

**COMPARACION ALTITUDINAL MORFOLOGICA
ENTRE POBLACIONES DE DOS CITOTIPOS
CROMOSOMICOS DEL COMPLEJO *SCELOPORUS
GRAMMICUS* (SAURIA, IGUANIDAE) EN LA SIERRA
DE TEPOZTLAN, MORELOS, MEXICO**

Héctor Gadsden E.

Instituto de Ecología, Apartado Postal 18-845, 11800 México, D. F.

Gustavo Casas-Andreu

Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM, Apartado Postal 70-153, 04510, México, D. F., México.

Jack W. Sites, Jr.

Department of Zoology, Brigham Young University Provo, Utah, 84602, USA.

RESUMEN

La presente investigación se realizó con muestras de tres poblaciones diferentes del complejo *Sceloporus grammicus* a tres distintas altitudes de la Sierra de Tepoztlán, Morelos. Comparaciones de variación morfológica (ANOVA y MANOVA) entre esas poblaciones pertenecientes a dos citotipos cromosómicos del complejo mencionado sugieren que dos poblaciones localizadas a menor altura (1,950 y 2,400 m respectivamente) pertenecen al taxón *S. grammicus* con citotipo S ($2n=31 \delta^{\uparrow}, 32 \phi$), mientras que la población de mayor altitud (3,050 m), presenta una diferenciación abrupta y no clinal en las siguientes características de $\delta^{\uparrow}\delta^{\uparrow}$: longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cabeza (LC), longitud tibial (LT), número de escamas dorsales (DOR) y número de poros femorales (PF). Es muy probable que esta última población con citotipo F6 ($2n=33 \delta^{\uparrow}, 34 \phi$) pertenezca a la especie *S. palaciosi*.

Dada la cercanía entre las poblaciones de lagartijas estudiadas, la diferenciación morfológica brusca que se observa en una de ellas, y la mayoría de las estimaciones tanto de variabilidad genética como de estructura poblacional de esas mismas poblaciones, hacen sospechar inicialmente en la posibilidad de que al menos en esta área, algún mecanismo de especiación cromosómica sea el causante de la divergencia manifiesta de *S. grammicus*. Sin embargo, el valor promedio de F_{IS} (coeficiente promedio de endogamia individual) refleja una estructura lo suficientemente panmictica que retardaría la fijación de variantes electromórficas.

De igual manera, la deficiencia neta de heterocigotos obtenida no es necesariamente un producto endogámico, ya que podría deberse a un efecto de Wahlund, o a un error de muestreo.

Asimismo, aún no existe un respaldo empírico sólido para los fundamentos en los cuales se apoyan las predicciones de distintos parámetros genéticos en los modelos de especiación cromosómica que se han propuesto. En suma, hasta el momento no se tienen las evidencias suficientes para inferir con mayor precisión la acción de algún mecanismo de especiación cromosómica en este grupo de reptiles. También se discute la relación entre las especies de ectoparásitos encontradas sobre estas muestras de iguánidos, y los posibles mecanismos de especiación de estos reptiles.

ABSTRACT

Morphological variability was assessed (ANOVA and MANOVA) among three population samples of the *Sceloporus grammicus* complex from the Tepoztlan Sierra, Morelos, and located at different altitudes. The results suggest that two populations studied include two samples determined as

S. grammicus microlepidotus (1,950 and 2,400 m respectively) with "standard" cytotype S ($2n = 32$), while the other population sample (3,050 m) presents non-clinal differentiation belonging to *S. palaciosi* with F6 cytotype ($2n = 34$). In view of the proximity among these populations (parapatrics), the abrupt morphological and genetic differentiation of one of these at first suggest that one chromosomal speciation mode is suspected to be the cause of *S. palaciosi* origin from *S. grammicus* in this localities. However, the basis of expected genetic correlates of chromosomal speciation modes has been recently criticized. We conclude that more empirical documentation is lacking in order to infer any stochastic speciation mode with more certitude in the *S. grammicus* complex.

INTRODUCCION

Una variación cromosómica extensa ha sido observada en el complejo *Sceloporus grammicus*, Hall (1973, 1980, 1983) describió siete razas cromosómicas diferentes distribuidas parapátricamente a lo largo del área de distribución de esta especie. Hall y Selander (1973) y Sites (1983) observaron que el número cromosómico varía mucho dentro de este complejo presentando desde $2n = 31 \sigma, 32 \text{♀}$ (citotipo ancestral) hasta $2n = 45 \sigma, 46 \text{♀}$. El mecanismo que propone Hall (1973) para explicar este amplio margen de variación, es el de especiación cromosómica en "cascada", que se da por una serie de fisiones en los macrocromosomas de citotipo ancestral para derivar en poblaciones de un alto número diploide.

Según Hall y Selander (1973), la disponibilidad de datos sobre variación cromosómica, distribución geográfica y ecológica de las diversas poblaciones de *S. grammicus*, sugiere que éste taxón definido morfológicamente por Smith (1939) y Smith y Laufe (1945), actualmente representa varias semiespecies o especies crípticas en estados tempranos de diferenciación. Hall y Selander (1973) mencionan que a pesar de no haber barreras ecológicas o geográficas entre muchas de las poblaciones diferentes cariotípicamente de complejo *S. grammicus* se observa que no hay evidencia de simpatria o de intergradación a través de cambios clinales dentro de las frecuencias de tipos cromosómicos, pero de cualquier manera hay varios contactos parapátricos, todos en zonas muy estrechas de hibridación que sugiere inferioridad adaptativa de los híbridos y la posibilidad de que algunas poblaciones de *S. grammicus* en realidad sean especies biológicas con ausencia de mecanismos de aislamiento precopulatorio. El mecanismo en el que se fundamentan estos últimos autores para sustentar su

hipótesis es el de especiación estasisipátrica de White (1968), en el cual las fisiones y fusiones cromosómicas fijadas que distinguen los diferentes citotipos, presumiblemente disminuyen la fecundidad o viabilidad de los cromosomas heterocigotos dentro de zonas estrechas de hibridación parapátrica. Es así como Lara-Gongora (1983), fundamentándose en el estudio de Hall y Selander (1973) y aunado a un análisis morfológico de diversas poblaciones del complejo *S. grammicus* propone dos nuevas especies, una denominada *S. anahuacus* y la otra *S. palaciosi* correspondiendo ésta última al citotipo designado por Hall (1973) como F6, el cual está fijado por una fisión del par sexto de macromosomas y tiene un citotipo de $2n = 33 \sigma, 34 \phi$ (Sites et al. 1987). Diversos estudios actuales como los de Sites et al. (1988b), parecen corroborar que *S. palaciosi* es realmente una especie y es muy probable que ésta haya derivado de una raza cromosómica con citotipo ancestral.

