

00343

7

29



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

“ORIGEN, HISTOCOMPATIBILIDAD Y CICLO
REPRODUCTOR DE LA LAGARTIJA
PARTENOGENETICA *Cnemidophorus cozumela*
(REPTILIA: TEIIDAE)”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A:

NORMA LETICIA MANRIQUEZ MORAN

DIRECTORES DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ
DRA. MARICELA VILLAGRAN SANTA CRUZ

MEXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1998

263934



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres:
Albertina Morán y Raúl Manríquez por su apoyo y cariño.

A mis hermanos:
Lucía y Raúl por su ayuda, su compañía y su apoyo.

A mi abuelita:
Guadalupe Arteaga (q. e. p. d.).

A Oswaldo Hernández:
Porque juntos descubrimos el mundo de la Herpetología
y la Partenogénesis

AGRADECIMIENTOS

A mis profesores, la Dra. Maricela Villagrán y el Dr. Fausto R. Méndez por darme la oportunidad de realizar este trabajo, por todos los conocimientos transmitidos, por su ayuda y por la confianza que depositaron en mí. Gracias también por su amistad.

A todos los sinodales: Dr. Fausto R. Méndez, Dra. Maricela Villagrán, Dr. Héctor Gadsden, Dr. Adrián Nieto, Dra. Marcela Aguilar, M. en C. Enrique González y M. en C. Fernando Mendoza, por todos sus comentarios y críticas, los cuales contribuyeron a mejorar este trabajo.

A los laboratorios de "Herpetología", del Instituto de Biología y de "Biología de la Reproducción Animal", de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por todo el apoyo otorgado.

Por su ayuda en el trabajo de campo, al Biól. Felipe Rodríguez, al Dr. Fausto Méndez y al Dr. Orlando Cuellar.

Al Biól. Oswaldo Hernández, por su ayuda en el trabajo de campo, su compañía durante cada uno de los viajes, su colaboración en el desarrollo de todas las técnicas empleadas, y por sus consejos, comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo.

A la M. en C. Carmen Loyola, por su asesoría en todo lo referente al trabajo de fotografía, pero sobre todo por su compañía y amistad.

A todos aquellos que me ayudaron en el cuidado de los animales, especialmente a las familias Manríquez Morán y Hernández Gallegos, que en múltiples ocasiones "adoptaron" a las lagartijas. Gracias Lucía.

Al Biól. Gabino de la Rosa por su ayuda con las figuras de la tesis.

A mis compañeros de laboratorio, por todos los momentos que hemos compartido. Por su amistad y apoyo en los momentos difíciles a Tere, Gabino, Adriana, Jorge, Víctor y Eric.

A Xochitl y Ma. Carmen por su amistad incondicional y su apoyo en todo momento.

A Carlos, Octavio y Gabriel por escucharme y brindarme su amistad.

A Alejandro y Ricardo, por su amistad.

A Misol-ja y Dzilam, por todos los momentos compartidos, su amistad y apoyo para finalizar este trabajo.

Al Dr. Orlando Cuellar por despertar en mi el interés por la partenogénesis, por sus consejos, por compartir sus experiencias y conocimientos conmigo y por todos los momentos compartidos.

A DGAPA por el apoyo económico otorgado a través del proyecto IN210594 y la beca para Estudios de Posgrado.

INDICE

• RESUMEN.....	1
• INTRODUCCIÓN.....	2
• ANTECEDENTES.....	4
I. Origen de la partenogénesis en reptiles.....	4
II. Histocompatibilidad.....	8
A. Transplantes de piel en lacertilios.....	8
B. Rechazo a los transplantes de piel en lacertilios.....	10
C. Diversidad clonal en lacertilios partenogénéticos.....	10
III. Reproducción.....	12
A. Patrones reproductores.....	12
B. Morfología de los ovarios de los reptiles.....	14
C. Atresia folicular.....	15
D. Tamaño de la Nidada.....	16
• OBJETIVOS.....	18
• ÁREAS DE ESTUDIO.....	19
I. Isla Cozumel.....	19
II. Bacalar.....	21
III. Playa Miramar.....	24
• MATERIAL Y MÉTODO.....	26
I. Cariología.....	26
II. Histocompatibilidad.....	29
III. Reproducción.....	33
• RESULTADOS.....	35
I. Cariología.....	35
A. <i>Cnemidophorus deppii</i>	35
B. <i>Cnemidophorus angusticeps</i>	35
C. <i>Cnemidophorus cozumela</i>	36
D. <i>Cnemidophorus maslini</i>	36
II. Histocompatibilidad.....	45
A. Transplantes entre <i>C. cozumela</i> y <i>C. rodecki</i>	45
B. Transplantes entre poblaciones de <i>C. cozumela</i>	47
III. Reproducción.....	53

A. Análisis macroscópico.....	53
B. Análisis histológico.....	53
C. Tamaño de la nidada.....	57
• DISCUSION.....	59
I. Origen de la partenogénesis en <i>C. cozumela</i>	53
II. Histocompatibilidad.....	70
III. Reproducción.....	75
A. Patrón reproductor.....	75
B. Tamaño de la nidada.....	78
• CONCLUSIONES.....	82
• LITERATURA CITADA.....	84

INDICE DE FIGURAS

• 1. Localización de las zonas de estudio de <i>Cnemidophorus cozumela</i> y vista del hábitat que ocupa esta lagartija, en Cozumel, Quintana Roo.....	20
• 2. Localización y vista de Bacalar, zona de estudio de <i>Cnemidophorus angusticeps</i> , en el estado de Quintana Roo.....	22
• 3. Localización y vista de Playa Miramar, zona de estudio de <i>Cnemidophorus deppii</i> , en el estado de Tabasco.....	25
• 4. Zonas de estudio de <i>Cnemidophorus maslini</i> en la Península de Yucatán.....	27
• 5. Zonas de estudio de <i>Cnemidophorus rodecki</i> , en el estado de Quintana Roo.....	32
• 6. Cariotipo de <i>Cnemidophorus deppii</i> , especie propuesta como parental (paterna) de <i>C. cozumela</i> . El cariotipo esta integrado por 50 cromosomas acrocéntricos. Los cromosomas del quinto par (señalados con el número 5), se caracterizan por la presencia de satélites terminales.....	37
• 7. Representación esquemática del cariotipo de <i>Cnemidophorus deppii</i> ($n = 25$).....	38
• 8. Cariotipo de <i>Cnemidophorus angusticeps</i> , especie propuesta como parental (materna) de <i>C. cozumela</i> . El cariotipo, esta integrado por 44 cromosomas: 1 par de cromosomas submetacéntricos y 21 pares de cromosomas subtelocéntricos. El par 1 se caracteriza por la presencia de terminales satélites.....	39
• 9. Representación esquemática del cariotipo de <i>Cnemidophorus angusticeps</i> ($n = 22$)	40
• 10. Cariotipo de la lagartija partenogenética <i>Cnemidophorus cozumela</i> . El cariotipo se compone de 50 cromosomas, 31 acrocéntricos y 19 subtelocéntricos.....	41
• 11. Representación esquemática del cariotipo de <i>Cnemidophorus cozumela</i> ($2n = 50$).....	42

