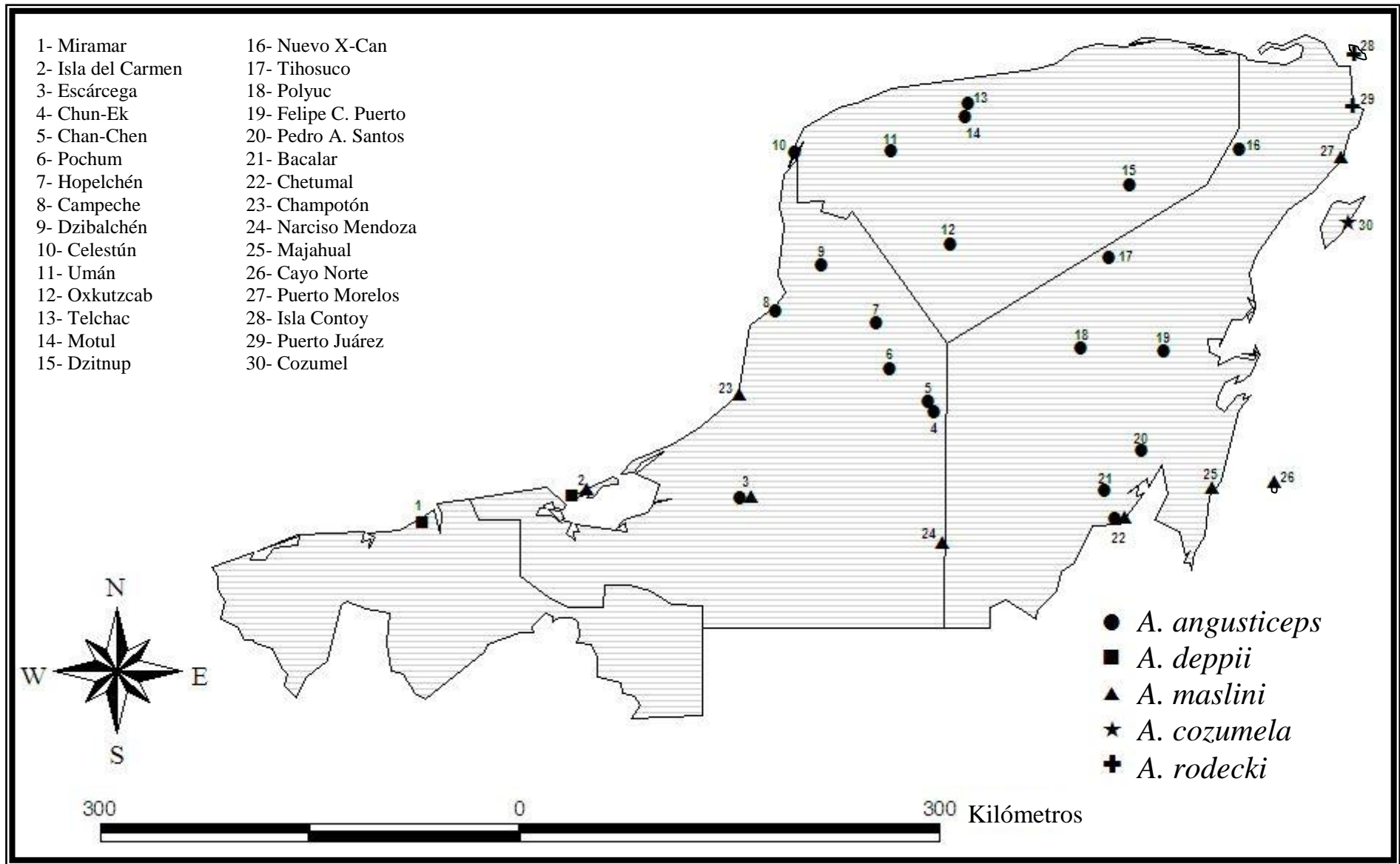


Figura 7. Ubicación geográfica de las poblaciones consideradas en el estudio

3. Selección del marcador nuclear.

Se utilizaron los oligonucleótidos que flanquean al microsatélite *Cvan* μ 7; número de acceso GenBank: AY057044, diseñados por Rowe *et al.* (2002) para la especie *Cnemidophorus vanzoi*. Estos cebadores fueron seleccionados debido a que los autores describieron al microsatélite como altamente polimórfico. El tamaño reportado para el alelo es de 132 a 138 pares de bases y la secuencia repetitiva es Guanina-Timina (GT)₂₀ (Rowe *et al.* (2002).

4. Extracción y amplificación del DNA.

La extracción del DNA de cada ejemplar se llevó a cabo a partir de pequeños fragmentos de tejido muscular o hepático mediante la técnica de acetato de amonio (Fetzner, 1999; anexo 2) y su producto fue visualizado en gel de agarosa (concentración del 1%) para evaluar de manera cualitativa la cantidad y calidad del DNA.

La amplificación del DNA se realizó mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR; Espinosa Asuar, 2007; Manríquez Morán y Salgado Hernández, 2008) en un volumen final de 20 μ l que contenía 1 μ l del DNA genómico del organismo, 0.2 μ l de cada *primer* (*Cvan* μ 7_{Forward} y *Cvan* μ 7_{Reverse}; 10nM), 1 μ l de dNTP's (2.5 mM), 1.5 μ l de buffer (10X), 1.2 de cloruro de magnesio 30mM (20X), 0.15 μ l de *Taq* polimerasa (5U/ μ l) y 14.75 μ l de dH₂O. El *primer forward* fue marcado con fluorescencia (color azul; FAM) en su primer nucleótido del extremo 5' para el análisis de las muestras amplificadas mediante electroforesis capilar. La amplificación del DNA fue realizada en un termociclador con base en los siguientes parámetros: desnaturalización inicial durante 2 minutos a 92 °C, 32 ciclos (desnaturalización: 40 segundos a 94°C, alineamiento: 40 segundos a 59-60 °C, elongación:

40 segundos a 72 °C) y elongación final durante 5 minutos a 72 °C. Finalmente el producto de amplificación se visualizó en gel de agarosa (concentración del 2%).

5. Determinación del tamaño alélico.

Se realizó mediante electroforesis capilar en un secuenciador automático ABI Prism 3100, para lo cual se utilizó: 1 µl del producto de amplificación (diluido con dH₂O 1:1-1:30 de acuerdo con la cantidad del producto amplificado), 0.3 µl del marcador de peso molecular (ROX₃₅₀) y 9.7 µl de formamida. Los resultados fueron obtenidos mediante un electroferograma, el cual fue analizado mediante el programa *Peak Scanner*TM (Applied Biosystems, 2006; Applied Biosystems, 2009).

6. Estimación de la diversidad genética.

Se calculó para las especies partenogenéticas (*Aspidoscelis maslini*, *A. cozumela* y *A. rodecki*) a partir del índice de diversidad clonal, propuesto para plantas clonales (Ellstrand y Roose, 1987) y modificado por Dorken y Eckert (2001).

$$R = (G-1)/(N-1)$$

Donde:

R= Diversidad clonal (con valores de 0 a 1).

0 indica que todos los individuos son genéticamente idénticos.

1 indica que todos los individuos son genéticamente distintos.

G= Número de genótipos (combinaciones alélicas).

N= Número de individuos analizados.

RESULTADOS.

1- Microsatélite *Cvan*μ7GT(n)

Los alelos fueron obtenidos a partir de 196 individuos (cuadro 2) pertenecientes a las tres especies partenogénicas (*Aspidoscelis maslini*, *A. cozumela* y *A. rodecki*) y sus especies paternas (*A. angusticeps* y *A. deppii*).

1.1- *Aspidoscelis cozumela*

Los alelos fueron obtenidos a partir de 13 individuos de Isla Cozumel, se identificaron tres alelos distintos: 116, 118 y 142 ordenados en dos diferentes combinaciones alélicas: 116-142 (n=4) y 118-142 (n=9; figura 8).