En contraposición al modelo de especiación estasisipátrica sostenido por Hall y Selander (1973), Sites y Dixon (1981) concluyen que debido a una mayor "área de intergradación" y a la marcada variación clinal de caracteres merísticos y morfométricos, *S. g. disparilis* no puede ser distinguido morfológicamente de *S. g. microlepidotus* y se toma como sinónimo. Asimismo, Sites y Dixon (1981) proponen una nueva subespecie denominada *S. g. tamaulipensis* que presenta diferencias significativas tanto merísticas como aloenzimáticas. De ésta manera, Sites (1982) sugiere que el aislamiento geográfico, más que barreras cromosómicas al flujo genético, es la causa primaria de diversificación morfológica en *S. grammicus*. Los patrones de variación de las aloenzimas son consistentes con esta interpretación, y ambas evidencias en conjunto sugieren que la evolución cromosómica puede estar ocurriendo determinísticamente más que al azar en estos organismos.

El mismo Sites (1983) y Porter y Sites (1985) mencionan que la distribución y frecuencia de los polimorfismos cromosómicos dentro de las poblaciones, sugieren que los individuos heterocigotos probablemente no son menos viables o menos aptos que los homocigotos y que probablemente esos polimorfismos no promueven divergencia genética y especiación en esta clase de organismos. También es plausible que algunos rearrreglos cromosómicos puedan haberse establecido a través de una serie de eventos ortoselectivos, en respuesta adaptativa al haber sido invadidos hábitats más recientes. Esto último podría sustentarse en el hecho de que los factores medioambientales tienen influencia en gran parte de las estrategias adaptativas de los reptiles, como se ha podido constatar en los aspectos reproductivos (Licht 1967, 1971, 1972, 1973). Lo anterior ha

influido particularmente en que los diversos elementos medioambientales tengan influencia en el modo reproductivo de *Sceloporus*, que ha llegado selectivamente a adoptar la viviparidad para poder habitar en las regiones templadas (Guillette y Casas-Andreu 1980).

Un estudio de Porter y Sites (1986) de numerosas muestras que incluyeron un análisis estadístico de 14 poblaciones cromosómicamente polimórficas, indica que en todas las muestras la frecuencia de los polimorfismos está conformada bajo las expectativas de Hardy-Weinberg. Esto último sugiere que los cromosomas heterocigotos son aproximadamente neutrales en sus efectos de adecuación.

En suma, de todo lo mencionado anteriormente se puede deducir que en la actualidad existen dos alternativas globales que tratan de dar una explicación a la divergencia cromosómica manifiesta dentro del complejo *S. grammicus*. La primera sostiene que la especiación estasisipátrica es la forma más adecuada para explicarnos tal divergencia (Hall y Selander 1973). La segunda se fundamenta en el aislamiento geográfico como productor de la divergencia en tal grupo de organismos (Sites 1982, 1983). Esta segunda alternativa esta aunada al papel neutral que parecen desempeñar la mayoría de los rearrreglos cromosómicos Robertsonianos, en el plano de la adecuación de los individuos que conforman las distintas poblaciones de este grupo de lagartijas (Sites y Dixon 1981, Sites y Greenbaum 1983, Sites et al. 1987). La anterior confrontación demanda estudios a distintos niveles y desde diversos ángulos en estos organismos.

En un muestreo prospectivo de 15 poblaciones de *S. grammicus* en el Eje Volcánico Transmexicano, se observó; que algunas poblaciones mostraban variaciones en el tamaño del cuerpo, coloración y escutelación, entre otras las existentes a diferentes altitudes, al norte del Estado de Morelos. Lo anterior llevó a tratar de dar solución a tres cuestiones fundamentales relacionadas con este trabajo; que a continuación se expresan.

- a) ¿Existe variación clinal en los caracteres morfológicos con respecto a la altitud?
- b) ¿Existe relación entre la variación clinal y diferentes citotipos?
- c) ¿Son mecanismos evolutivos estocásticos o determinísticos los que han promovido la posible divergencia morfológica y cromosómica inter-poblacional en estas lagartijas?

MATERIALES Y METODOS

Tres poblaciones pertenecientes al complejo *S. grammicus* fueron muestreadas durante los meses de enero - septiembre de 1985, dos en la región central al norte del estado de Morelos con citotipo $2n = 31$ o, 32 o (S), y otra en el sureste del Distrito Federal con citotipo $2n = 33$ o, 34 o (F6) (Fig. 1). Cada localidad fue representada por muestras de 52, 52 y 49 ejemplares (localidades 1, 2 y 3 respectivamente). Los especímenes recolectados se depositaron en la colección Herpetológica del Instituto de Biología (IBH) de la Universidad Nacional Autónoma de México (Cuadro 1). Para incrementar el tamaño de las muestras de la localidad 1, se revisaron algunos ejemplares de la colección mencionada.

La recolección de los iguánidos se llevó a cabo mediante ligas, pinzas o manualmente, a cada uno de los ejemplares se le midió la longitud hocico-cloaca (LHC) y el peso total, para posteriormente matarlos colocándolos en un ambiente saturado de cloroformo, seguidamente se fijaron en formol al 10%, preservándose finalmente en alcohol al 70%. Las medidas se consignan en mm y el peso en gr.

Cada individuo fue sexado y la edad se estableció con base en la longitud LHC, tomándose en consideración el intervalo de Sites (1982)

Los límites de edad definidos de esta manera, permiten el conocimiento de la variación geográfica en el tamaño del cuerpo y juzgar la madurez sexual en esta especie (Davis y Smith 1953, Guillette y Casas-Andreu 1980).

Para corroborar la determinación de los ejemplares utilizados de la población 3, se compararon con el holotipo y los paratipos de *Sceloporus palaciosi*.

Las características morfométricas y merísticas utilizadas en este trabajo, representan dos aspectos del fenotipo cualitativamente distintos: escutelación, y forma del cuerpo. Además, esos caracteres muestran alta repetibilidad (bajo error de muestreo) y son homólogos entre todas las poblaciones (Sites 1982).