- 12. Cariotipo de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus maslini*. El cariotipo se compone de 47 cromosomas: 1 cromosoma submetacéntrico, 21 subtelocéntricos y 25 acrocéntricos. Los números 1 y 5 señalan cromosomas con satélites terminales..... 43
- 13. Representación esquemática del cariotipo de *Cnemidophorus maslini* ($2n = 47$)..... 44
- 14. Los esquemas muestran los trasplantes realizados entre individuos de *C. cozumela* (experimento 1) en una población al este de Cozumel. Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los número de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los trasplantes. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días..... 49
- 15. Los esquemas muestran los trasplantes realizados entre individuos de distintas poblaciones de *C. cozumela* (experimento 2). Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los número de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los trasplantes. Los círculos en gris, representan trasplantes perdidos prematuramente. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días..... 50
- 16. Los esquemas muestran los trasplantes realizados entre individuos de distintas poblaciones de *C. cozumela* (experimento 3). Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los número de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los trasplantes. Los círculos en gris representan los trasplantes perdidos prematuramente. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días..... 51
- 17. Los esquemas muestran los trasplantes realizados entre individuos de *C. cozumela* (experimento 4), de una población al este de Cozumel. Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los número de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los trasplantes. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días..... 52
- 18. Actividad reproductora de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* a través del año (IN = inmadurez, V = vitelogénesis, GE = gestación y PV = previtelogénesis)..... 54

- 19. Imágenes histológicas del ovario de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela*..... 55
- 20. Número de crías en relación a la longitud hocico-cloaca de las hembras de *Cnemidophorus cozumela*. Los números indican la cantidad de lagartijas con un determinado número de crías..... 58
- 21. Longitud hocico-cloaca de los jóvenes de *Cnemidophorus cozumela* en el mes de octubre (AD = Adulto, 1ª = Primera nidada, 2ª = Segunda nidada y 3ª = Tercera nidada) 58
- 22. Comparación de los cariotipo de las especies partenogenéticas de lagartijas *Cnemidophorus maslini* y *C. cozumela* y de sus especies parentales, *C. angusticeps* y *C. deppii*. A través del análisis cariológico se muestra la evolución de las especies unisexuales..... 63
- 23. Representación de las tres fisiones cromosómicas ocurridas en un individuo de *C. maslini* para dar origen a *C. cozumela*..... 66
- 24. Longitud hocico-cloaca promedio de las hembras de *Cnemidophorus cozumela* a través del año. La línea punteada indica la longitud reproductora mínima..... 77

INDICE DE CUADROS

- 1. Linajes partenogenéticos de *Cnemidophorus*..... 3
- 2. Experimentos de histocompatibilidad realizados entre tres poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* y una de *C. cozumela*..... 31
- 3. Experimentos de histocompatibilidad realizados entre individuos de dos poblaciones de *Cnemidophorus cozumela*..... 31
- 4. Número inicial y resultados de 66 trasplantes de piel realizados entre individuos de tres poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* y una de *C. cozumela*..... 46
- 5. Número inicial y resultado de 238 trasplantes de piel realizados entre individuos de dos poblaciones de *Cnemidophorus cozumela*..... 48
- 6. Diferencias cromosómicas entre las lagartijas partenogenéticas *C. maslini* ($2n = 47$) y *C. cozumela* ($2n = 50$)..... 62

RESUMEN

En la Península de Yucatán, se recolectaron ejemplares de 4 especies de lacertilios del género *Cnemidophorus*, con el fin de establecer el origen, la evolución y las estrategias reproductoras de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela*.

Para establecer el origen de *C. cozumela*, se realizó el análisis cariológico de esta especie, de *C. maslini* y de las especies propuestas como parentales: *C. angusticeps* y *C. deppii*. *C. cozumela* presenta un cariotipo diploide de 50 cromosomas, lo cual indica que su origen no fue a partir de la hibridación entre individuos de *C. angusticeps* ($2n = 44$) y *C. deppii* ($2n = 50$). Esta especie parece haber surgido a partir de un individuo de *C. maslini* ($2n = 47$), en el que ocurrieron tres fisiones cromosómicas.

Para valorar el grado de homogeneidad genética entre los miembros de *C. cozumela* se realizaron 238 injertos de piel entre individuos de dos poblaciones (al este y al sur) de Cozumel. De los 238, se analizaron 124 injertos realizados en animales que vivieron más de 60 días. El porcentaje de aceptación de autoinjertos ($n = 24$), aloinjertos intrapoblacionales ($n = 42$) e injertos interpoblacionales ($n = 58$), fue del 100%. Estos resultados indican que los individuos de las distintas poblaciones de *C. cozumela* son genéticamente homogéneos y constituyen una especie monofilética.

Para establecer el ciclo reproductor de *Cnemidophorus cozumela* se realizaron recolectas mensuales de ejemplares ($n = 60$) en una población al este de Isla Cozumel. Las hembras de esta lagartija maduran a los 55 mm de longitud y presentan un patrón reproductor marcadamente estacional, con máximo desarrollo durante primavera y verano. Dicho patrón, es el característico de las especies del género que presentan reproducción estacional.

El tamaño de nidada promedio en *C. cozumela* es de 1.86 ± 0.2 crías, y cada hembra puede producir de uno a cuatro huevos. El tamaño de nidada, parece estar influenciado por la longitud y la longevidad de las hembras.

INTRODUCCIÓN

La partenogénesis es un modo particular de reproducción sexual común en ciertos grupos de invertebrados (p. ej. rotíferos, gasterópodos, crustáceos, insectos y arácnidos) y en varias especies de reptiles (Cuellar, 1994). Es el tipo de reproducción clonal en la que el óvulo se desarrolla sin haber sido fecundado (Darevsky *et al.*, 1985).

Con la excepción de una especie de serpiente, todos los vertebrados que se reproducen por partenogénesis obligada son lagartijas (Vrijenhoek *et al.*, 1989). A la fecha se conocen 38 especies unisexuales de lagartijas, las cuales pertenecen a 15 géneros de siete familias, siendo los casos mejor documentados los de las familias Teiidae, Lacertidae y Gekkonidae (Darevsky, 1992). La mayor diversidad de especies partenogenéticas se presenta en los teiidos del género *Cnemidophorus*, donde más de la tercera parte de las especies (Cuadro 1), son partenogenéticas (Wright, 1993).