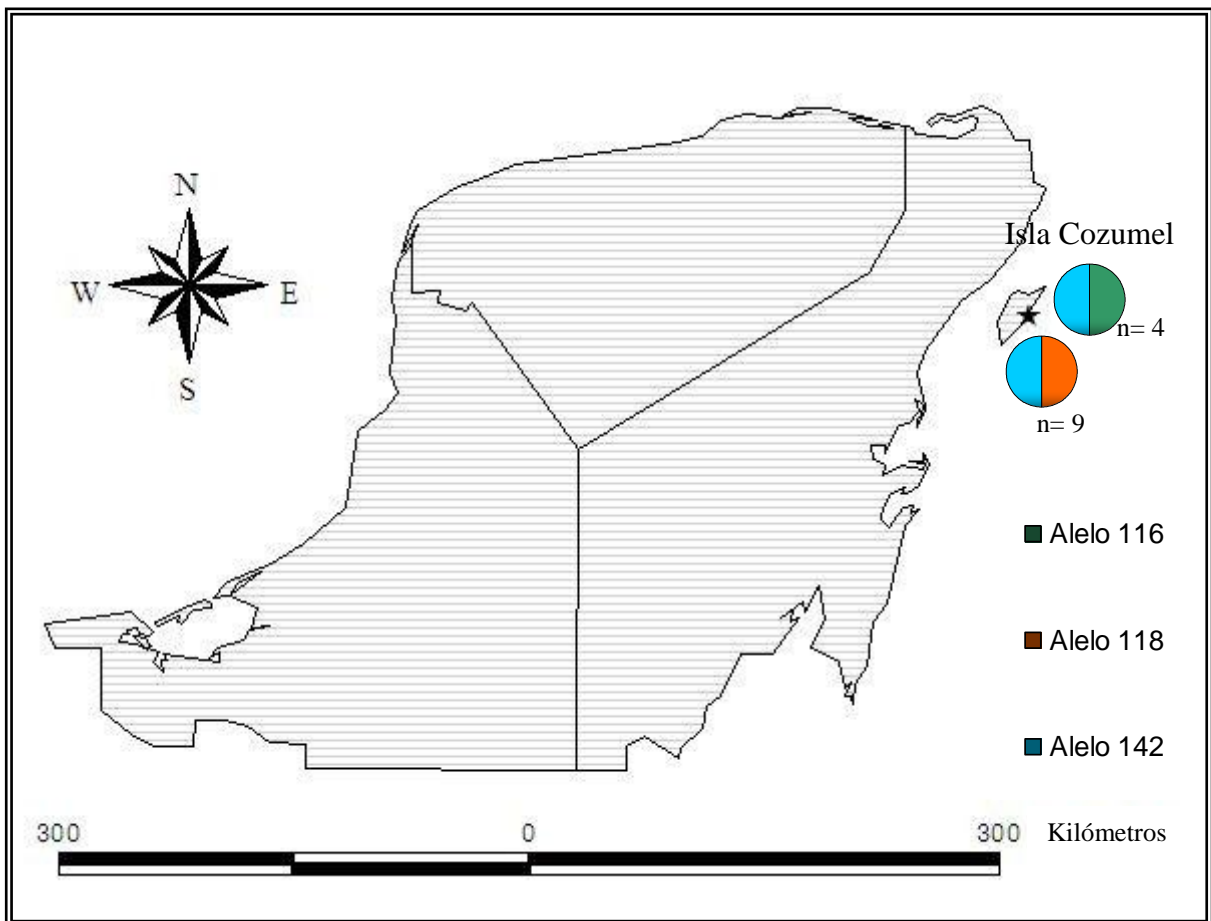


Figura 8. Combinaciones alélicas identificadas en *Aspidoscelis cozumela*

Cuadro 2. Alelos identificados en cada población analizada. N= tamaño de la muestra
n= número de veces que se encontró el alelo/combinación alélica en la población.

Especie	Población	N	Alelos / combinaciones alélicas (en pares de bases)
<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Puerto Juárez	15	128-148(n=13), 128-150(n=2)
<i>Aspidoscelis rodecki</i>	Isla Contoy	13	128-148(n=10), 128-150(n=3)
<i>Aspidoscelis cozumela</i>	Isla Cozumel	13	116-142(n=4), 118-142(n=9)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Puerto Morelos	10	116-142(n=7), 118-142(n=3)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Isla del Carmen	1	118-140 (n=1)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Chetumal	4	116-138(n=2), 118-140(n=2)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Champotón	15	118-142(n=15)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Escárcega	1	118-144(n=1)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Narciso Mendoza	4	116-140(n=1), 118-140(n=1), 116-138(n=2)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Majahual	7	118-140(n=7)
<i>Aspidoscelis maslini</i>	Cayo Norte	4	116-146(n=2), 118-146(n=2)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Campeche	1	122(n=1), 130(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Telchac	1	134(n=1), 136(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chetumal	9	132(n=1), 134(n=1), 136(n=2), 138(n=6), 140(n=2), 142(n=5), 164(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Motul	6	118(n=1), 122(n=2), 130(n=1), 132(n=1), 136(n=3), 138(n=3), 142(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Umán	8	126(n=1), 130(n=2), 132(n=6), 134(n=2), 136(n=1), 140(n=1), 144(n=1), 150(n=2)

<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pedro A. Santos	3	126(n=1), 130(n=1), 136(n=1), 146(n=2), 166(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Celestún	14	130(n=1), 132(n=8), 134(n=7), 136(n=4), 138(n=3), 140(n=3), 150(n=1), 162(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Hopelchén	3	130(n=1), 132(n=2), 134(n=1), 138(n=1), 140(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Dzitnup	7	118(n=1), 120(n=2), 122(n=1), 124(n=2), 126(n=1), 134(n=2), 136(n=1), 140(n=1), 146(n=2), 150(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Bacalar	6	130(n=2), 134(n=2), 138(n=3), 140(n=1), 142(n=2), 164(n=1), 166(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Felipe Carrillo Puerto	8	122(n=2), 124(n=2), 126(n=1), 130(n=2), 132(n=4), 134(n=1), 136(n=1), 140(n=1), 142(n=1), 144(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Polyuc	4	122(n=1), 126(n=1), 130(n=2), 132(n=2), 140(n=1), 146(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Tihosuco	2	132(n=1), 134(n=1), 144(n=1), 152(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Oxkutzcab	1	134(n=1), 140(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Pochum	2	130(n=1), 140(n=1), 146(n=2)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Dzibalchén	1	126(n=1), 130(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Nuevo X-Can	1	140(n=1), 142(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chun-Ek	6	122(n=1), 128(n=4), 130(n=4), 132(n=1), 140(n=2)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Escárcega	4	128(n=1), 132(n=1), 134(n=1), 138(4), 140(n=1)
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Chan-Chen	1	122(n=1), 132(n=1)
<i>Aspidoscelis deppii</i>	Isla del Carmen	17	116(n=7), 118(n=17), 120(n=10)
<i>Aspidoscelis deppii</i>	Miramar	4	118(n=2), 120(n=4), 130(n=1), 140(n=1)

Nota: Se realizó una prueba general de neutralidad Ewens-Watterson, mediante el programa *Population Genetic Analysis*, para determinar que los alelos no estén siendo fijados por algún tipo de proceso evolutivo y el microsatélite utilizado resultó ser neutro.

1.2- *Aspidoscelis maslini*

Los alelos identificados en esta especie fueron obtenidos a partir de 46 individuos de las poblaciones de Isla del Carmen (n=1), Champotón (n=15), Escárcega (n=1), Narciso Mendoza (n=4), Majahual (n=7), Chetumal (n=4), Cayo Norte (n=4) y Puerto Morelos (n=10). En esta especie se identificaron siete alelos distintos (116, 118, 138, 140, 142, 144 y 146) ordenados en ocho combinaciones alélicas (figura 9): 116-138, 116-140, 116-142, 116-146, 118-140, 118-142, 118-144 y 118-146. La combinación de 118-142 fue la que se encontró en mayor proporción, pues se identificó en 18 de los 46 individuos analizados y la combinación 118-140 fue la que se presentó en mayor número de poblaciones, ya que se identificó en cuatro de las ocho poblaciones analizadas.

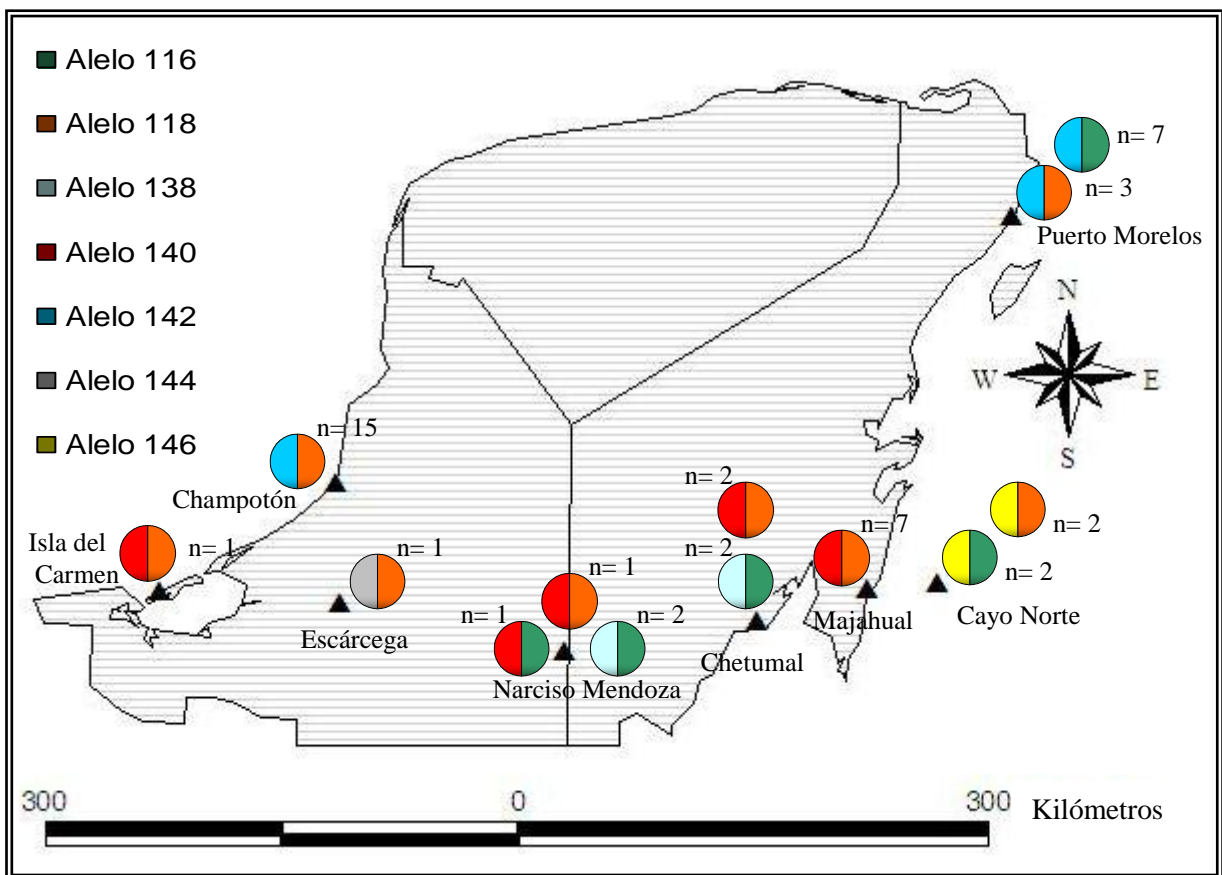


Figura 9. Combinaciones alélicas identificadas en *Aspidoscelis maslini*

1.3- *Aspidoscelis rodecki*

Los alelos fueron obtenidos a partir de 28 individuos pertenecientes a Isla Contoy (n=13) y Puerto Juárez (n=15). Se identificaron tres alelos distintos (128, 148 y 150) ordenados en dos combinaciones alélicas: 128-148 y 128-150, ambas combinaciones fueron identificadas en las dos poblaciones analizadas y en ambas fue la combinación de 128-148 la que se presentó en mayor proporción (en 13 de 15 individuos analizados en Puerto Juárez y en 10 de 13 individuos de Isla Contoy; figura 10).