Se midieron cinco variables morfométricas: longitud hocico-cloaca (LHC), desde la punta del hocico al margen anterior de la cloaca; longitud de la cabeza (LC), desde la punta del hocico al margen posterior de la interparietal; anchura

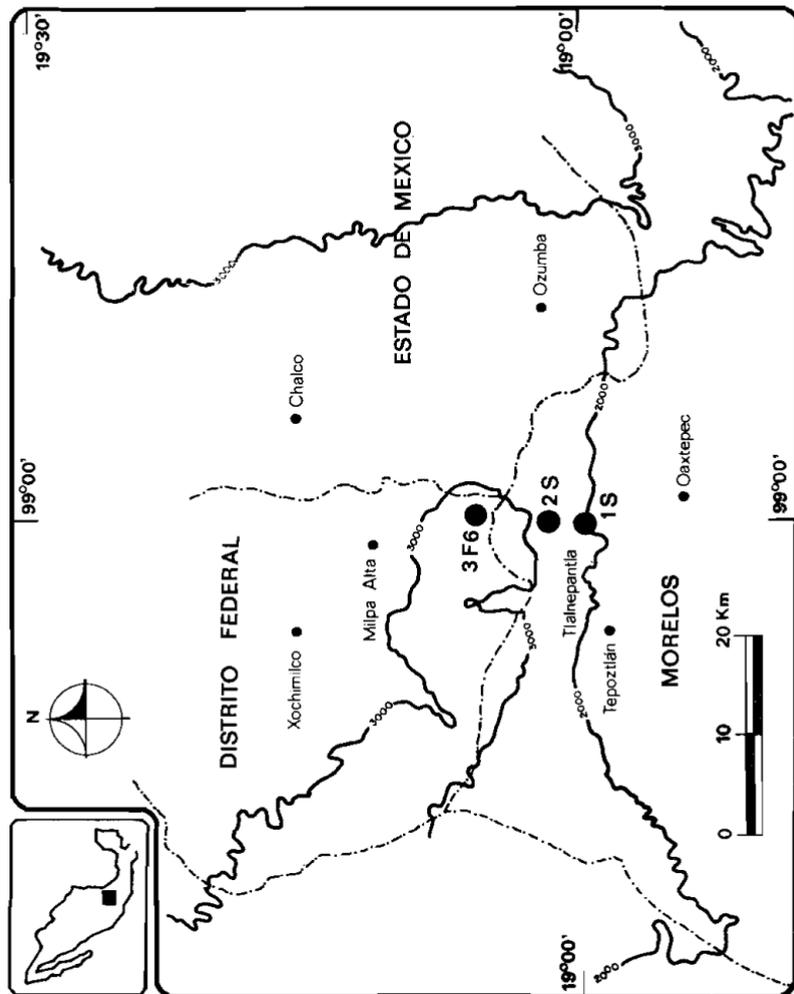


Figura 1

Mapa de la región central de México que muestra las tres localidades de recolección para el complejo *Sceloporus grammicus*. La localidad 1 a 1,950 m, la 2 a 2,400 m, y la 3 a 3,050 m. Las localidades son dadas en la Tabla 1. Los citotipos S ($2n = 31 \text{ ♂}, 32 \text{ ♀}$) o F6 ($2n = 33 \text{ ♂}, 34 \text{ ♀}$), están indicados adelante para cada localidad.

Cuadro 1. Localidades, número de catálogo, citotipos, y tamaños de muestras utilizadas en este estudio del complejo *Sceloporus grammicus*. El número de la población corresponde a ese de la Fig. 1.

Población	Tamaño de muestra	Citotipo	Localidad y número de catálogo
1	52	32	Morelos: Municipio de Tlalnepantla, 1 km N Tlalnepantla, 1,950 m (HGE-009-015, IBH-01946, HGE-057-098)
2	52	32	Morelos: Municipio de Tlalnepantla, San Felipe Neri, km. 47 Ca. Xochimilco-Oaxtepec, 2,400 m. (HGE-039-056, 100-106, 124-150).
3	49	24	SE Distrito Federal: brecha 8 km SW de Ca. Xochimilco-Oaxtepec km 31 3,050 m, CICYTEC (HGE-023-038, 107-123, 151-163, 504-506).

de la cabeza (AC), a nivel del margen anterior del oído; longitud femoral (LF), de la ingle a la rodilla y longitud tibial (LT), base de la rodilla al talón.

Se registraron doce variables merísticas: número de escamas dorsales (DOR), del margen posterior de la interparietal a la base de la cola, que se marca por la inserción de las patas; escamas medias del cuerpo (EMC), exactamente el punto medio entre las patas anteriores y posteriores; escamas supraoculares mediales (SPM), las que se encuentran en contacto con las escamas de los semicírculos supraorbitales; escamas supralabiales (SPL), número de escamas en el borde labial superior; escamas infralabiales (IFL), número de escamas en el borde labial inferior; escamas sublabiales (SBL), las escamas comprendidas como labiomediales; escamas mentonales (EM), que se encuentran entre el tercer par de sublabiales; número de poros femorales (PF), se tomaron en consideración las dos extremidades posteriores; escamas que rodean la interparietal (ERIP), todas las que se encuentran alrededor; escamas entre la rostral y frontonasal media (ERF), pares de escamas entre la rostral y frontonasal media; escamas postmentonales (EP), número total de escamas postmentonales; escamas frontal y frontonasal media en contacto o separadas (F/FN), en contacto 1 y separadas 2.

Análisis estadístico. - Después de obtener los datos pertinentes con las variables propuestas anteriormente, se capturaron exclusivamente los datos de los adultos en una de las terminales de la computadora Bourroghs 7800 del Centro Universitario de Cómputo (CUC) en la Unidad de Procesamiento de Datos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. A continuación, se procedió a realizar un análisis estadístico univariado y multivariado con el programa SPSS (Nie 1975). Las pruebas univariadas utilizadas incluyen el procedimiento de análisis de varianza (ANOVA), con la opción de prueba de rango múltiple de Tukey. Para establecer las relaciones inter-poblacionales al considerar simultáneamente todas las características significativamente diferentes, se efectuó el análisis multivariado (MANOVA), que incluyó la elaboración de un mapa territorial con funciones canónicas discriminantes, un gráfico esparcido de todos los grupos, así como las estadísticas de F y su significancia entre pares de muestras poblacionales.

RESULTADOS

Análisis univariado.- Estadísticos básicos (ANOVA y prueba de rango múltiple de Tukey) fueron calculados para cada sexo entre todas las muestras para evaluar patrones de variación geográfica en seis caracteres morfométricos y doce merísticos, en tres poblaciones distintas del complejo *S. grammicus*.

En los machos se analizaron siete caracteres merísticos (EMC, SPL, IFL, SBL, ERIP, ERF y F/FN) que variaron tan poco que no fueron de valor para definir tendencias geográficas. También dos caracteres morfométricos (AC y LF) y tres merísticos (SPM, EM y EP) aparentemente mostraron patrones azarosos de variación. Por consiguiente, únicamente tres caracteres morfométricos (LHC, LC y LT) y dos merísticos (DOR y PF) fueron significativos, e indican dos patrones de variación no azarosos (Cuadro 2). Es importante hacer notar que estos patrones corresponden a dos clases distintas de citotipos (Fig. 2).