El género *Cnemidophorus* es uno de los más ampliamente distribuidos en el continente Americano, desde el norte de USA hasta Brasil, Bolivia y norte de Argentina. Muchas de las especies de este género se presentan en México, Centroamérica y Estados Unidos y solo algunas ocurren en Sudamérica, ocupando prácticamente todos los hábitats áridos y semiáridos del continente (Darevsky *et al.*, 1985).

Cuadro 1. Linajes partenogenéticos de *Cnemidophorus* (sensu Wright, 1993)

GRUPO	ESPECIES
Grupo <i>tesselatus</i>	<i>C. dixonii</i> , <i>C. grahamii</i> , <i>C. neomexicanus</i> , complejo <i>C. tesselatus</i>
Grupo <i>cozumela</i>	<i>C. cozumela</i> , <i>C. maslini</i> , <i>C. rodecki</i>
Grupo <i>lemniscatus</i>	Complejo <i>C. lemniscatus</i>
Grupo <i>sexlineatus</i>	<i>C. exanguis</i> , complejo <i>C. uniparens</i> , <i>C. inornatus</i> , complejo <i>C. flagellicaudus</i> , complejo <i>C. sonorae</i> , complejo <i>C. opatae</i> , complejo <i>C. laredoensis</i> , <i>C. velox</i>

De las 17 especies partenogenéticas del género *Cnemidophorus*, 13 se distribuyen en las regiones elevadas del oeste de los Estados Unidos y en regiones cercanas del norte de México; otras dos (*C. lemniscatus* y *C. nativa*) se encuentran en el norte de Sudamérica; y tres taxones más (*C. cozumela*, *C. maslini* y *C. rodecki*), ocurren en el sudeste de México, Belice, Guatemala y en las islas adyacentes a la Península de Yucatán (Darevsky *et al.*, 1985).

De las lagartijas partenogenéticas de Yucatán, se han realizado estudios sobre su distribución (Lee, 1996), origen (Fritts, 1969; Jenkins, 1994), evolución (Moritz *et al.*, 1992) y taxonomía (Taylor y Cooley, 1995a, b). Sin embargo, muchos de estos aspectos siguen siendo controversiales y muchos otros como su reproducción y ecología, son desconocidos.

Por lo anteriormente expuesto, en el presente estudio, se pretende establecer el origen y la evolución de *Cnemidophorus cozumela*, a través de estudios cariológicos y de histocompatibilidad. Además, se pretende conocer algunas de las estrategias reproductoras empleadas por esta lagartija.

ANTECEDENTES

I. ORIGEN DE LA PARTENOGENÉISIS EN REPTILES

Después del descubrimiento de la partenogénesis en reptiles (Taylor, 1918) se estableció que un gran número de lacertilios presentaban este tipo de reproducción y desde que se realizaron los primeros estudios cariológicos, se propuso un origen híbrido para dichos *taxa*.

La teoría del origen por hibridación sostiene que la mayoría de los vertebrados partenogenéticos se originan en un principio, como híbridos producidos entre dos especies gonocóricas estrechamente relacionadas (Lowe y Wright, 1966; Cole, 1975 y Moritz *et al.*, 1989). Más tarde, si la forma partenogenética se adapta adecuadamente y se presenta un hábitat disponible, se constituirá una especie partenogenética. Por otra parte, la forma partenogenética diploide puede cruzarse con una o ambas de las especies parentales, originando formas partenogenéticas alotriploides. Y nuevamente, si la forma es capaz de invadir un hábitat disponible, se constituye una especie partenogenética triploide. Los seguidores de la teoría híbrida sostienen que los óvulos no reducidos en un híbrido diploide y la estabilización de la triploidia son consecuencia de un desequilibrio genético, producido por la hibridación (ver Cuellar, 1977a).

Existe evidencia del origen de la partenogénesis por hibridación en varias de las especies de lagartijas caucásicas pertenecientes al género *Lacerta*. Este grupo de lacertilios se compone de 11 especies diploides, seis de las cuales son gonocóricas y cinco partenogenéticas (*L. armeniaca*, *L.*

dahli, *L. rostombekovi*, *L. unisexualis* y *L. uzelli*), estas últimas, resultaron de diferentes combinaciones entre las seis especies gonocóricas (Darevsky, 1992).

En el género *Cnemidophorus*, se han documentado hibridaciones de especies gonocóricas que han dado origen a especies partenogenéticas tanto diploides como triploides (Darevsky, 1992). Por ejemplo, de la cruce entre las especies *C. gularis septemvittatus* y *C. marmoratus*, se originaron los clones diploides de *C. tesselatus*; mientras que los clones triploides de dicha especie, surgieron de la hibridación entre *C. sexlineatus* y *C. tesselatus* (2n). *Cnemidophorus uniparens*, es una especie triploide que surgió de la hibridación entre *C. inornatus* y *C. velox*, seguida del cruzamiento con *C. inornatus*, y *C. neomexicanus* es una forma diploide que se originó a partir de la hibridación entre *C. inornatus* y *C. tigris* (Porter, 1972).

En lo referente al origen del grupo de lagartijas partenogenéticas de la Península de Yucatán, Fritts (1969) propuso a partir de evidencias morfológicas y cariológicas que *C. maslini* se originó a través de una hibridación entre individuos de las especies gonocóricas *C. angusticeps* y *C. deppii* en la Península de Yucatán. Las similitudes morfológicas de *C. cozumela* y *C. rodecki* con *C. maslini* condujeron a proponer que estas dos especies unisexuales se habían originado también, a partir de hibridaciones entre individuos de *C. angusticeps* y *C. deppii* (Lowe *et al.* 1970; Jenkins, 1994; Taylor y Cooley, 1995a). Posteriormente, y mediante el análisis de ADN mitocondrial, se identificó a *C. angusticeps* como el ancestro maternal de los tres taxones partenogenéticos (Moritz *et al.*, 1992b).

Las evidencias anteriormente expuestas sugieren que *C. cozumela* se originó a partir de un apareamiento interespecífico entre *C. angusticeps* (maternal) y *C. deppii* (paternal), aunque las poblaciones progenitoras no hayan sido identificadas.

La distribución de *C. cozumela* está restringida a la Isla de Cozumel, en el estado de Quintana Roo; la especie materna *C. angusticeps* se presenta en toda la Península de Yucatán (noroeste de Campeche, norte de Yucatán y este y noreste de Quintana Roo), Belice y Guatemala; y *C. deppii*, la especie paterna, se presenta en Isla del Carmen, Isla Aguada y sudeste del estado de Campeche (Lee, 1996). Como la especie partenogénica se encuentra en una isla alejada de los sitios en los que individuos de las especies parentales propuestas pueden llegar a coexistir, algunos autores sostienen que el utilizar las distribuciones actuales de los organismos para explicar el origen de *C. cozumela* puede ser erróneo, ya que tanto los patrones de distribución de la lagartija unisexual como los de sus progenitores gonocóricos pudieron ser determinados en parte por una alteración ecológica en la Península de Yucatán durante el periodo clásico maya (Lee, 1996)

Con la información generada hasta la fecha, se ha demostrado que la reproducción clonal puede evolucionar no solo a través de la hibridación de distintas especies biológicas, sino también por el entrecruzamiento de poblaciones genéticamente diferentes de la misma especie nominal (Darevsky, 1992), como en el caso de los linajes unisexuales de *C. lemniscatus*.