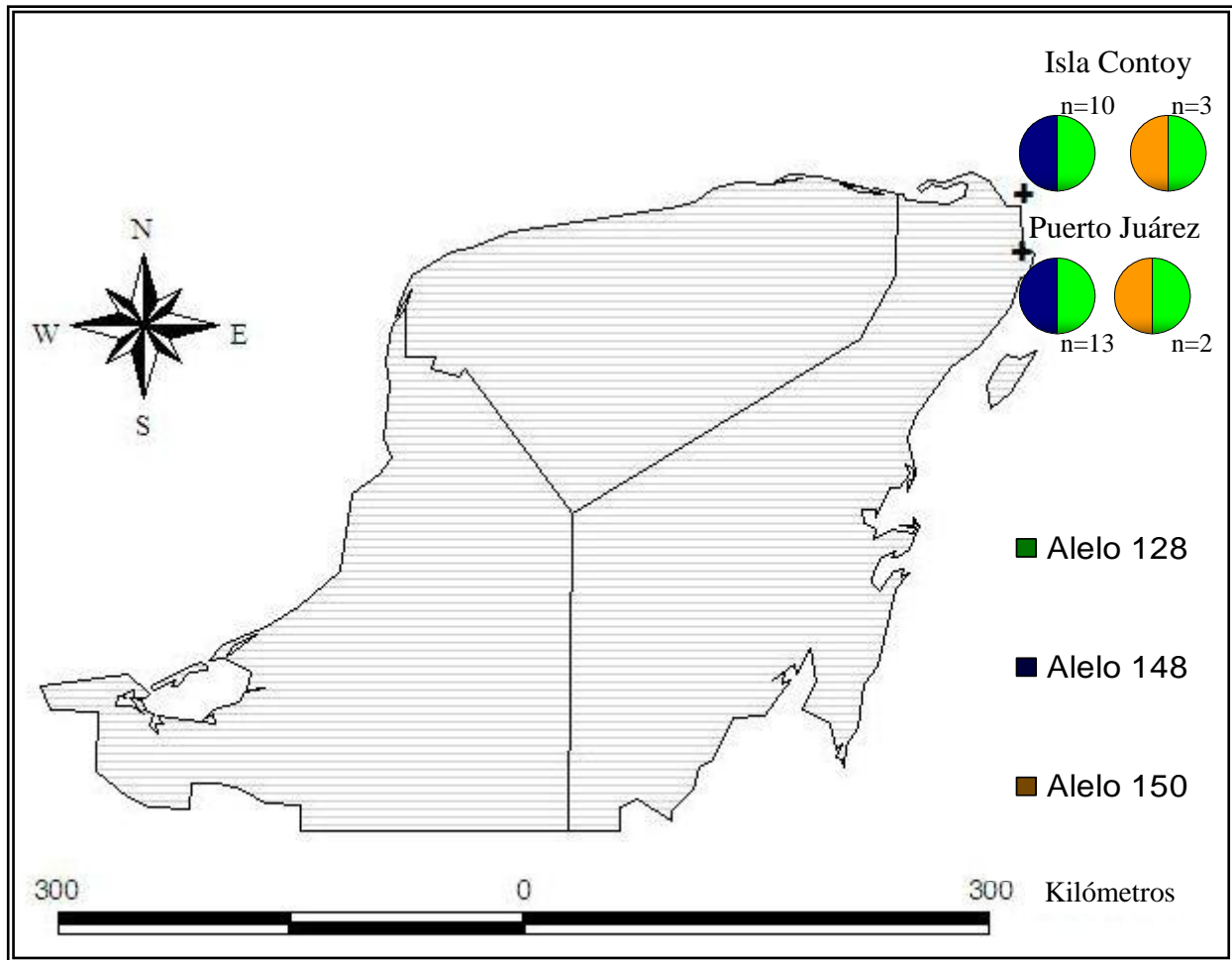


Figura 10. Combinaciones alélicas identificadas en *Aspidoscelis rodecki*

1.4- *Aspidoscelis deppii*

Los alelos fueron obtenidos a partir de 21 individuos correspondientes a dos poblaciones: Miramar (n=4) e Isla del Carmen (n=17). Se identificaron cinco alelos (116, 118, 120, 130 y 140; figura 11). En Miramar se encontraron cuatro alelos= 118(n=2), 120(n=4), 130(n=1) y 140(n=1) y en Isla del Carmen se documentaron tres alelos= 116(n=7), 118(n=17) y 120(n=10).

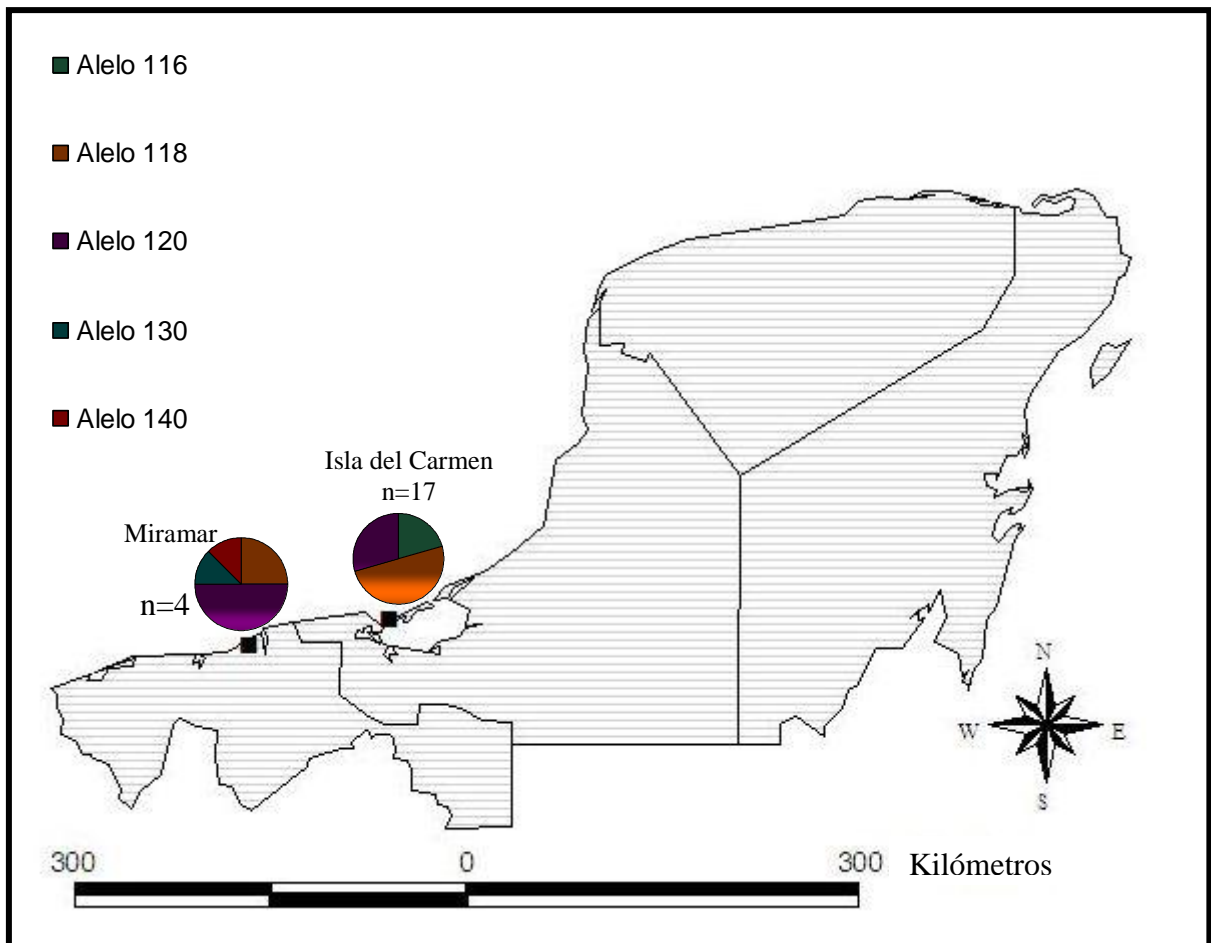


Figura 11. Distribución geográfica de los alelos identificados en *Aspidoscelis deppii*