En las hembras dos caracteres morfométricos (LHC y LT) y ocho merísticos (DOR, SPL, IFL, SBL, EM, PF, EP y F/FN) variaron tan poco que no fueron de valor para definir tendencias geográficas. Asimismo, los caracteres morfométricos y merísticos restantes (LC, AC, LF, EMC, SPM, ERIP y ERF) señalan aparentemente patrones de variación muy azarosos (Cuadro 3).

Si se toman en consideración las cinco variables significativas (LHC, LC, LT, DOR y PF) de machos, se tienen los siguientes datos: F = 6.43 ($p \leq 0.002$) LHC; F = 10.23 ($p \leq 0.0001$) LC; F = 6.17 ($p \leq 0.003$) LT; F = 12.11 ($p = 0$) DOR; y F = 11.74 ($p = 0$) PF (Cuadro 4). En todas estas variables si existe una diferencia significativa entre la varianza de las muestras. Para determinar entre que pares de muestras se tienen diferencias significativas se seleccionó la prueba de intervalo múltiple de Tukey, que separó en todos los casos arriba mencionados la muestra poblacional 3 de la 1 y 2 ($p = 0.05$) (Cuadro 2 y Fig. 2).

Si se toman en cuenta las características morfométricas y merísticas aludidas anteriormente para machos, se nota que hay un cambio abrupto y no clinal al pasar de las localidades 1 y 2 a la 3. Asimismo, se observó que la población tres está claramente diferenciada en algunos caracteres aloenzimáticos (Gadsden et al. en rev.) y de ectoparásitos (Gadsden 1988) de las otras dos.

Análisis multivariado.- En el análisis con funciones canónicas discriminantes (MANOVA), se tomaron en cuenta exclusivamente el conjunto de todas las

Cuadro 2. Variación de caracteres morfométricos y merísticos (\bar{X}) en tres muestras poblacionales del complejo *Sceloporus grammicus*, 1: Tlalnepanitla; 2: San Felipe Neri; y 3: CICYTEC; solamente se tomaron en consideración las características significativamente distintas producto del ANOVA. N: tamaño de muestra; X: media; DS: desviación estándar; ES: error estándar; R: intervalos; 1-2-3: poblaciones; T: prueba de intervalo múltiple de Tukey ($p = 0.05$).

VARIABLES	N			\bar{X}			DS		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
LHC	24	20	28	60.71	61.75	53.37	9.10	10.93	7.42
LC	24	20	28	12.60	12.85	11.11	1.46	1.81	1.21
AC	24	20	28	11.16	11.64	10.20	2.14	2.32	1.50
LF	24	20	28	12.59	13.35	11.56	1.83	2.48	1.74
LT	24	20	28	12.45	12.43	10.64	2.27	2.34	1.81
DOR	24	20	28	74.87	73.00	70.39	3.94	2.75	3.03
SPM	24	20	28	10.16	10.85	11.00	1.00	1.49	0.86
EM	24	20	28	12.66	11.55	11.07	1.00	1.46	1.35
PF	23	20	28	32.65	32.10	29.78	2.22	2.44	2.11
EP	24	20	28	6.12	6.40	6.85	0.67	0.88	0.75

ES			R			T
1	2	3	1	2	3	Muestras signi- ficativamente diferentes
1.85	2.44	1.40	46.25-78.35	46.00-77.30	40.20-67.00	3 ≠ 1 y 2
0.29	0.40	0.22	10.15-15.00	10.10-15.55	9.00-12.80	3 ≠ 1 y 2
0.43	0.52	0.28	8.60-15.20	8.00-15.30	7.20-12.25	3 ≠ 2
0.37	0.55	0.32	9.70-15.90	9.50-18.30	8.40-14.10	3 ≠ 2
0.46	0.52	0.34	9.75-16.40	8.60-16.10	7.80-13.30	3 ≠ 1 y 2
0.80	0.61	0.57	68.00-85.00	68.00-79.00	65.00-75.00	3 ≠ 1 y 2
0.20	0.33	0.16	8.00-12.00	9.00-14.00	10.00-12.00	3 ≠ 1
0.20	0.32	0.25	11.00-15.00	9.00-15.00	9.00-14.00	3 y 2 ≠ 1
0.46	0.54	0.39	29.00-38.00	28.00-37.00	26.00-34.00	3 ≠ 1 y 2
0.13	0.19	0.14	5.00- 8.00	5.00- 8.00	6.00- 8.00	3 ≠ 1

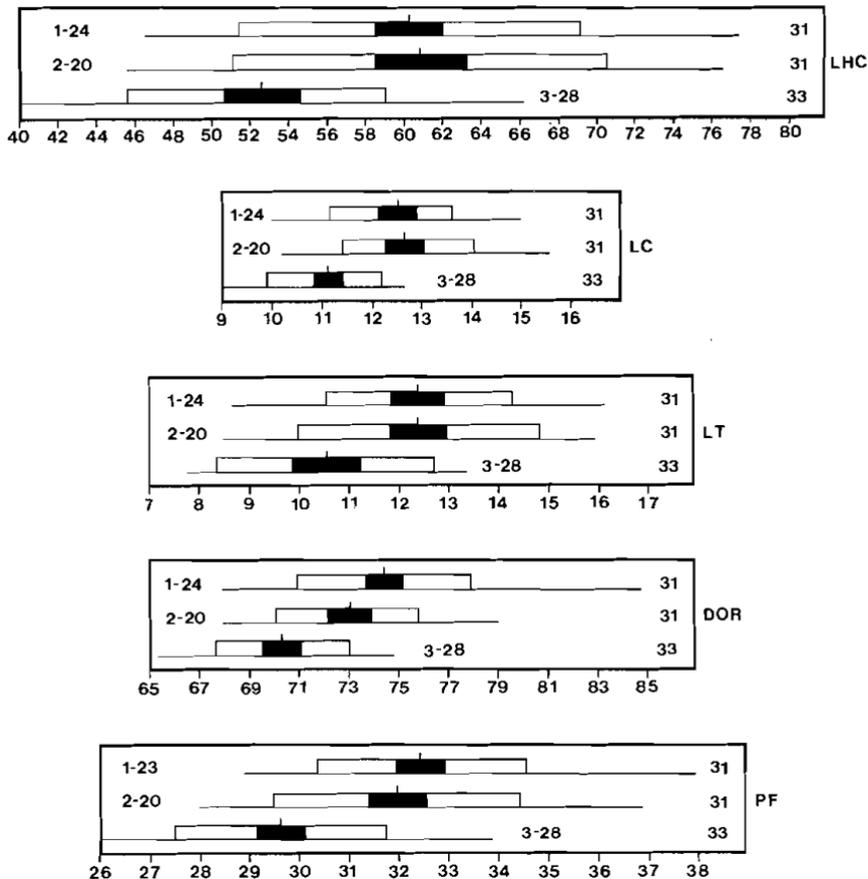


Figura 2

Diagrama modificado de Dice-Leraas representando variación geográfica entre 3 muestras del complejo *Sceloporus grammicus* de ♂ en las siguientes características: longitud hocico-cloaca (LHC); longitud de la cabeza (LC); longitud tibial (LT); escamas dorsales (DOR) y poros femorales (PF). En cada gráfica las líneas vertical y horizontal representan la media de la muestra y el intervalo, respectivamente; las barras abiertas y cerradas representan una desviación estándar y la otra el error estándar, respectivamente. La columna de los números de la derecha en todas las gráficas representa el citotipo conocido para cada muestra, mientras que el par de números a la izquierda o a la derecha de cada barra representa la localidad y el tamaño de la muestra respectivamente.

variables morfométricas y merísticas significativamente diferentes entre las muestras de los adultos.