Sin embargo, la hibridación no es el único mecanismo por el cual se puede generar la partenogénesis. Algunos autores sugieren que este tipo de reproducción surge en un principio por la diploidización espontánea de los óvulos, lo cual produce hembras capaces de reproducirse por partenogénesis (Peccinini, 1971; Cuellar, 1974 y Cuellar *et al.*, 1995). Según la teoría del origen espontáneo, la partenogénesis no es resultado directo de la hibridación, y la alotriploidia surge únicamente después de que se ha adquirido genéticamente la capacidad de producir consistentemente óvulos no reducidos por individuos que en un principio eran autodiploides unisexuales. De este modo, y de acuerdo con la teoría del origen espontáneo, la partenogénesis diploide y la poliploidia son una secuencia natural de eventos (Cuellar, 1974).

Un ejemplo de reptiles unisexuales con origen espontáneo de la partenogénesis, es el de los geckos del complejo *Lepidodactylus lugubris*. Los estudios cariológicos y electroforéticos muestran que estas lagartijas tienen un nivel muy bajo de polimorfismo proteico y un grado muy bajo de heterocigosidad. Además, forman numerosos clones diploides y triploides, que son morfológicamente indistinguibles (Pasteur *et al.*, 1987).

Otro ejemplo del origen espontáneo ocurre dentro de las lagartijas nocturnas del género *Lepidophyma*. Bezy (1972, 1989) indica que la especie centroamericana *L. flavimaculatum* comprende dos tipos de poblaciones, unas compuestas de individuos partenogenéticos (en Panamá y Costa Rica) y otras integradas por individuos de ambos sexos (en México y norte de América Central). Además, señala que los individuos de ambos tipos de

poblaciones son morfológica y genéticamente homogéneos. Por este tipo de evidencias, el autor sugiere que las poblaciones partenogenéticas se originaron espontáneamente de una gonocórica, sin necesidad de hibridación.

Los ejemplos anteriores muestran que las cuestiones referentes al origen de la partenogénesis en reptiles son complicadas y difíciles de resolver. Por ello, se han utilizado varios tipos de análisis (morfológicos, electroforéticos y de ADN mitocondrial) para establecer el posible origen de las especies partenogenéticas. Sin embargo, los estudios cariológicos han tenido una relevancia enorme, no solo en el esclarecimiento del origen de las especies partenogenéticas sino también en la identificación de las especies parentales (Darevsky *et al.*, 1985).

II. HISTOCOMPATIBILIDAD

A. Transplantes de Piel en Lacertídeos

Un gran número de estudios inmunológicos han demostrado la ausencia de respuesta inmune al efectuar transplantes de tejidos entre los miembros de una especie partenogenética (Cuellar, 1977b y 1984). Debido a su reproducción clonal, en los organismos partenogenéticos la progenie es genéticamente similar o idéntica a su madre. Por lo tanto, los tejidos donados por otro miembro de la población no son reconocidos como extraños por el receptor. Los individuos de especies gonocóricas, por su parte, rechazan los transplantes de tejidos realizados entre ellos, debido a que los

donadores generalmente poseen diferentes propiedades antigénicas o inmunológicas que las de sus receptores (Cuellar y Smart, 1977).

Teóricamente, la tasa de rechazo debe variar de acuerdo al grado de relación genética; los individuos genéticamente más distantes presentarán un mayor grado de histoincompatibilidad (Cuellar y Smart, 1977).

Durante mucho tiempo, los trasplantes de piel entre los individuos de varias especies de lagartijas fueron realizados para demostrar que dichas especies eran partenogénicas. Maslin (1967) propuso que *C. tessellatus* era una especie unisexual, al observar que los injertos realizados entre varios clones de esta lagartija fueron permanentemente aceptados. Pero además de demostrar la existencia de homogeneidad genética entre los individuos de una especie partenogénica, las pruebas de histocompatibilidad pueden detectar las posibles diferencias entre ellos y hacer evidente la existencia de distintos clones entre las poblaciones de una especie (Cuellar 1984, Abuhteba, 1990).

Además, los estudios de histocompatibilidad pueden en un momento dado, indicar el número de veces que la partenogénesis ha surgido independientemente dentro de una especie. Si los trasplantes realizados entre los individuos de una especie son aceptados, se considera que dicha especie constituye un solo clon, y que por lo tanto, tuvo un origen único. Por otra parte, si los trasplantes entre algunos individuos son rechazados, puede proponerse un origen independiente para cada clon y un origen múltiple para una determinada especie (Frost y Wright, 1988).

Para las especies del complejo *C. cozumela*, se han propuesto tres eventos de hibridación independientes entre *C. angusticeps* y *C. deppii*, para dar origen a cada una de las tres especies (Walker, 1986). Si solo ocurrieron esos tres eventos, los individuos de cada una de las especies deben ser genéticamente homogéneos a lo largo de toda su distribución.

B. Rechazo de los Transplantes de Piel en Lacertilios

Cuando se realiza el transplante de un tejido del donador a un receptor no relacionado, se presenta el rechazo del injerto. Entre los lacertilios se han observado dos tipos de rechazo a los injertos de piel:

1. Rechazo abrupto, que ocurre entre los 15 y 90 días posteriores al transplante y se caracteriza por hemorragias en el sitio del transplante, disolución de las escamas y una eventual degradación del injerto; y
2. Rechazo gradual, el cual puede presentarse a partir de los 100 días posteriores al transplante y se caracteriza por el levantamiento del injerto alrededor del tejido del hospedero, mientras las escamas se melanizan (adquiriendo un color oscuro), se colapsan y se encogen gradualmente (Cuellar, 1977b).

C. Diversidad Clonal en Lacertilios Partenogenéticos

A pesar de que por mucho tiempo se les ha considerado como especies evolutivamente terminales en las que ya no puede haber evolución, en las especies de lagartijas partenogenéticas existe usualmente cierto grado de diversidad clonal.