1.5- *Aspidoscelis angusticeps*

Los alelos se obtuvieron a partir del análisis de 88 individuos de *Aspidoscelis angusticeps* pertenecientes a 20 poblaciones y se identificaron 20 alelos (figura 12; 118, 120, 122, 124, 126, 128, 130, 132, 134, 136, 138, 140, 142, 144, 146, 150, 152, 162, 164 y 166). En Campeche(n=1): 122(n=1) y 130(n=1), Telchac(n=1): 134 (n=1) y 136 (n=1), Chetumal(n=9): 132(n=1), 134(n=1), 136(n=2), 138(n=6), 140(n=2), 142(n=5) y 164(n=1), Motul(n=6): 118(n=1), 122(n=2), 130(n=1), 132(n=1), 136(n=3), 138(n=3) y 142(n=1), Umán(n=8): 126(n=1), 130(n=2), 132(n=6), 134(n=2), 136(n=1), 140(n=1), 144(n=1) y 150(n=2), Pedro A. Santos(n=3): 126(n=1), 130(n=1), 136(n=1), 146(n=2) y 166(n=1), Celestún(n=14): 130(n=1), 132(n=8), 134(n=7), 136(n=4), 138(n=3), 140(n=3), 150(n=1), 162(n=1), Hopelchén(n=3): 130(n=1), 132(n=2), 134(n=1), 138(n=1) y 140(n=1), Dzitnup(n=7): 118(n=1), 120(n=2), 122(n=1), 124(n=2), 126(n=1), 134(n=2), 136(n=1), 140(n=1), 146(n=2) y 150(n=1), Bacalar(n=6): 130(n=2), 134(n=2), 138(n=3), 140(n=1), 142(n=2), 164(n=1) y 166(n=1), Felipe Carrillo Puerto(n=8): 122(n=2), 124(n=2), 126(n=1), 130(n=2), 132(n=4), 134(n=1), 136(n=1), 140(n=1), 142(n=1) y 144(n=1), Polyuc(n=4): 122(n=1), 126(n=1), 130(n=2), 132(n=2), 140(n=1) y 146(n=1), Tihosuco(n=2): 132(n=1), 134(n=1), 144(n=1) y 152(n=1), Oxkutzcab(n=1): 134(n=1) y 140(n=1), Pochum(n=2): 130(n=1), 140(n=1) y 146(n=2), Dzibalchén(n=1): 126(n=1) y 130(n=1), Nuevo X-Can(n=1): 140(n=1) y 142(n=1), Chunchuk(n=6): 122(n=1), 128(n=4), 130(n=4), 132(n=1) y 140(n=2), Escárcega(n=4): 128(n=1), 132(n=1), 134(n=1), 138(4) y 140(n=1) y Chan-Chen(n=1): 122(n=1) y 132(n=1).

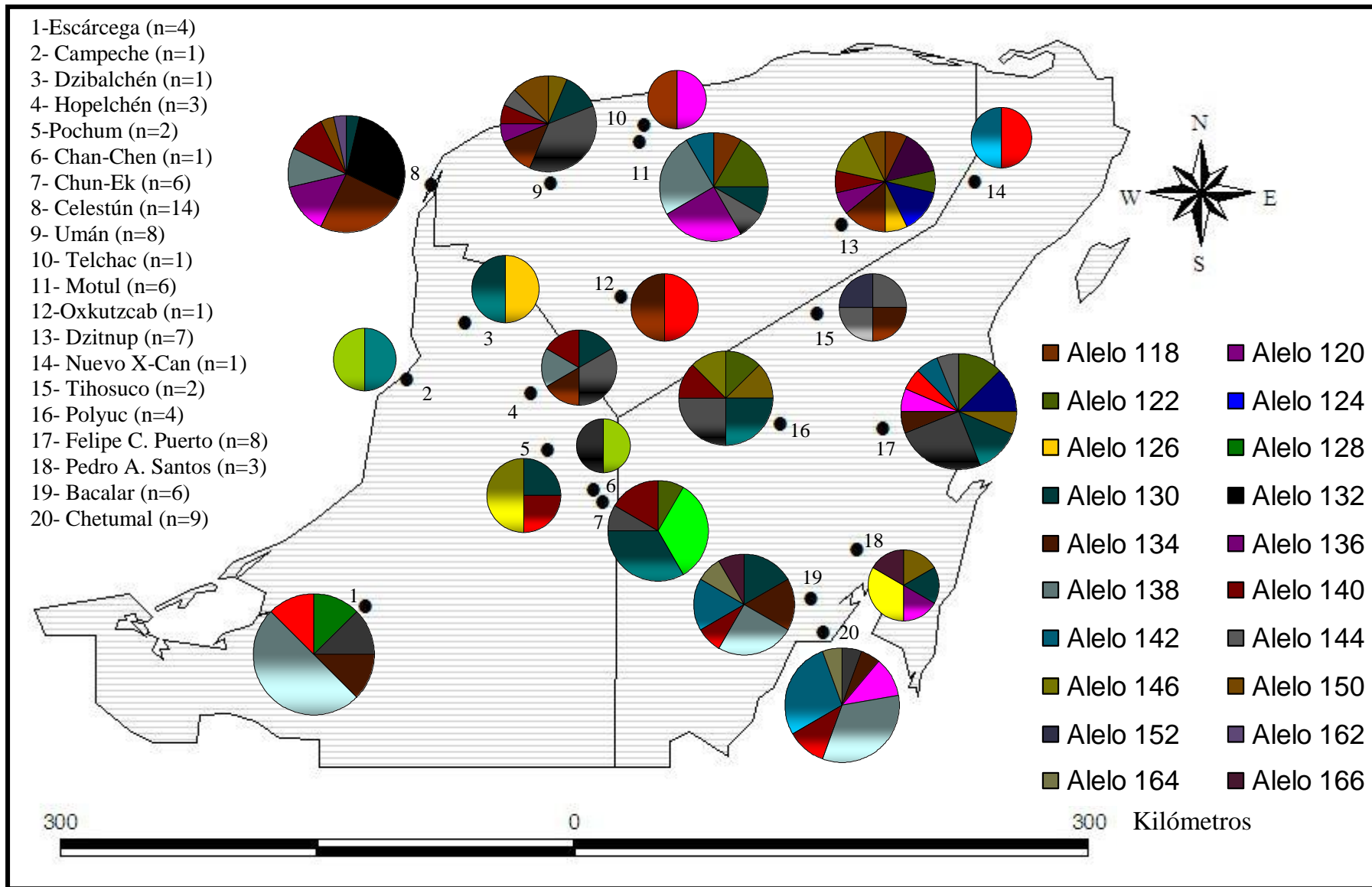


Figura 12. Distribución geográfica de los alelos identificados en *Aspidoscelis angusticeps*

2. Distribución de los alelos paternos

2.1- *Aspidoscelis deppii*

Se realizó un mapa de la distribución de alelo paterno (figura 13) a partir del análisis de 46 individuos de *Aspidoscelis maslini*, 13 de *A. cozumela*, 28 de *A. rodecki* y 21 de *A. deppii*. En *A. maslini* y *A. cozumela* se identificaron dos variaciones del alelo paterno (116 y 118) y en *A. rodecki* se encontró solamente el alelo 128. Los alelos presentes en *A. maslini* y *A. cozumela* fueron identificados en las dos poblaciones analizadas de *A. deppii* y el alelo presente en *A. rodecki* no fue documentado en ninguna población.

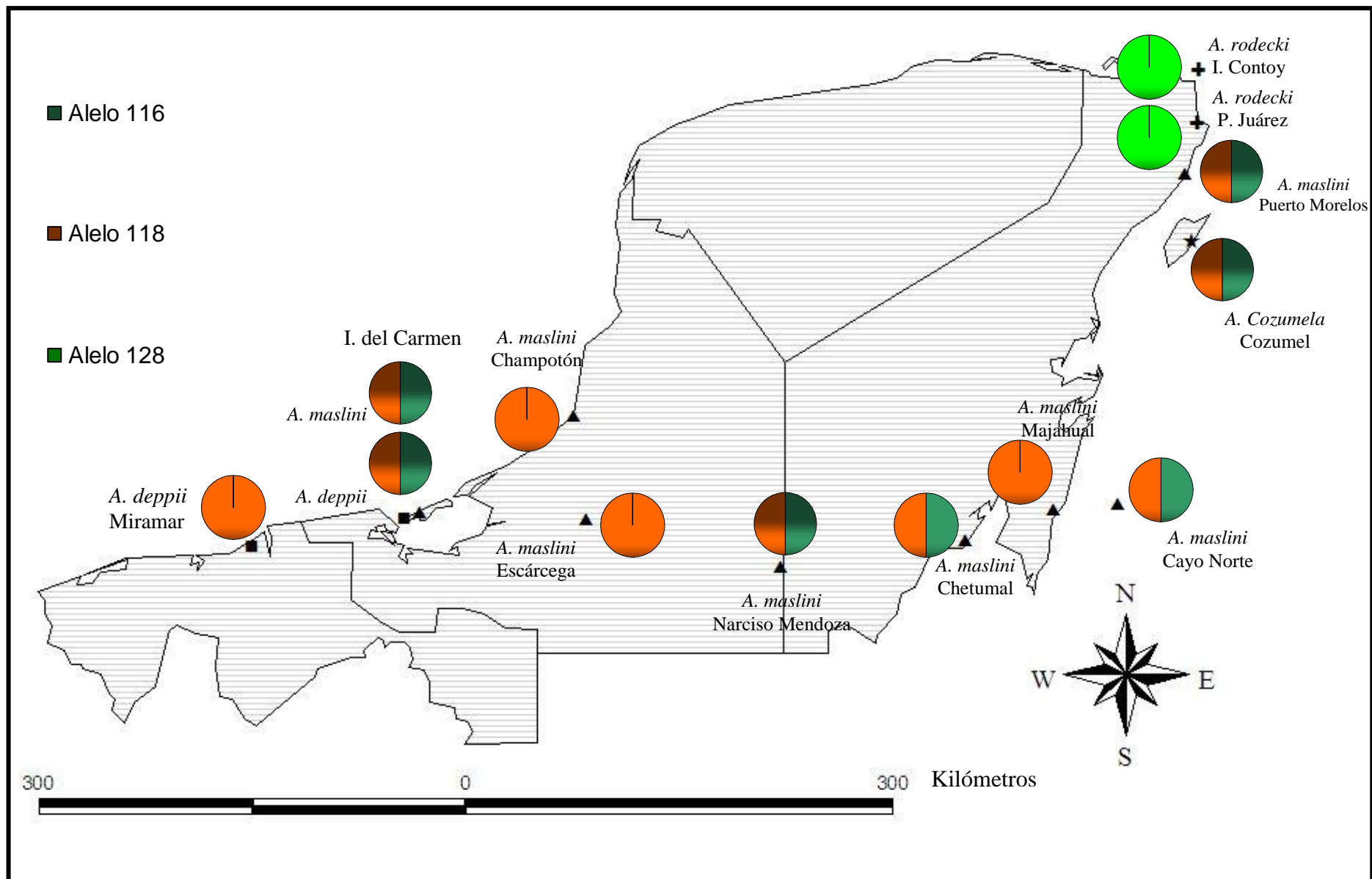


Figura 13. Distribución de los alelos compartidos entre *A. deppii* y el complejo *A. cozumela*