Las estadísticas de F arrojan los siguientes resultados: los pares de muestras significativamente más diferentes son el 3 - 1 con una $F = 19.2$ ($p=0$) y el 3 - 2 con una $F = 10.95$ ($p=0$). El par de muestras más similar es el 2 - 1 con una $F = 4.05$ ($p = 0.0001$).

En la clasificación de resultados del análisis discriminante, se puede ver que de los 52 casos pertenecientes a la muestra 1, el 80.8% (42 casos) de los mismos se agrupa dentro del grupo 1, el 13.5% (7 casos) queda comprendido dentro del 2 y el 5.8% (3 casos) en el 3. En la muestra 2 con 52 casos, el 61.5% (32 casos) se conjunta en el grupo 2, el 25% (13 casos) está dentro del 1 y el 13.5% (7 casos) en el 3. Para la muestra 3 con 49 casos el 85.7% (42 casos) se unifica en el grupo 3, el 12.2% (6 casos) queda en el 2 y únicamente el 2.0% (1 caso) en el 1. Estos resultados nos señalan que hay una mayor sobreposición de datos entre las muestras 1 y 2, que entre los pares 2-3 y 1-3. En especial el último par está muy diferenciado.

Por otro lado, el mapa territorial con funciones canónicas discriminales utiliza el grupo-centroide, que es la señal media discriminante para cada grupo sobre las funciones respectivas. Los centroides resumen la localización de los grupos en el espacio reducido definido por las funciones discriminantes, los asteriscos representan los grupos centroides y los números significan casos del grupo con su correspondiente número (Nie 1975). Se puede observar en el mapa territorial (Fig. 3), que el par de grupos centroides 1-2 se encuentra muy cercano entre si, le sigue el 3-2 y por último el 3-1 que es el más alejado entre si. Los resultados anteriores nos indican una vez más que las muestras 3 y 1 son las más diferentes, seguidas del par 3-2 y por último el 2-1 es el menos distinto.

Con respecto al gráfico esparcido de todos los grupos con funciones canónicas discriminantes (Fig. 4), se observa que las muestras 1 y 2 aunque tienen cierto grado de diferenciación, también presentan una considerable sobreposición de datos. En esta gráfica también se nota la ausencia de casos del grupo 3, que nos está indicando una diferenciación considerable de éste grupo con respecto al 2 y 1, por lo que esos casos fueron discriminados.

Cuadro 3. Variación de caracteres morfométricos y merísticos (\overline{xx}) para tres muestras del complejo *Sceloporus grammicus*, 1: Tlalnepantla; 2: San Felipe Neri y 3: CICYTEC; las características se tomaron en consideración de la misma manera como en el Cuadro 2. N: tamaño de muestra; X: media; DS: desviación estándar; ES: error estándar; R: intervalos; 1-2-3: poblaciones; T: prueba de intervalo múltiple de Tukey ($p=0.05$)

VARIABLES	R			\overline{X}			DS		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
LC	26	30	18	10.85	11.52	10.68	1.17	1.28	0.69
AC	26	30	18	9.00	10.02	9.38	1.52	1.44	0.98
LF	26	30	18	10.76	11.72	10.76	1.20	1.73	0.98
EMC	26	30	18	66.34	68.23	69.16	3.11	4.40	3.48
SPM	26	30	18	9.80	10.46	10.88	0.98	0.86	1.07
ERIP	26	30	18	12.57	13.26	14.44	1.13	1.28	1.78
ERF	26	30	18	2.34	2.70	2.66	0.56	0.46	0.48

ES	R			T		
	1	2	3			
0.23	0.23	0.16	9.80-14.10	9.50-14.50	9.30-11.75	3 ≠ 2
0.29	0.26	0.23	7.20-14.00	7.50-13.00	7.90-11.50	2 ≠ 1
0.23	0.31	0.23	9.00-14.00	8.6-15.10	9.15-12.40	2 ≠ 1
0.61	0.80	0.82	61.00-74.00	61.00-77.00	63.00-75.00	3 ≠ 1
0.19	0.15	0.25	8.00-12.00	9.00-12.00	9.00-13.00	2 y 3 ≠ 1
0.22	0.23	0.42	10.00-14.00	11.00-16.00	11.00-17.00	3 ≠ 1 y 2
0.11	0.08	0.11	1.00-3.00	2.00-3.00	2.00-3.00	2 ≠ 1

Cuadro 4. Análisis estadístico univariado (ANOVA) de caracteres morfométricos y merísticos (do) en tres muestras del complejo *Sceloporus grammicus*, para caracteres que señalan diferencias significativas entre las muestras. EG: entre grupos; DG: dentro de grupos; TOT: total; GL: grados de libertad; SC: suma de cuadrados; CM: promedios cuadrados, F:F experimental; p: probabilidad.

VARIABLES	GL			EG	SC		TOT
	EG	DG	TOT		DG	TOT	
LHC	2	69	71	1056.81	5662.77	6719.59	
LC	2	69	71	44.92	151.38	196.30	
AC	2	69	71	26.41	269.50	295.92	
LF	2	69	71	38.44	276.94	315.38	
LT	2	69	71	55.85	312.13	367.99	
DOR	2	69	71	263.80	751.30	1015.11	
SPM	2	69	71	9.76	85.88	95.65	
EM	2	69	71	33.84	114.14	147.98	
PF	2	68	70	118.74	343.73	462.47	
EP	2	69	71	7.13	40.85	47.98	

	CM		F EG	P EG
	EG	DG		
	528.40	82.06	6.43	0.002
	22.46	2.19	10.25	0.0001
	13.20	3.90	3.38	0.039
	19.22	4.01	4.78	0.011
	27.92	4.52	6.17	0.003
	131.90	10.88	12.11	0.000
	4.88	1.24	3.92	0.024
	16.92	1.65	10.23	0.0001
	59.37	5.05	11.74	0.000
	3.56	0.59	6.023	0.003