La diversidad clonal en las especies partenogenéticas, ha sido definida como la variación genética reconocible dentro de un taxón, originado por uno o más eventos de hibridación entre las dos o tres mismas especies gonocóricas. Hibridaciones múltiples entre las mismas especies gonocóricas pueden producir dos o más clones polifiléticos (con múltiples orígenes) de un complejo partenogenético, pero también, la recombinación y/o las mutaciones dentro de un linaje partenogenético ya establecido, pueden originar complejos clonales con patrones jerárquicos de distancias genéticas entre cada uno de los clones. Parker *et al.*, (1989) propusieron una filogenia hipotética para los complejos clonales de *Cnemidophorus*. El modelo sugiere varias predicciones acerca de la distribución de la variación genética y morfológica entre los diferentes clones:

- 1) Los clones polifiléticos deben diferir en varios loci genéticos y deben mostrar asociación aleatoria de genotipos;
- 2) Si la hibridación múltiple es seguida de mutaciones o recombinaciones, pueden resultar dos o más grupos de clones, mostrando mayor distancia genética interclonal y mayores diferencias en caracteres morfológicos entre los grupos, que dentro de ellos;
- 3) Los clones raros diferirán en uno o pocos loci genéticos y serán simpátricos con un clon ancestral, con el cual serán morfológicamente muy parecidos y;
- 4) Suponiendo algún efecto ecológico de la diversidad generada por el origen múltiple, los clones polifiléticos deben ser ecológicamente distinguibles.

Existen varias formas de detectar la diversidad clonal entre los lacertilios partenogénéticos, pero ninguno tan sensible como la técnica de transplantes de piel (Abuhteba, 1990), ya que con ella puede conocerse incluso la diversidad genética críptica.

III. REPRODUCCIÓN

A. Patrones Reproductores

En numerosos trabajos se ha considerado que el periodo de actividad reproductora es un aspecto importante de la estrategia reproductora de las especies. Se ha demostrado que los reptiles exhiben diferentes patrones de actividad reproductora, y en general pueden presentar los siguientes tipos:

1. Reproducción continua o acíclica con niveles de actividad similares durante todo el año;
2. Reproducción continua con niveles variables en la intensidad de la actividad reproductora y
3. Reproducción discontinua o estacional con periodos de actividad gonadal alternados con periodos de quiescencia (Licht, 1984).

Se ha observado que los reptiles que habitan en latitudes templadas presentan cierto grado de estacionalidad en su fisiología reproductora. Asimismo, las especies que habitan en latitudes bajas e incluso en regiones tropicales y de bajas altitudes, muestran una pronunciada estacionalidad en su actividad gonadal [v. gr. *Sceloporus cozumelae* (Fitch, 1970) y *Anolis carolinensis* (Jones, 1978)]. Pero existen también numerosos registros que indican que algunas especies de reptiles, principalmente aquéllas que

habitan los trópicos húmedos y estables, son reproductores continuos (v. gr. *Lepidodactylus lugubris* y *Ameiva ameiva*; Fitch, 1970). En estas especies, uno o ambos sexos pueden ser reproductores continuos ya sea a nivel individual o poblacional (Licht, 1984).

Entre las lagartijas de ambiente tropical se presentan comúnmente dos tipos de patrones reproductores: un primer patrón es aquel que se presenta en ambientes estacionales y se caracteriza porque las hembras presentan una nidada o algunas nidadas pequeñas durante un periodo limitado del año (en primavera y verano) y porque el tamaño de nidada se correlaciona positivamente con la longitud de la hembra. Un segundo patrón es el que se presenta en ambientes no estacionales y se caracteriza porque las hembras producen nidadas pequeñas a lo largo del año y porque el número de huevos no se correlaciona con la longitud de la hembra (García Collazo *et al.*, 1993).

En el género *Cnemidophorus*, se han realizado varios estudios en los que se tratan diversos aspectos de la reproducción de especies de ambientes templados; en contraste, la literatura concerniente a las especies tropicales es escasa. Los trabajos realizados indican que en ambientes templados, el periodo reproductor comienza en los meses de primavera y finaliza en verano (como en *Cnemidophorus tigris*; Goldberg, 1976), que es cuando los adultos finalizan su actividad. En las especies tropicales la actividad y la estación reproductora suelen ser más largas y muchas veces (si el ambiente lo permite) la reproducción es continua, tal y como sucede en *C. ocellifer* (Vitt, 1983) al noreste de Brasil, en *C. lemniscatus* (León y Cova, 1973) en

Venezuela y en *C. murinus* (Dearing y Schall, 1994) en la isla caribeña de Bonaire.

Los estudios realizados con lacertilios partenogénéticos del género indican que éstos son ovíparos, presentan ciclos estacionales (de primavera y verano), tienen tamaños de nidadas pequeños y pueden producir una o varias nidadas durante la estación de reproducción (Vitt y Breitenbach, 1993). Además se ha visto que procesos como la vitelogénesis y la gestación, que en lagartijas gonocóricas abarcan algunos meses, en lagartijas unisexuales se llevan a cabo en solo unas semanas (p. ej. *Cnemidophorus uniparens*; Cuellar, 1971). Es decir, las lagartijas partenogénéticas tienden a optimizar el tiempo dedicado a la reproducción (Darevsky, 1992). Se ha propuesto también, que la prolificidad de los organismos partenogénéticos es casi siempre más alta que aquella de las formas gonocóricas relacionadas, aún si el número de crías por hembra es el mismo. Además, el incremento potencial de individuos por generación es del doble en especies partenogénéticas, ya que todos los individuos son hembras.

Maslin (1963) señaló, que existen hembras reproductivamente activas de *C. cozumela* durante junio y julio, y que posiblemente los individuos presentan nidadas múltiples.

B. Morfología de los Ovarios de los Reptiles

En los reptiles, los ovarios son estructuras pareadas que tienen formas ovales (en lagartijas y tortugas) o alargadas (en serpientes). Las gónadas se componen de diferentes tipos de tejidos, los cuales, tienen como

principal función, producir gametos y secretar hormonas (esteroides) sexuales (Licht, 1979).

El ovario posee un epitelio transparente y a través de él pueden observarse distintos tipos de folículos: pequeños o inmaduros (previtelogénicos) y grandes o maduros (vitelogénicos).

Histológicamente los ovarios se componen de epitelio ovárico, lechos germinales, estroma ovárico, ovocitos en diferentes etapas de desarrollo, folículos atrésicos y cuerpos lúteos (Duke, 1978).

El epitelio ovárico de los reptiles está constituido generalmente por una sola capa de células cuboidales (Miller, 1948).

Los lechos germinales son estructuras que se componen de ovogonias y ovocitos en estadios de desarrollo tempranos, los cuales se caracterizan por carecer de tecas. El número de lechos puede ser de uno o más por ovario y su cantidad varía dependiendo de la especie (Miller, 1948).

El estroma es un tejido conectivo celular y fibroso que se encuentra ocupando el espacio interparenquimal del ovario. Se compone de fibras de colágeno con algunos fibroblastos esparcidos y una red espesa de vasos sanguíneos (Duke, 1978).