2.2- *Aspidoscelis angusticeps*

Se realizó un mapa de la distribución de alelo materno (figura 14) a partir del análisis de 46 individuos de *Aspidoscelis maslini*, 13 de *A. cozumela*, 28 de *A. rodecki* y 88 de *A. angusticeps*. En *A. maslini* se identificaron cinco variaciones del alelo materno (138, 140, 142, 144 y 146), en *A. rodecki* se identificaron dos variaciones (148 y 150) y en *A. cozumela* únicamente se identificó el alelo 142. Los alelos presentes en *A. maslini* y *A. cozumela* fueron identificados en casi todas las poblaciones de *A. angusticeps* (excepto en: Campeche, Telchac, Dzibalchén y Chan-Chen), el alelo 148 presente en *A. rodecki* no se identificó en ninguna población de *A. angusticeps* y el alelo 150 se encontró en: Umán, Celestún y Dzitnup.

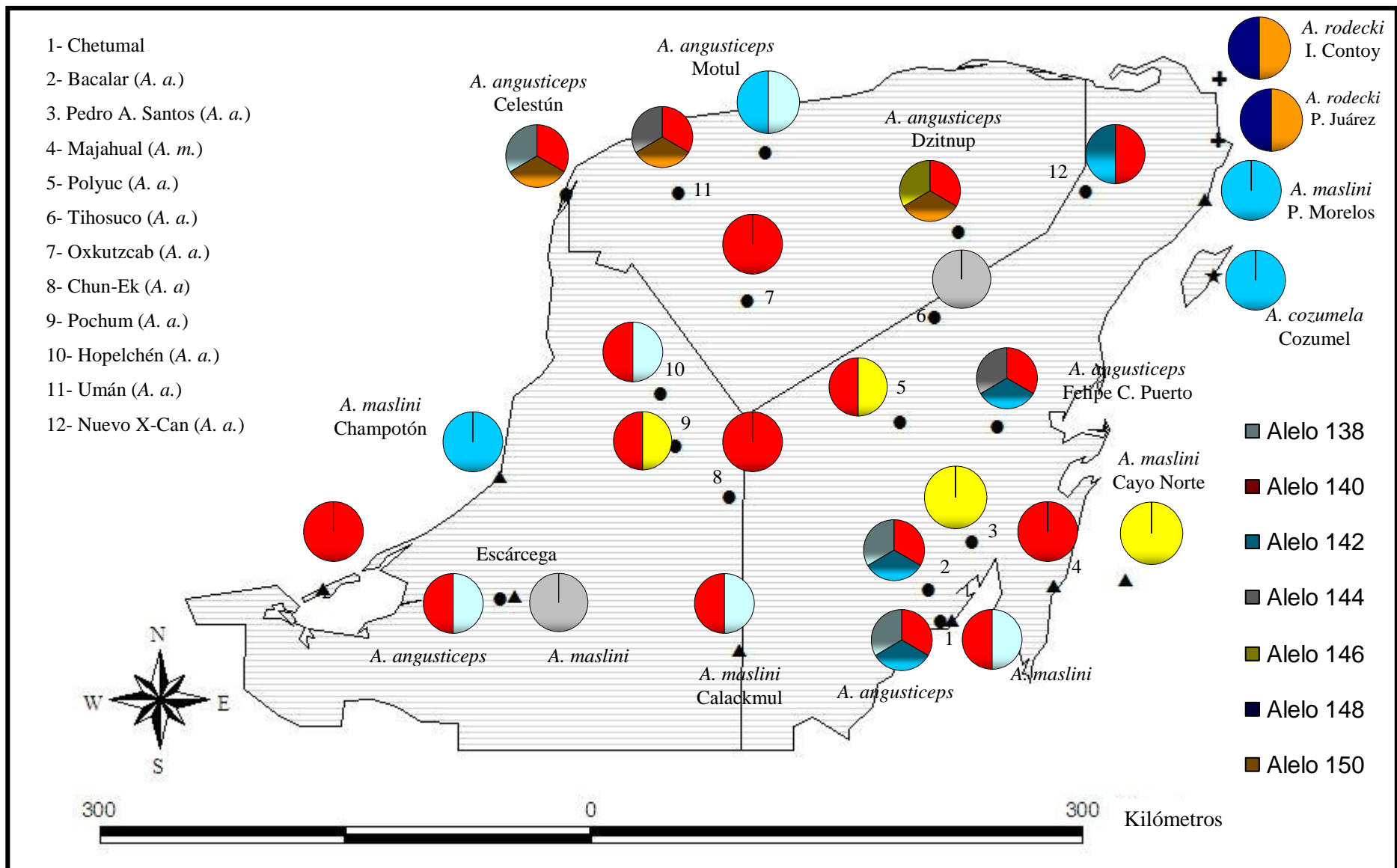


Figura 14. Distribución de los alelos compartidos entre *A. angusticeps* y el complejo *A. cozumela*

3. Diversidad clonal

En el cuadro 3 se muestra la diversidad clonal calculada para cada población y especie del complejo *A. cozumela*, las muestras de *A. maslini* correspondientes a Isla del Carmen y Escárcega solo se tomaron en cuenta para calcular la diversidad clonal de la especie, ya que sólo se contaba con un individuo de cada una de las poblaciones mencionadas. En las poblaciones de Majahual y Champotón se encontró diversidad clonal nula ($D_c=0$) y la población de Narciso Mendoza fue la que presentó diversidad mayor (0.6667), pues se encontraron tres combinaciones alélicas distintas en los cuatro individuos analizados. En cuanto a especies, fue en *A. rodecki* en la que se documentó la diversidad clonal menor (0.0370), mientras que *A. maslini* presentó la diversidad más alta del complejo (0.1556).

4- Clones identificados en el complejo *Aspidoscelis cozumela*

Los resultados obtenidos mediante el microsatélite *Cvanμ7* GT(n) mostraron la existencia de varios clones definidos por diversas combinaciones alélicas. Se encontraron ocho clones en *A. maslini*, dos en *A. cozumela* y dos en *A. rodecki*.

En *A. maslini* se identificaron los clones: 116-138, 116-140, 116-142, 116-146, 118-140, 118-142, 118-144 y 118-146, en *A. cozumela* los clones: 116-142 y 118-142 y en *A. rodecki* los clones: 128-148 y 128-150.

Cuadro 3. Diversidad clonal en las especies del complejo *A. cozumela* (G = número de genotipos (combinaciones alélicas), N = número de individuos, R = diversidad clonal)

Especie	Población	G Por población	G Por especie	N Por población	N Por especie	R ($G-1/N-1$) Por población	R ($G-1/N-1$) Por especie
<i>A. cozumela</i>	Cozumel	2	2	13	13	0.0833	0.0833
<i>A. maslini</i>	Puerto Morelos	2	8	10	46	0.1111	0.1556
	Cayo Norte	2		4		0.3333	
	Chetumal	2		4		0.3333	
	Narciso Mendoza	3		4		0.6667	
	Majahual	1		7		0	
	Champotón	1		15		0	
	Isla del Carmen	1		1		-----	
	Escárcega	1		1		-----	
<i>A. rodecki</i>	Isla Contoy	2	2	13	28	0.0833	0.0370
	Puerto Juárez	2		15		0.0714	

DISCUSIÓN

1- Diversidad clonal en el complejo *Aspidoscelis cozumela*.

1.1- *Aspidoscelis maslini*

Los resultados obtenidos mediante el microsatélite *Cva μ 7* GT(n) mostraron que de las especies que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela*, *A. maslini* es la que presenta la diversidad clonal mayor ($D_c = 0.1556$), esto se debe a que es la especie que exhibe la distribución geográfica más amplia del complejo (en México se tienen identificadas al menos diez poblaciones en los estados de Campeche y Quintana Roo) o que quizás tiene un origen más antiguo (Hernández Gallegos *et al.*, 1998). A través de su distribución en la Península de Yucatán se pudieron identificar ocho clones distintos, representados por ocho combinaciones alélicas: 116-138, 116-140, 116-142, 116-146, 118-140, 118-142, 118-144 y 118-146, las cuales surgieron de una combinación ancestral vía mutación, que probablemente fue la combinación 118-140, que es la que se presentó en el mayor número de poblaciones (figura 9). Estos resultados son congruentes con los obtenidos por otros autores, ya que diversos trabajos han mostrado que *A. maslini* exhibe la diversidad clonal más alta. Mediante características de escutelación, Elizalde Rocha (2007) mostró que algunas poblaciones son distintas morfológicamente de otras y mediante secuencias de mtDNA en cinco poblaciones de *A. maslini*, Manríquez Morán (2002) reveló que cada una representa un clon distinto, con el análisis cariológico identificó variaciones cromosómicas en una de las poblaciones analizadas e identificó cinco clones con distintos patrones de coloración.