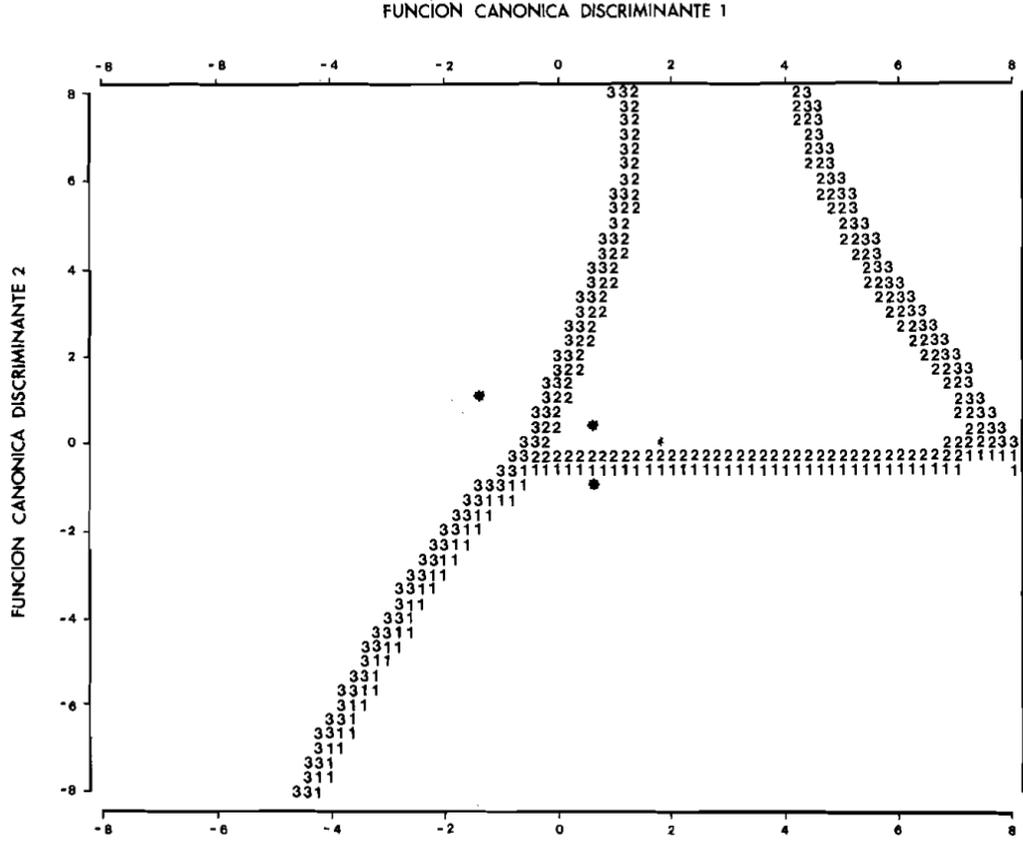


Figura 3

Mapa territorial con funciones canónicas discriminantes para tres muestras del complejo *Scoloporus grammicus*. 1: Tlalnepantla; 2: San Felipe Neri; y 3: CICYTEC. Los grupos-centroides están indicados como asteriscos.

FUNCIÓN CANÓNICA DISCRIMINANTE 2

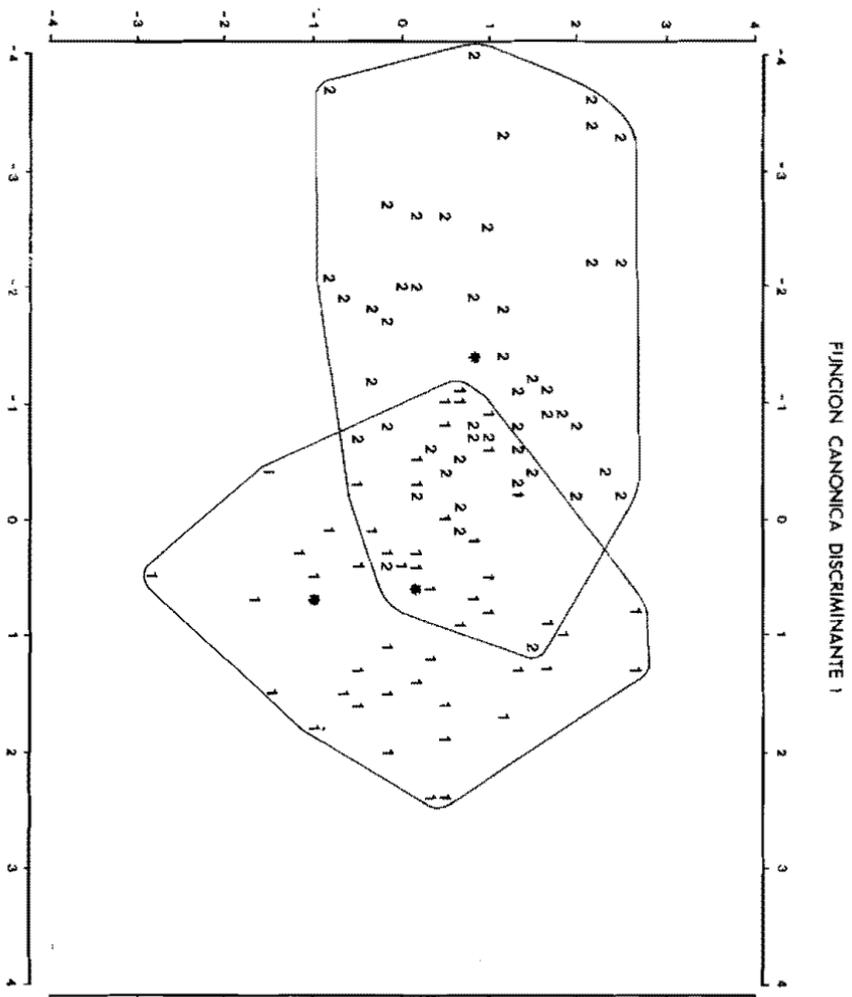


Figura 4

Gráfico esparcido con funciones canónicas discriminates para tres muestras del complejo *Sceloporus grammicus*. 1: Tlalnepantia; 2: San Felipe Neri; y 3: CICYTEC. Los grupos-centroides están indicados como asteriscos.

DISCUSION

El tratamiento univariado de diversas características merísticas y morfométricas en machos del complejo *S. grammicus*, mostró una divergencia significativa entre las muestras con citotipo primitivo "estándar" con $2n = 31 \sigma^{\text{♂}}, 32 \rho^{\text{♀}}$ (localidad 1 y 2) y la muestra con citotipo "F6" derivado del anterior (Hall 1973, Hall y Selander 1973) con $2n = 33 \sigma^{\text{♂}}, 34 \rho^{\text{♀}}$ (localidad 3) (Fig. 1).