C. Atresia Folicular

La atresia se define como la situación durante la cual el folículo pierde su integridad y el ovocito no es liberado (Byscov, 1978). Es un fenómeno frecuente entre los reptiles y puede presentarse durante cualquier etapa de desarrollo folicular, aunque es más común en ovarios

postovulatorios, los cuales también presentan cuerpos lúteos (Byscov, 1978 y Jones *et al.*, 1978)

La atresia folicular se caracteriza porque las células de la granulosa, y en muchas ocasiones también las de las tecas, invaden al ovocito y remueven el contenido del folículo degenerándolo paulatinamente.

El mecanismo mediante el cual se produce y controla la atresia es desconocido, pero se propone que la atresia ocurre cuando falta el estímulo hormonal que permite el desarrollo folicular (Browing, 1973). Sobre el papel fisiológico de los folículos atrésicos se conoce poco, pero datos de estudios histoquímicos sugieren una función esteroideogénica (Saidapur, 1978).

La atresia folicular es también un factor importante en la regulación del tamaño de camada de varias lagartijas (Méndez de la Cruz *et al.*, 1993). En una gran cantidad de vertebrados, el número de células germinales en el tejido ovárico excede enormemente el número de folículos producidos en cada ciclo reproductor. En los ovarios de muchos vertebrados existen diversos tipos de selección; de la gran cantidad de folículos presentes en el ovario, pocos son seleccionados para que crezcan, maduren y sean ovulados. El resultado de la interacción de los distintos procesos que provocan atresia en algún momento de la vida folicular, producirá el patrón ovulatorio de cada especie y finalmente determinará el tamaño de la nidada (Jones, 1978).

II. Tamaño de la nidada

El tamaño de la nidada (número de huevos producidos por una hembra), es considerado uno de los aspectos de mayor importancia dentro de

la estrategia reproductora de las especies (Ballinger, 1973).

La variación en el tamaño de la nidada ha sido atribuida a diversos factores ecológicos, anatómicos y fisiológicos. Dentro de los ecológicos se encuentran la altitud, el clima, la latitud y la disponibilidad de alimento; dentro de los anatómicos, el tamaño del cuerpo de la hembra y dentro de los fisiológicos, el número de lechos germinales en el ovario, la vascularidad ovárica y el número de folículos atrésicos (ver Méndez de la Cruz *et al.*, 1993).

Para el género *Cnemidophorus*, el número de nidadas que presenta una especie parece estar relacionado con la duración de la estación reproductora. Las especies de altitudes y latitudes altas (*C. inornatus* y *C. tigris*) producen sólo una nidada por año, mientras que algunas especies tropicales producen tres (*C. ocellifer*). Poblaciones de los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos y de los ambientes tropicales de Centroamerica producen dos o más (ver Vitt y Breitenbach, 1993). El número de huevos promedio por nidada es variable dentro de las especies del género y puede ser desde uno en *C. arubensis* (Schall, 1983) y *C. murinus* (Dearing y Schall, 1994) hasta 5.9 en *C. sacki* (Walker, 1981).

OBJETIVOS

- a) Establecer el mecanismo de origen de la partenogénesis en *Cnemidophorus cozumela*, a través del análisis cariológico de las especies partenogenéticas *C. cozumela* y *C. maslini* y de las especies propuestas como parentales, *C. angusticeps* y *C. deppii*.

- b) Determinar a través de trasplantes de piel, el grado de homogeneidad genética entre los individuos de distintas poblaciones de *C. cozumela* e inferir acerca del número de eventos (espontáneos o de hibridación), que dieron origen a esta especie. Además, se pretende establecer el periodo al que se manifiesta la respuesta inmune en esta especie, al efectuar trasplantes de piel con individuos de *C. rodecki*.

- c) Definir algunas de las estrategias reproductoras (longitud a la madurez sexual, ciclo reproductor y tamaño de nidada) de la lagartija partenogenética *C. cozumela* y establecer si la partenogénesis le confiere ventajas a nivel reproductor.

ÁREAS DE ESTUDIO

I. ISLA COZUMEL

Isla Cozumel está ubicada al noreste de la Península de Yucatán, en el Estado de Quintana Roo y se ubica entre las coordenadas 20° 36' de latitud norte y 86° 44' de longitud oeste (Fig. 1). Presenta un clima Am(f)(i), cálido húmedo con lluvias intensas en verano, con una precipitación anual de 1570 mm y una temperatura media anual de 25.5° C, con una variación entre los meses más frío y más cálido de 3.9° C (García, 1981).

Vegetación

La vegetación de Cozumel, como la de todo el estado de Quintana Roo, se encuentra constituida por asociaciones vegetales de clima cálido. Las playas donde se localizan los lacertilios están cubiertas de vegetación halófila (Fig. 1). Esta comunidad se compone principalmente de arbustos (p. ej. *Coccoloba uvifera*, *Suriana maritima*) y herbáceas erectas y postradas (p. ej. *Ipomea alba*, *I. pescaprae*, *Crotalaria pumila*, *Portulaca oleracea*) expuestas a fuertes vientos, elevada insolación y salinidad alta (Téllez Valdez *et al.*, 1989).

Geología

El subsuelo de Cozumel está formado por rocas calizas de colores blancos, grises y amarillos impuros; a veces las rocas son cristalinas,

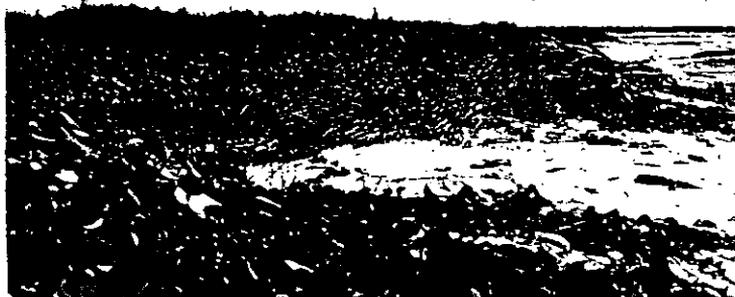
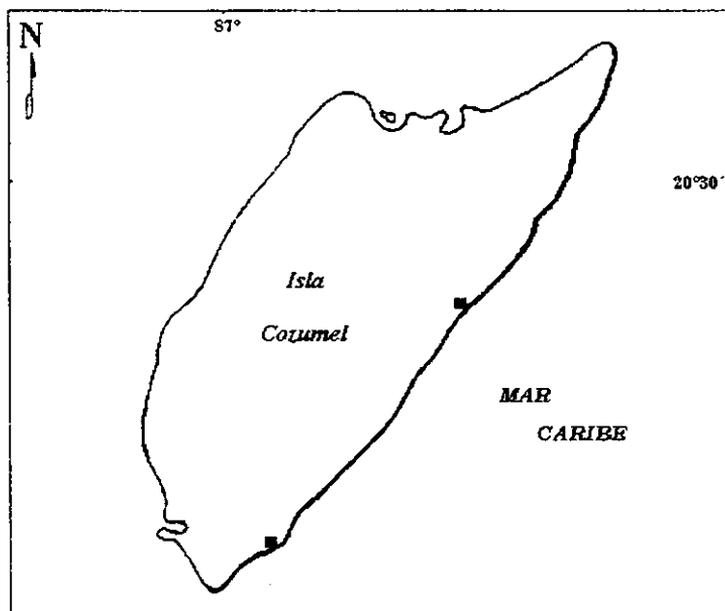


Figura 1. Localización de las zonas de estudio de *Cnemidophorus cozumela* y vista del hábitat que ocupa esta lagartija, en Cozumel, Quintana Roo.

macizas y se encuentran en capas regulares de poco o mediano espesor. El subsuelo que conforma la isla, es parte de la formación Chichén Itzá (Escobar Nava , 1986).