Aunque anteriormente había sido posible identificar diferencias genéticas entre las poblaciones de *A. maslini* (Manríquez Morán, 2002; Martínez Núñez, 2010), en el presente trabajo además se pudo identificar diversidad a nivel intrapoblacional en cuatro de las ocho

poblaciones analizadas: Narciso Mendoza, Chetumal, Cayo Norte y Puerto Morelos. De estas poblaciones, Narciso Mendoza fue la que presentó la diversidad clonal mayor ($D_c = 0.6667$), seguida por Chetumal y Cayo Norte que presentaron el mismo grado de diversidad ($D_c: 0.3333$) y por último Puerto Morelos que presentó la diversidad menor ($D_c: 0.1111$). En la población de Narciso Mendoza se identificaron tres clones (116-140, 118-140 y 116-138) y dos de ellos fueron compartidos con Chetumal (118-140 y 116-138), además estas dos poblaciones son similares en morfología (Manríquez Morán, 2002), lo cual indica que ambas poblaciones comparten al menos dos clones y uno de ellos (116-138) es exclusivo de las mismas, por lo que es posible distinguir a estas poblaciones del resto y a la vez pueden ser distinguidas entre sí, debido a que la población de Narciso Mendoza presentó una combinación exclusiva (116-140). La población de Puerto Morelos presentó dos combinaciones (116-142 y 118-142), la primera fue exclusiva de la población y la segunda fue compartida con Champotón, sin embargo, existen diferencias morfológicas y en el mtDNA que las separan (Manríquez Morán, 2002; Elizalde Rocha, 2007; Martínez Núñez, 2010), por lo que se puede asumir que representan clones diferentes. La población de Cayo Norte fue particularmente especial ya que en ella se presentaron dos clones (116-146 y 118-146) exclusivos de la misma y es importante mencionar que el alelo materno (146) no se identificó en ninguna otra población, lo cual indica que esta población es la que más se ha diferenciado dentro de *A. maslini*, esta idea es reforzada por los resultados obtenidos por otros autores; como Elizalde Rocha (2007) que registró que es una población distinta en escutelación al resto de las poblaciones de *A. maslini* y Manríquez Morán (2002) que mostró que esta población presenta un haplotipo exclusivo, es distinguible de las demás en patrones de coloración e identificó la única variación cromosómica de la especie, ya que su cariotipo presenta dos

cromosomas acrocéntricos extremadamente grandes (en comparación con el resto de las poblaciones).

En las poblaciones de Champotón y Majahual, la diversidad clonal fue nula ($D_c = 0$), ya que todos sus individuos presentaron la misma combinación alélica: 118-142 para Champotón y 118-140 para Majahual. Estos resultados en conjunto con los obtenidos por Hernández Gallegos *et al.* (1998), que mostró la existencia de homogeneidad genética entre sus individuos y los de Manríquez Morán (2002) y Martínez Núñez (2010), que no encontraron diferencias en secuencias del mtDNA a nivel intrapoblacional, indican que cada población está conformada por un clon único y aunque el microsatélite *Cvan μ 7* GT(n) no permite distinguir a estas poblaciones del resto, debido a que la combinación encontrada en Champotón (118-142) se presentó también en Puerto Morelos y la identificada en Majahual (118-140) se presenta en Narciso Mendoza, Chetumal e Isla del Carmen, sí es posible distinguirlas en cuanto a patrones de coloración, escutelación y mtDNA (Manríquez Morán, 2002; Elizalde Rocha, 2007).

En Escárcega e Isla del Carmen no se pudo hacer una estimación del grado de diversidad clonal ya que sólo se contó con un individuo de cada población, por lo que fueron tomadas en cuenta únicamente al evaluar la diversidad clonal total de la especie. El individuo de Isla del Carmen presentó una combinación que también se identificó en otras tres poblaciones: Narciso Mendoza, Chetumal y Majahual y debido a que no hay trabajos suficientes en los que se utilicen ejemplares de esta población, no se puede argumentar que sea el mismo clon identificado en las otras poblaciones. Por otra parte el individuo recolectado en Escárcega presentó una combinación (118-144) identificada únicamente en esa población, por lo que se sugiere que puede ser genéticamente diferente al resto de las poblaciones, aunque no

se puede ser concluyente al respecto, pues éste es el primer individuo de *A. maslini* registrado en la región y por ello la localidad no ha sido considerada en otros estudios.

1.2- *Aspidoscelis cozumela*

Esta especie presenta diversidad clonal baja (0.0833), debido a que su distribución está restringida a Isla Cozumel (Taylor y Cooley, 1995; Lee, 2000). Mediante estudios de histocompatibilidad, mtDNA y cariotipos se ha mostrado homogeneidad genética entre sus individuos y poblaciones, por lo que se había podido identificar un clon genético único en la especie (Hernández Gallegos *et al.*, 1998; Manríquez Morán *et al.*, 2000; Manríquez Morán, 2002; Manríquez Morán y Méndez de la Cruz, 2008; Martínez Núñez, 2010). Sin embargo, mediante el microsatélite *Cvan μ 7* GT(n) se logró identificar diversidad entre algunos de sus individuos y se pudieron identificar dos clones presentes en la Isla: 116-142 y 118-142. En cuanto a morfología se habían registrado ligeras variaciones entre sus individuos y debido a que la diversidad genética en esta especie es mínima se puede sugerir que la variación morfológica es debida a factores ambientales (Taylor y Cooley, 1995; Manríquez Morán y Méndez de la Cruz, 2008).

1.3- *Aspidoscelis rodecki*

La diversidad clonal encontrada en esta especie fue baja (0.0370) ya que sólo se lograron identificar dos clones (128-148 y 128-150), ambos presentes en las dos poblaciones analizadas (Puerto Juárez e Isla Contoy). Esto es relevante ya que al igual que en las otras especies que integran al complejo *A. cozumela* se logró identificar por primera vez diversidad

genética intrapoblacional y aunque con los resultados del presente trabajo no se pudieron identificar diferencias que separen a estas poblaciones, trabajos previos han mostrado que la diversidad clonal en la especie es alta y que sus poblaciones pueden ser distinguibles a varios niveles. Hernández Gallegos *et al.* (2003) registraron un porcentaje de rechazo (2.1%) en transplantes de piel entre individuos de ambas poblaciones, el cual puede ser atribuido a mutaciones posteriores al origen de la especie y mencionan que estas dos poblaciones son distintas en coloración, Manríquez Morán (2002) y Martínez Núñez (2010) mediante estudios de mtDNA identificaron que cada población presenta un haplotipo distinto, Elizalde Rocha (2007) documentó que pueden ser separadas por algunas características de escutelación y Hernández Gallegos (1998) identificó que estas dos poblaciones presentan diferencias inclusive en historias de vida.

La diversidad clonal baja identificada mediante el microsatélite *Cvanu7* GT(n) en *A. rodecki* puede ser atribuida a que la especie presenta una distribución relictual (Hernández Gallegos, 2004) y a que las localidades analizadas presentan densidades poblacionales bajas (los ejemplares analizados de Puerto Juárez fueron colectados por Manríquez Morán en 2002, actualmente la población puede estar extinta) debido al cambio y alteración de las playas donde habitan (Elizalde Rocha *et al.*, 2008). Un ejemplo claro son las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Mujeres, que hace aproximadamente cinco décadas presentaban densidades poblacionales altas (McCoy y Maslin, 1962) y que ahora se encuentran prácticamente extintas o con densidades extremadamente bajas (Hernández Gallegos, 2004; Elizalde Rocha *et al.*, 2008).

2- Diversidad alélica en las especies paternas del complejo *Aspidoscelis cozumela*.

2.1- Aspidoscelis deppii

En esta especie se encontró un número de alelos bajo (cinco en total; figura 11). En la población de Miramar se identificaron cuatro alelos, sin embargo sólo se contaba con cuatro ejemplares de la localidad, pero el caso de Isla del Carmen es preocupante, ya que sólo se pudieron identificar tres alelos en una muestra de diecisiete individuos, lo cual puede considerarse como producto de alta endogamia, ya que a pesar de que la densidad poblacional de la especie había sido reportada como alta (270 individuos por hectárea; Hernández Gallegos, 2004), actualmente su distribución está limitada a pequeños segmentos de playa donde aún existe vegetación, debido a que la mayor parte del hábitat original se ha perdido o ha sido alterado por actividades humanas, tales como cambio de uso de suelo, construcción de caminos, crecimiento demográfico y asentamientos irregulares en dunas costeras y playas (Villalobos Zapata y Mendoza Vega, 2010).

2.2- Aspidoscelis angusticeps

En esta especie se logró documentar un número de alelos alto a través de su distribución (veinte en total; figura 12) y se observó que la mayoría de las poblaciones presentan densidades altas. Inclusive en poblaciones en las que se colectaron pocos individuos se registraron distintos alelos, además la mayoría de los alelos identificados en esta especie fueron compartidos entre varias poblaciones a través de su distribución, estos datos junto con los obtenidos por Manríquez Morán (2002) y Martínez Núñez (2010), que mostraron que la divergencia entre varias poblaciones es baja (en comparación con otras especies que presentan reproducción sexual) y al no existir grandes barreras geográficas en la Península de Yucatán (Lee, 2000), sugieren que puede existir un flujo genético alto entre las poblaciones.

3- Origen del complejo *Aspidoscelis cozumela*.

3.1- *Aspidoscelis maslini*

Los resultados obtenidos mediante el microsatélite *Cvan* μ 7 GT(n) indican que *Aspidoscelis maslini* comparte alelos con las dos poblaciones analizadas de *A. deppii* (figura 13) y con la mayoría de las poblaciones de *A. angusticeps* (figura 14), por lo que se confirman a estas dos especies como sus especies paternas y aunque actualmente no se conoce algún sitio donde se encuentren en simpatría, ambas se distribuyen en la región suroeste de Campeche. *A. deppii* se ha registrado en Isla del Carmen y las localidades más cercanas donde se tiene registro de *A. angusticeps* son Champotón (Fritts, 1969) y Escárcega.