La muestra poblacional 3 presentó diferencias significativas en tres variables morfométricas (LHC, LC y LT) y dos merísticas (DOR y PF).

Asimismo, el análisis con funciones canónicas discriminantes (MANOVA) de caracteres merísticos y morfométricos, corrobora la tendencia univariada en la cual la muestra de la localidad 3 fue globalmente la más diferenciada con respecto a las otras dos y pertenece a la especie derivada *S. palaciosi* (Figs. 2, 3 y 4).

La diferenciación resultante en las características morfológicas mencionadas, es abrupta y no clinal entre las muestras de las localidades 1 y 2 con respecto a la 3. Sin embargo, faltaría detectar zonas de hibridación e investigarlas desde diversos ángulos.

Los resultados no compaginan con otros estudios que muestran una divergencia cromosómica extensa intraespecífica en ausencia de cambio morfológico (Baker et al. 1972, Baker 1979). Asimismo, si se consideran los resultados electroforéticos de otro estudio (Gadsden et al. en rev.) en esas mismas poblaciones, la mayoría de las estimaciones tanto de variabilidad genética, como de estructura poblacional no son inconsistentes con las expectativas sugeridas por Sites y Moritz (1987) en los modelos de especiación cromosómica de la clase I (estasiopátrico, invasivo, alopatria cromosómica primaria, proceso en cadena, y el de cascada), encontrándose niveles significativamente bajos de heterocigosidad genética (H), pocos alelos por locus (A), y distancias genéticas (D) considerables. Asimismo, el valor de F_{st} podría caer dentro de la categoría de niveles altos de fragmentación poblacional. Sin embargo, el coeficiente de endogamia individual (F_{is}) es muy cercano a cero, y sugiere que las tres muestras se acercan a las condiciones de panmixia en la mayoría de los loci enzimáticos polimórficos. De igual modo, la deficiencia neta de heterocigositos no es necesariamente un producto de la endogamia, ya que también podría deberse a un efecto de Wahlund, o a un error de muestreo.

También Sites y Moritz (1987) mencionan varias críticas a los fundamentos en los cuales se apoyan las predicciones de diversos modelos de especiación cromosómica. Por lo mismo, se puede colegir que aún faltan muchas evidencias para poder inferir con más certeza la acción de algún mecanismo de especiación estocástica en el grupo *S. grammicus*. En particular, los modelos de especiación cromosómica de la clase I pueden ser sometidos a prueba a través de una combinación de análisis meióticos, estudios ecológico-genéticos de estructura poblacional, y un cuidadoso diseño de evaluación de los parámetros genéticos previstos una vez que estos sean conocidos más precisamente. Sin embargo, el modelo de especiación estasisipátrica (White 1978 b) o algunas de sus modificaciones, como el "proceso en cadena" de White (1978 a) o el de "cascada" de Hall (1983), predicen que los taxa derivados serían geográficamente internos a la distribución cromosómica ancestral. La distribución geográfica conocida en la actualidad para el complejo *S. grammicus*, se ve que está más estrechamente adecuada a las expectativas de este modelo y todas las evidencias sugieren que la mayoría, sino todos los citotipos derivados, se originaron en alguna parte interna del rango del citotipo "estándar" (Porter y Sites 1986).

También hay que tomar en cuenta que en otras localidades donde se distribuye el complejo *S. grammicus*, se ha observado poca diferenciación morfológica entre diferentes citotipos (Sites 1982). Incluso se ha llegado a sugerir que los rearrreglos cromosómicos podrían ser considerados como cambios neutrales en la evolución, que simplemente acompañan a la especiación (Bush 1981, Sites 1983, King 1987). Un estudio de Porter y Sites (1986) con muestras grandes, que incluyó un análisis estadístico de catorce poblaciones cromosómicamente polimórficas, mostró que en todas las muestras la frecuencia de los polimorfismos se conformó bajo las expectativas de Hardy-Weinberg. Esto sugirió que los heterocigotos cromosómicos son cercanamente neutrales en sus efectos de adecuación. También estudios meióticos de una población altamente polimórfica, mostraron que individuos heterocigotos para una o dos fisiones en macrocromosomas pueden segregar gametos normales y esto sugiere una vez más, que los rearrreglos cromosómicos no tienen los efectos meióticos suficientes para restringir el flujo genético a través de zonas de hibridación (Porter y Sites 1985, 1987). Así el polimorfismo pudiera llegar a establecerse en poblaciones panmícticas, si los rearrreglos fueran neutrales o positivamente heteróticos en estado heterocigo y de esta manera no tener la necesidad de que se presente

una fuerte heterosis negativa, con una estructura poblacional "Wrightiana" (Sites et al. 1988 a).

Otra alternativa a considerar sería que una menor separación espacial, asociada con una diferenciación ecológica pronunciada, puede dar una base más efectiva para la especiación, que un aislamiento geográfico considerable sin mucha diferencia ecológica (Wright 1978).

Esto último podría reflejarse en las poblaciones del complejo *S. grammicus* estudiadas en este trabajo, al presentar éstas entre sí condiciones ecológicas y climáticas significativamente distintas (la localidad uno presenta un bosque perturbado de *Quercus*, la dos un bosque perturbado de *Pinus-Quercus*, y la tres un bosque de *Pinus*) sin un aislamiento geográfico ni fisiográfico de consideración que pueda aparentemente evitar la migración interpoblacional, lo que en principio podría hacer sospechar que esas poblaciones de lagartijas están siendo sujetas a cambios evolutivos determinísticos, promovidos por un aislamiento tanto ecológico como climático.

Por otro lado, Gadsden (1988) al determinar los ectoparásitos que infestaban las mismas muestras pertenecientes al complejo *S. grammicus* de este estudio encontró que la localidad 3 (citotipo F6), presentó el ácaro *Hirstiella pelaezi* sobre la especie *S. palaciosi*, y no se halló en las dos muestras de las otras dos localidades restantes. A su vez, la muestra de la localidad 1 (citotipo S) presentó el ácaro *Geckobiella texana* sobre *S. grammicus*, y no se encontró en las otras dos localidades. Por tanto, es factible que las poblaciones de lagartijas correspondientes a *S. grammicus*, hayan estado y estén actualmente aisladas ecológicamente de la de *S. palaciosi*, y es probable que este tipo de aislamiento haya favorecido con el tiempo la divergencia evolutiva que se detecta actualmente en el iguánido, limitando a su vez la dispersión de *G. texana* y *H. pelaezi*, que son especies que desarrollan sobre el huésped todas las etapas de su ciclo de vida (Hoffmann 1969), dependiendo enormemente de aquel su potencial de dispersión. Por tanto, es probable que el aislamiento interpoblacional de los huéspedes haya confinado a esas especies de ácaros a ciertas localidades. Esto podría llevar a pensar que este sistema huésped-parásito, ha estado sujeto a cambios evolutivos determinados en mayor medida por el medio ambiente (aislamiento alopátrico) que por fenómenos estocásticos. Sin embargo, también es probable que la población 3 perteneciente a *S. palaciosi* haya estado sujeta simultáneamente a algún fenómeno de especiación azaroso, en presencia de un aislamiento ecológico con respecto a las poblaciones 1 y 2 de *S. grammicus*, lo que asimismo limitaría la dispersión de *H. pelaezi* y *G. texana*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo otorgado por el CONACYT para la realización de esta investigación. Asimismo, a Fausto Méndez de la Cruz, a Reynaldo Martínez- I, y a Rosalina Gil Martínez por su invaluable colaboración en las recolectas de campo. Y a Elizabeth Arévalo- M en el procesamiento de los datos.