Suelo

Los suelos de Cozumel están clasificados dentro del tipo Tzekel, los cuales se caracterizan por ser calcáreos, pedregosos con láminas y de baja fertilidad (Escobar Nava,1986).

Hidrología

Sobre el relieve terrestre del estado de Quintana Roo no existen corrientes superficiales de agua. El agua de lluvia desaparece por absorción; el escurrimiento es nulo y la evaporación es máxima. El agua que se filtra realiza un desgaste subterráneo, ahueca las rocas y forma depósitos llamados cenotes. Existen también depósitos temporales de agua denominados "sartenejas" (Escobar Nava, 1986).

II. BACALAR

La zona de estudio se encuentra ubicada al noroeste de Chetumal, al sur del Estado de Quintana Roo, a los 18° 49' 40'' de latitud norte y 88° 23' 11'' de longitud oeste (Fig. 2). Presenta un clima AW (X')i, cálido subhúmedo con lluvias en verano y parte de invierno. Presenta una precipitación anual de 1200 mm y una temperatura media anual de 26° C (García, 1986).

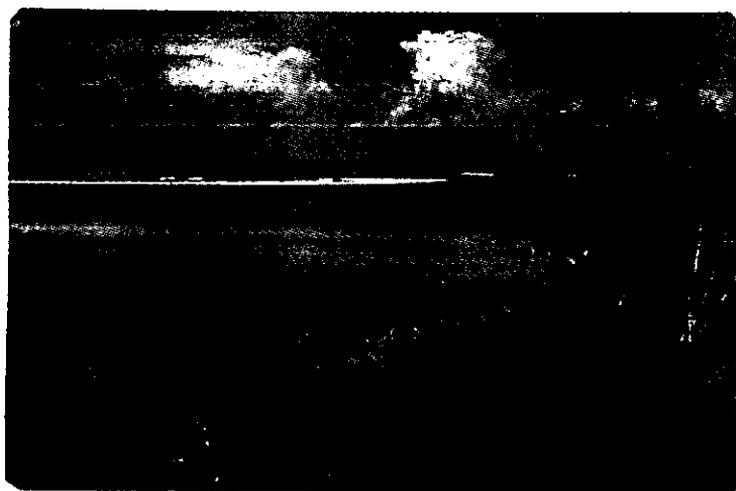
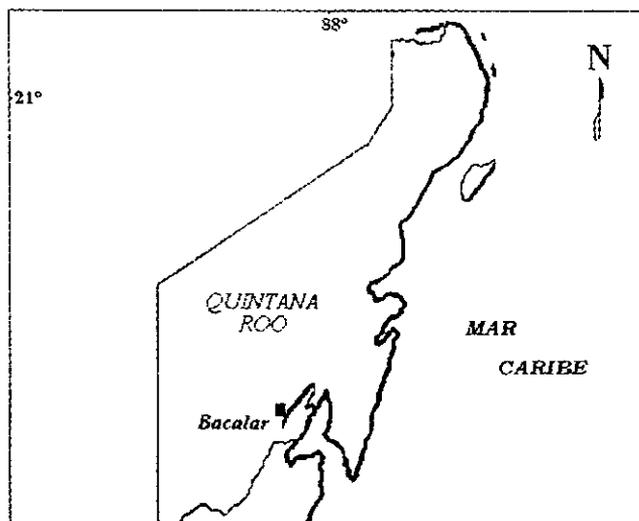


Figura 2. Localización y vista de Bacalar, zona de estudio de *Cnemidophorus angusticeps*, en el estado de Quintana Roo.

Vegetación

La vegetación de la zona de estudio (Fig. 2) es la característica de la selva mediana caducifolia (Escobar Nava, 1986).

Geología

El subsuelo de la zona sur de Quintana Roo se caracteriza por la presencia de rocas calizas cretáceas blancas, amarillentas blandas, esféricas o laminadas arcillosas en sus niveles inferiores, con algunos niveles delgados de yeso y esferas calizas amarillentas. En las cercanías a la laguna de Bacalar, superficialmente, las rocas forman láminas duras de color gris negro. El subsuelo de esta zona forma parte de la formación denominada Bacalar (Escobar Nava, 1986).

Suelo

El suelo que rodea a la laguna de Bacalar es clasificado como Tzekel-Kanhab en Alkaché, y se caracteriza por ser húmico, negro, húmedo y de fertilidad alta (Escobar Nava, 1986).

 hidrología

En todo el estado de Quintana Roo la circulación del agua es subterránea; casi no existen las corrientes superficiales. La laguna de Bacalar, que desagua en el Río Hondo, es una de las lagunas más importantes del estado (Escobar Nava, 1986).

III. PLAYA MIRAMAR

Está ubicada en el municipio de Centla, en la región centro-norte del Estado de Tabasco, a los 18° 31' 40" de latitud Norte y 92° 45' de longitud oeste (Fig. 3). Presenta un clima Aw", (x')ig, caliente subhúmedo con lluvias abundantes en verano, con una precipitación anual de 1420.7 mm y una temperatura media anual de 26° C (García, 1981).

Vegetación

La vegetación en esta zona es predominantemente halófila y está compuesta principalmente por herbáceas y arbustos (Fig. 3).

Geología

Geológicamente, la mayor parte del estado de Tabasco se ubica en la provincia denominada Llanura Costera del Golfo Sur. En el subsuelo se encuentra una sucesión de materiales que van de rocas sedimentarias del Cuaternario a rocas sedimentarias e ígneas del Terciario (Ortiz Gil *et al.*, 1994).

Suelo

En la llanura tabasqueña predomina un suelo aluvial (Gleysol), que se caracteriza por ser hidromórfico y salino, con un alto contenido de materia orgánica.