Aunque no se puede puntualizar el origen geográfico de *A. maslini*, se sugiere a la región suroeste de Campeche como el sitio donde pudieron hibridar sus especies paternas, ya sea que *A. deppii* se haya distribuido al interior de Campeche, en la región donde se distribuye actualmente *A. angusticeps* o esta última haya ocupado la zona costera de Campeche hasta el sitio de distribución actual de *A. deppii*. Esta idea se basa en que: I) las poblaciones de sus especies paternas distribuidas en Campeche presentaron los alelos identificados en *A. maslini*, II) En el suroeste de Campeche se encuentra una población donde *A. maslini* pudo haber estado en simpatría con su especie paterna (Isla del Carmen) y otra en la que se encuentra en simpatría con su especie materna (Escárcega) y III) secuencias de dos genes mitocondriales (ND2 y Cytb) mostraron que *A. maslini* está más relacionada con los individuos de *A. angusticeps* presentes en Campeche (Martínez Núñez, 2010).

3.2- *Aspidoscelis cozumela*

A pesar de que esta especie es distinta en morfología y cariología de *A. maslini* (Manríquez Morán, 2002), se sabe que ambas surgieron de una hembra única que resultó de la hibridación entre *A. deppii* y *A. angusticeps* (Moritz, 1992). Los resultados del presente trabajo muestran que las combinaciones alélicas identificadas en *A. cozumela* (figura 8) son las mismas que en la población de Puerto Morelos (*A. maslini*; figura 9). Dado que Manríquez Morán (2002) y Martínez Núñez (2010) mostraron que estas dos poblaciones presentan haplotipos mitocondriales idénticos, se comparte la idea de Manríquez Morán (2002) de que una hembra de esta población dio origen a la población de Isla Cozumel (*A. cozumela*) y ya que los individuos de *A. cozumela* presentan un mismo cariotipo y distinto al que presenta *A. maslini*, se sugiere que una hembra con alguna de las combinaciones alélicas presentes en Puerto Morelos fue la que arribó a Isla Cozumel y la otra combinación alélica pudo surgir independientemente en ambas poblaciones.

3.3- *Aspidoscelis rodecki*

Esta especie, al igual que *A. maslini* surgió por un evento de hibridación entre *A. angusticeps* y *A. deppii* (Moritz, 1992). Los clones identificados mediante el microsatélite *Cvanμ7* GT(n) en *A. rodecki* fueron el clon 128-148 y el 128-150, ambos presentes en las dos poblaciones analizadas (Puerto Juárez e Isla Contoy; figura 10), el alelo 128 fue heredado por la especie paterna, sin embargo este alelo no pudo identificarse en las localidades analizadas de *A. deppii*, por lo que la población que pudo haber presentado este alelo puede estar extinta o no ha sido identificada. El alelo 150 que proviene de *A. angusticeps* pudo identificarse en las localidades de Celestún, Umán y Dzitnup (figura 14) y el alelo 148 no se identificó en ninguna

población, por lo que se sugiere que la hembra que resultó de la hibridación que dio origen a *A. rodecki* presentó una combinación alélica 128-150 y ya que existen diferencias en coloración, escutelación y haplotipo (Hernández Gallegos, O. 1998; Manríquez Morán, 2002; Elizalde Rocha, 2007) que separan a las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Contoy es probable que la combinación 128-148 se originara independientemente en los dos sitios.

Manríquez Morán (2002) y Martínez Núñez (2010) realizaron estudios mediante secuencias de tres genes mitocondriales (ND2, ND4 y Cytb) y mostraron que *A. rodecki* está más relacionada con los individuos de *A. angusticeps* presentes en la población de Celestún y dado que los resultados del presente trabajo mostraron que *A. rodecki* comparte alelos con tres poblaciones que se localizan en Yucatán, incluida la localidad de Celestún, se propone que *A. deppii* pudo estar presente en toda la costa de Campeche y parte de la costa oeste de Yucatán y que en la región noroeste de la Península de Yucatán pudo haber ocurrido la hibridación entre *A. angusticeps* y *A. deppii* que dio origen a *A. rodecki* y que su distribución actual es relictual.

CONCLUSIONES

- Probablemente una hembra de *Aspidoscelis angusticeps* que presentaba el alelo 140 y un macho de *A. deppii* que presentaba el alelo 118 dieron origen a *A. maslini* y una hembra de *A. angusticeps* que presentaba el alelo 150 y un macho de *A. deppii* que presentaba el alelo 128 dieron origen a *A. rodecki*.
- Se confirma a *A. deppii* como la especie paterna del complejo *A. cozumela*.
- *Aspidoscelis maslini* y *Aspidoscelis rodecki* surgieron a partir de dos eventos de hibridación que ocurrieron en la región oeste de la Península de Yucatán y se refuerza la propuesta de que una hembra de la población de Puerto Morelos dio origen a *A. cozumela*.
- *A. maslini* fue la especie unisexual que presentó mayor grado de diversidad clonal ($D_c = 0.1556$), seguida de *A. cozumela* ($D_c = 0.0833$) y por último *A. rodecki* que presentó el menor grado de diversidad ($D_c = 0.0370$).

LITERATURA CITADA

- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. Histocompatibility between clonal complexes A and B of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis*: evidence of separate hybrid origins. *Copeia* 1:262-266.
- Applied Biosystems. 2006. Reference guide. Peak Scanner™ Software. Version 1.0. Pp. 86.
- Applied Biosystems. 2009. DNA Sequencing by Capillary Electrophoresis. Guia Química, Segunda edición. Pp. 296.
- Avise, J. C. 2008. Clonality: The genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals. Oxford University Press. 237 pp.
- Avise, J. C., J. M. Quattro 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.
- Burt, C. 1931. A study of the teiid lizards of the genus *Cnemidophorus* with special reference to their phylogenetic relationships. United States National Museum Bulletin 154:1-286.
- Casas Andreu, G., G. Valenzuela López y A. Ramírez Bautista. 1991. Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles. Cuadernos 10. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Cuellar, O. 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: The cytogenetic factors. *The American Naturalist* 108:625-648.
- Cuellar, 1984. Histocompatibility in Hawaiian and Polynesian populations of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris*. *Evolution* 38:176-185.
- Cuellar, O. y C. Smart. 1977. Analysis of histocompatibility in a natural population of the bisexual whiptail lizard *Cnemidophorus tigris*. *Transplantation* 24:127-133.
- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzell. 1985. Parthenogenesis in reptiles. En: *Biology of the Reptilia*. Gans C. y F. Billet (eds). Pp. 412-526. Wiley interscience, New York.
- Dawley, R. M. 1989. An introduction to unisexual vertebrates. En: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Dawley R. M. y J. P. Bogart (eds). Pp. 1-18. New York State Museum Bulletin 466, New York.

- Dessauer, H. C. y C. J. Cole. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Dawley R. M. y J. P. Bogart (eds). Pp. 49-71. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Dorken, M. E. y C. G. Eckert. 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology* 89:339–350.
- Duellman, W. E. y J. Wellman. 1960. A systematic study of the lizards of the *deppei* group (Genus *Cnemidophorus*) in Mexico and Guatemala. Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan.
- Duellman, W. E. y R. Zweifel. 1962. A synopsis of the lizards of the *sexlineatus* group (genus *Cnemidophorus*). *Bulletin of the American museum of natural history* 123:157-210.
- Ellstrand, N.C. y K. L. Roose, K.L. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74:123–131.
- Elizalde Rocha, S. P. 2007. Evolución y sistemática de las lagartijas partenogénicas del género *Aspidoscelis* (Squamata: Teiidae) de la Península de Yucatán. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México. 46 pp.
- Elizalde Rocha, S. P., F. R. Méndez de la Cruz, J. F. Méndez Sánchez, G. Granados Gonzáles y O. Hernández Gallegos. 2008. Variación morfológica de la lagartija partenogénica *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): Implicaciones evolutivas y de conservación. *Revista de Biología Tropical* 56:1871-1881.
- Espinosa Asuar, L. 2007. Guía práctica sobre la técnica de PCR. En: *Ecología Molecular*. Eguiarte, L. E., V. Souza y X. Aguirre (comps). Pp. 517-540.
- Fetzner, J. W. 1999. Extracting high quality DNA from shed reptile skins: A simplified method. *Biotechniques* 26:1052-1054.
- Fritts, T. H. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia* 1969:519-535.
- Frost, D. R. y J. W. Wright. 1988. The taxonomy of uniparental species, with special reference to parthenogenetic *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae). *Systematic zoology* 37:200-209.
- Hancock, J. 1999. Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. En: *Microsatellites: Evolution and applications*. Goldstein, D. y C. Schlotterer (eds). Pp. 1-9. Oxford University Press.

- 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. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 75 pp.
- Hernández Gallegos, O. 2004. Demografía de los lacertilios del complejo *Aspidoscelis (Cnemidophorus) cozumela* y sus especies parentales, en la Península de Yucatán. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. 133 pp.
- 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.
- Hernández Gallegos, O., F. R. Méndez de la Cruz, M. Villagrán Santa Cruz y O. Cuellar. 2003. Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from the Yucatan Peninsula. *Journal of Herpetology* 37:527-532.
- Klug, W. y M. Cummings. 1999. *Conceptos de Genética*. 814 pp.
- Lee, J. C. 2000. A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world, the lowlands of Mexico, Northern Guatemala, and Belize. Cornell University Press, Ithaca, New York. 402 pp.
- Lee, J. y R. Calderón Mandujano. 2007a. *Aspidoscelis cozumela*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org
- Lee, J. y R. Calderón Mandujano. 2007b. *Aspidoscelis angusticeps*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>
- 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 Herpetologica Mexicana* 15:1-12.