LITERATURA CITADA

Baker, R. J. 1979. Karyology, p. 117-156. *in: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part. III. R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., y D. C. Carter (eds). Spec. Pub. Mus. Texas Tech. Univ. 16.

Baker, R. J., W. R. Atchley y V. R. Mc. Daniel 1972. Karyology and morphometrics of Peter's tent-making bat *Uroderma bilobatum* Peters (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Syst. Zool.* 21:414-429.

Bush, G. L. 1981. Stasipatric speciation and rapid evolution in animals. pp. 201-218. *in: Evolution and Speciation*. Essays in honor of M.J.D. White, (W. R. Atchley and D. Woodruff, eds.) Cambridge Univ. Press, London.

Davis, W. B., y H. M. Smith 1953. Lizards and turtles of the Mexican state of Morelos. *Herpetologica* 9: 100-108.

Gadsden, H. G. 1988. Comparación altitudinal de ectoparásitos de lagartijas del complejo *Sceloporus grammicus* (Reptilia, Iguanidae) en la Sierra de Tepoztlán, Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana* (NS) (en prensa).

Gadsden, H. G., G. Casas-Andreu, y J. W. Sites Jr., 1989. Variabilidad genética y estructura poblacional entre poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria, Iguanidae) en Morelos, México. *The Southwestern Naturalist* (en revisión).

- Guillette, L. J. y G. Casas-Andreu.** 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.* 14: 143-147.
- Hall, W. P.** 1973. Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the iguanid lizard genus *Sceloporus*. Ph. D. dissertation, Harvard University, 193 pp.
- _____. 1980. Chromosomes, speciation and evolution of Mexican iguanid lizard. *Nat. Geog. Soc. Res. Rep.* 12: 309-329.
- _____. 1983. Modes of speciation and evolution in the sceloporine iguanid lizards. I. Epistemology of the comparative approach and introduction to the problem. Pages 643-679, in: *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology* A. E. J. Rhodin and K. Miyata, eds. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA.
- Hall, W. P. y R. K. Selander.** 1973. Hybridization of karyotypically differentiated population in the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae). *Evolution* 27: 226-242.
- Hoffmann, A.** 1969. Acaros parásitos de batracios y reptiles en México. *Rev. Lat. Am. Microb. Parasit.* 2: 209-216
- King, M.** 1987. Chromosomal rearrangements, speciation, and the theoretical approach. *Heredity* 59: 1-6.
- Lara-Gongora, G.** 1983. Two new species of the lizard genus *Sceloporus* (Reptilia: Sauria: Iguanidae) from the Ajusco and Ocuilan Sierras, Mexico. *Bull. Maryland Herpetol. Soc.* 19: 1-14.
- Licht, P.** 1967. Environmental control of annual testicular cycles in the *Anolis carolinensis*. *Jour. Exp. Zool.* 166: 243-253.
- _____. 1971. Regulation of the annual testis cycles by photo period and temperature in the lizard *Anolis carolinensis*. *Ecology* 52: 240-252.

Licht, P. 1972. Environmental physiology of reptilian breeding cycles: role of temperature. *Gen. Comp. Endocrinol. Suppl.* 3: 447-488.

_____. 1973. Influence of temperature and photo period on the ovarian cycle in the lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia* 3: 465-472.

Nie, N. H. 1975. *Statistical Package for the social sciences*. Mc. Graw-Hill, 276-466 pp.

Porter, C. A. y J. W. Sites, Jr. 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. *Citogent. Cell. Gent.* 39: 250-257.

_____. 1986. Evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico: population cytogenetics. *Syst. Zool.* 35: 334-358.

Porter, C. A., y J. W. Sites, Jr. 1987. Evolution of *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. II. Studies on rates of nondisjunction and the occurrence of spontaneous chromosomal mutations. *Genetica* 75: 131-144.

Sites, J. W. Jr. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. *Copeia* 4: 940-941.

_____. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. I. Chromosome polymorphism. *Evolution* 37: 38-53.

Sites, J. W. Jr., y J. R. Dixon. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*, from northeastern Mexico, with comments on its evolutionary implications and the status of *S. g. disparilis*. *J. Herpetol.* 15: 59-69.

Sites, J. W. Jr., y I. F. Greenbaum. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. II. Allozyme variation. *Evolution* 37: 54-65.

Sites, J. W. Jr. y C. Moritz. 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited. *Syst. Zool.* 36: 153-174.

Sites, J. W. Jr. C. A. Porter, y P. Thompson. 1987. Genetic structure and chromosomal evolution in the *Sceloporus grammicus* complex. *Nat. Geog. Res.* 3: 343-362.

Sites, J. W. Jr., P. Thompson, y C. A. Porter. 1988 a. Cascading chromosomal speciation in lizards: A second look. *Pac. Sci.* 42: 89-104.

Sites, J. W. Jr., J. L. Camarillo, A. González, F. Mendoza, L. Javier, M. Mancilla, y G. Lara-Gongora. 1988 b. Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in Central Mexico. *Herpetologica* 44: 297-307.

Smith, H. M. 1939. The Mexican and Central American lizards of the genus *Sceloporus*. *Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist.* 26: 1-397.

Smith, H. M. y L. E. Laufe. 1945. Mexican amphibians and reptiles in the Texas Cooperative Wildlife Collections. *Trans. Kansas Ac. Sci.* 48: 325-354.

White, M. J. D. 1968. Models of speciation. *Science* 159: 1065-1070.

_____. 1978 a. Chain processes in chromosomal speciation. *Syst. Zool.* 27: 285-298.

_____. 1978 b. *Modes of speciation.* W. H. Freeman, San Francisco.

Wright, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations.* Vol. 4. Variability within and among natural populations. Univ. Chicago Press, Chicago.