- Manríquez Morán, N. L. y F. R. Méndez de la Cruz. 2008. Genetic homogeneity between two populations of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis cozumela*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:421-426.
- Manríquez Morán, N. L. y F. R. Méndez de la Cruz. Reproducción clonal. En: Zuñiga Vega, J. y F. R. Méndez de la Cruz (Editores). En revisión.
- Manríquez Morán, N. y Salgado Hernández, E. 2008. Obtención de secuencias de DNA: Manual de prácticas para la asignatura de Sistemática Molecular. Licenciatura en Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 19 pp.
- Manríquez Morán, N. L., M. Villagrán Santa-Cruz, y F. R. Méndez de la Cruz. 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology* 34:634-637.
- Martínez Núñez, M. 2010. Origen y Evolución de la partenogénesis en el complejo *Aspidoscelis cozumela* (Squamata: Teiidae). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 65 pp.
- Mayer, G. C. 2009. *Aspidoscelis deppei*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>.
- McCoy, C. J. y T. P. Maslin. 1962. A review of the teiid lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. *Copeia* 1962:620-627.
- Moritz, C., W. M. Brown, L. D. Densmore, J. W. Wright, D. Vyas, S. Donnellas, M. Adams y P. Baverstock. 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Dawley R. M. y J. P. Bogart (eds). Pp. 87-112. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *Cozumela* species group. *Herpetologica* 48:417-424.
- Parker, E. D. Jr. y R. K. Selander. 1975. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tessellatus*. *Genetics* 84:791-805.
- Parker, E. D., Jr., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. En: Evolution and ecology of unisexual

- vertebrates. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds). Pp. 72-86. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- 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.
- Rowe, G., H. C. Dickinson, R. Gibson, S. M. Funk y J. E. Fa. 2002. St Lucia whiptail lizard *Cnemidophorus vanzoi* (Sauria: Teiidae) microsatellite primers. Molecular Ecology Notes 2:124-126.
- Sinclair, E. A., J. B. Pramuk, R. L. Bezy, K. A. Crandall y J. W. Sites Jr. 2009. DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates. Evolution 12 pp.
- Sinclair, E. A., R. Sholl, R. L. Bezy, K. A. Crandall y J. W. Sites Jr. 2006. Isolation and characterization of di-and tetranucleotide microsatellite loci in the yellow-spotted night lizard *Lepidophyma flavimaculatum* (Squamata: Xantusiidae). Molecular Ecology Notes 6:233-236.
- Simon, J. C., F. Delmotte, C. Rispe y T. Crease. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. Biological Journal of the Linnean Society 79:151-163.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. Herpetologica 51:67-76.
- Villalobos Zapata, G. J. y J. Mendoza Vega. 2010. La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 pp.
- Vrijenhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. A list of know unisexual vertebrates. En: Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Dawley R. M. y J. P. Bogart (eds). Pp. 19-23. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Zug, G. R., L. J. Vitt y J. P. Caldwell. 2001. Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. San Diego California U.S.A. Academic Press. 63 pp.

ANEXO 1

1- Descripción de las especies que integran al complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies paternas.

Aspidoscelis cozumela (Gadow, 1906).



Foto: Fausto R. Méndez de la Cruz

Figura 15. *Aspidoscelis cozumela* (Cozumel, Quintana Roo)

Descripción

Los individuos adultos (figura 15) llegan a medir hasta 79 mm de longitud hocico-cloaca (LHC), generalmente presentan de dos a cuatro escamas frontoparietales, aunque pueden presentar hasta seis o ninguna, presentan de 100 a 119 escamas en la región media del cuerpo, de 31 a 38 poros femorales y de tres a cuatro escamas supraoculares (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Taylor y Cooley, 1995). La coloración en la región ventral va de una tonalidad crema a ligeramente gris, la región dorsal va de color olivo a parda, con ocho líneas color crema o amarillo (cuatro en cada sitio dorsolateral) a menudo interrumpidas o conectadas por barras transversas, las áreas entre las líneas son color olivo pardusco y las regiones laterales son color pardo en jóvenes y adultos (nunca negro; McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Lee, 2000).

Aspidoscelis maslini (Fritts, 1969).



Figura 16. *Aspidoscelis maslini* (Puerto Morelos, Quintana Roo)

Descripción

Los individuos adultos (figura 16) llegan a medir hasta 78 mm (LHC), presentan de tres a nueve escamas frontoparietales, de 89 a 107 escamas en la región media del cuerpo, de 30 a 39 poros femorales y usualmente tres escamas supraoculares, aunque pueden presentar cuatro (Fritts, 1969; Taylor y Cooley, 1995). La coloración en la región dorsal es generalmente parda con algunas zonas en verde olivo, presentan ocho líneas longitudinales derechas y no interrumpidas (excepto en la población de Puerto Morelos, donde las líneas se presentan interrumpidas) en color blanco, crema o en varias tonalidades de amarillo, la región ventral es color crema o azul en algunas ocasiones y las regiones laterales son color negro en jóvenes, pero pardas en adultos (Fritts, 1969; Manríquez Morán, 2002).

Aspidoscelis rodecki (McCoy y Maslin, 1962).



Foto: Fausto R. Méndez de la Cruz

Figura 17. *Aspidoscelis rodecki* (Isla Contoy, Quintana Roo)

Descripción

Los individuos adultos (figura 17) llegan a medir hasta 75 mm (LHC), presentan de uno a tres escamas frontoparietales, de 100 a 130 escamas en la región media del cuerpo, de 31 a 37 poros femorales y de tres a cuatro escamas supraoculares (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Taylor y Cooley, 1995). La coloración en la región dorsal va de diferentes tonalidades de verde olivo al gris, pueden presentar ocho líneas dorsolaterales que suelen ser visibles en crías y jóvenes y ausentes en adultos, la coloración ventral suele ser blanca o crema en jóvenes y azul en adultos (McCoy y Maslin, 1962; Fritts, 1969; Lee, 2000).

Aspidoscelis deppii (Wiegmann, 1834)



Foto: Saúl F. Domínguez Guerrero

Figura 18. *Aspidoscelis deppii* (Isla del Carmen, Campeche)

Descripción

Este lacertilio mide hasta 80mm (LHC), presenta tres escamas supraoculares, 91 a 110 escamas en la región media del cuerpo, 12 a 23 poros femorales y dos escamas frontoparietales (Burt, 1931; Lee, 2000; Manríquez Morán, 2002). La coloración de la región ventral es blanca o ligeramente gris en hembras y en crías y negra con regiones azules en machos jóvenes y adultos (figura 18), la región dorsal es parda o verde olivo con ocho líneas dorsolaterales color crema o amarillo, que se extienden desde la cabeza hasta la base de la cola (Burt, 1931; Lee, 2000).

Aspidoscelis angusticeps (Cope, 1878)



Figura 19. *Aspidoscelis angusticeps* (Umán, Yucatán)

Descripción

Los individuos adultos miden hasta 115 mm (LHC), presentan de 91 a 132 escamas en la región media del cuerpo, 31 a 47 poros femorales y cuatro escamas supraoculares (Duellman y Zweifel, 1962; Lee, 2000). La coloración dorsal en crías y hembras es rojiza, con seis líneas color crema o amarillo en la región dorsolateral, la región ventral es blanca, gris tenue o salmón tenue. En machos adultos (figura 19) la coloración es rojiza, parda o verde olivo, con seis líneas dorsolaterales color crema, amarillo o verde olivo, algunas veces estas líneas pueden estar sustituidas por puntos o manchas, las patas traseras y cola pueden presentar un color rojizo o azul de acuerdo con la población, la región gular es salmón tenue o púrpura tenue y el pecho y abdomen es negro con algunas regiones azules.

Anexo 2

Extracción de DNA mediante la técnica de acetato de amonio (Fetzner, 1999).

1.- Cortar la porción de tejido hepático o muscular en pequeños fragmentos y colocar en un tubo de 1 ml que contenga 900µl de buffer de lisis y 20µl de proteinasa K (20 mg/ml). Mezclar con vortex durante diez segundos y colocar a 55 °C durante toda la noche.

2.- Sacar la muestra y dejar enfriar a temperatura ambiente, agregar 4µl de RNasa (10mg/ml), agitar con vortex durante diez segundos y poner a baño María (37°C) durante una hora.

3.- Sacar la muestra y dejar enfriar a temperatura ambiente, agregar 300µl de acetato de amonio (7.5 M.), agitar con vortex durante diez segundos y colocar en hielo durante 15 minutos.

4.- Sacar la muestra del hielo y centrifugar a velocidad máxima (14000 rpm) durante tres minutos.

5.- Transferir el sobrenadante a un tubo nuevo de 1.5 ml y centrifugar nuevamente a velocidad máximas durante 3 minutos.

6.- Transferir el sobrenadante de esta segunda centrifugación a otro tubo de 2ml que contenga 900µl de isopropanol.

7.- Agitar el tubo varias veces para observar el DNA, si no se observa, colocar a -20 °C durante toda la noche. Si se observa, centrifugar inmediatamente a velocidad máxima durante 15 minutos.

8.- Eliminar completamente el isopropanol, lavar el botón con 500µl de etanol (70 %) y centrifugar una vez más a velocidad máxima durante tres minutos.

9.- Eliminar completamente el etanol y colocar el tubo en un concentrador de DNA a una temperatura media de 50-60°C hasta que el etanol se evapore completamente.

10.- Ya seco el botón de DNA, resuspender en 100-250 ml de agua destilada (dependiendo el tamaño del botón).