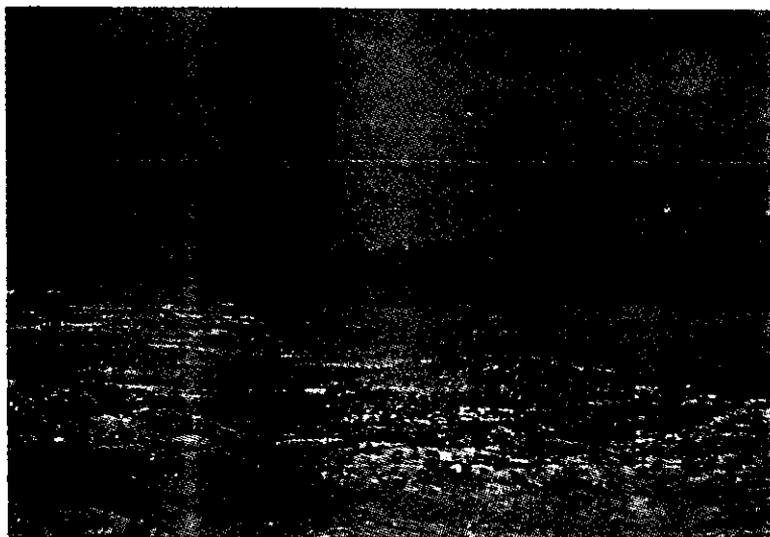
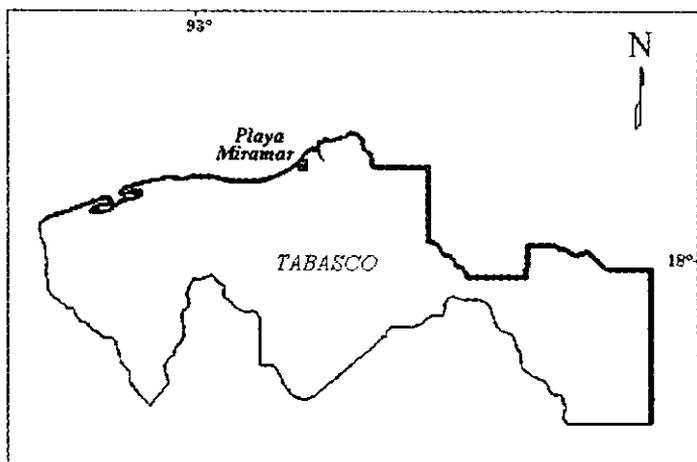


Figura 3. Localización y vista de Playa Miramar, zona de estudio de *Cnemidophorus depyii*, en el estado de Tabasco.

MATERIAL Y METODO

Los ejemplares ($n = 162$) utilizados para realizar los diferentes estudios fueron recolectados durante los años de 1994 y 1995 (para estudios de reproducción e histocompatibilidad) y en 1996 y 1997 (para los estudios cariológicos y de histocompatibilidad).

Para capturar a los animales, se utilizó una trampa de intercepción hecha de tela de alambre, de 2.5 m de largo por 50 cm de ancho.

I. CARIOLOGÍA

Con el fin de establecer el origen de la lagartija partenogenética *C. cozumela*, se efectuó el análisis cariológico de la especie unisexual ($n = 15$) y de las dos especies gonocóricas propuestas como parentales: *C. angusticeps* ($n = 4$) y *C. deppii* ($n = 8$). Además, por la estrecha relación filogenética presentada con *C. cozumela*, también fue establecido el cariotipo de la lagartija partenogenética *C. maslini* ($n = 15$; Fig. 4).

Los cromosomas se obtuvieron utilizando una modificación de la técnica de médula ósea propuesta por Baker *et al.* (1982), que consiste en lo siguiente:

De 24 a 36 horas antes de sacrificar a los organismos (generalmente adultos), se les aplicó en una pata, una inyección con una solución de azúcar y levadura (0.5 g de azúcar, 0.5 g de levadura y 7 ml de agua), hasta producir una hinchazón. Lo anterior con el fin de provocar una respuesta inmune y promover la división celular (principalmente de los leucocitos).

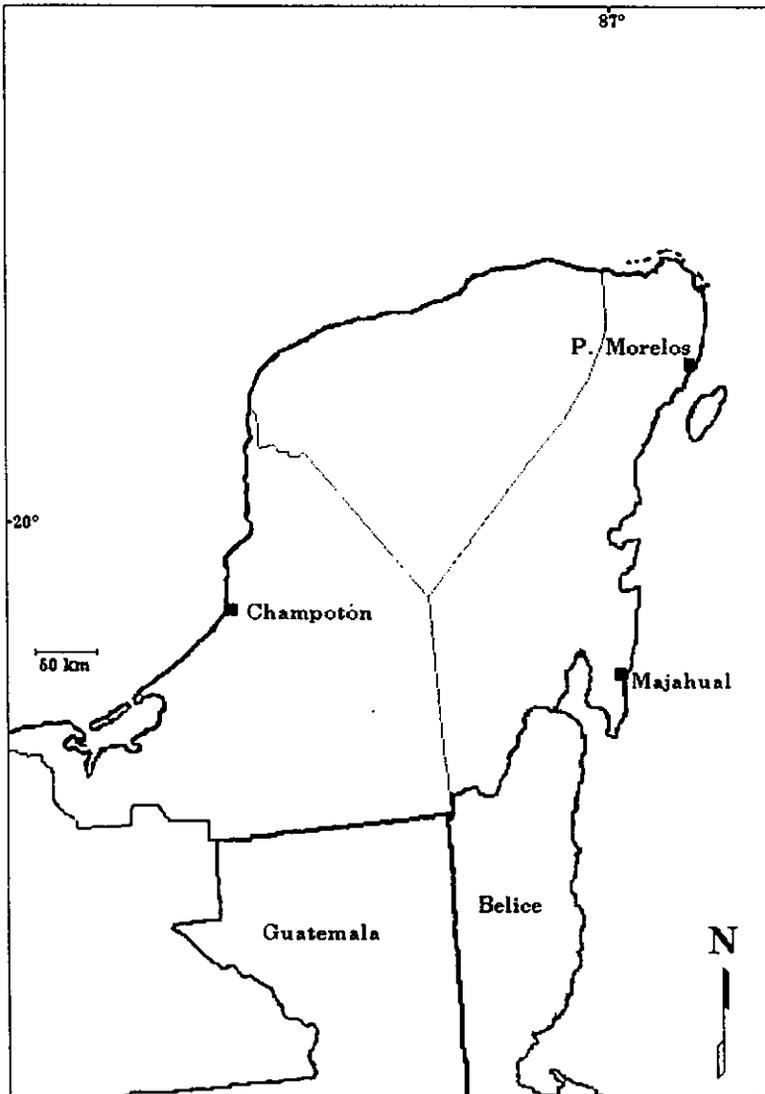


Figura 4. Zonas de estudio de *Cnemidophorus maslini* en la Península de Yucatán.

Transcurridas 24 horas, a cada animal se le inyectaron 0.2 ml de colchicina al 0.05% dentro de la cavidad corporal y se les dejó reposar de 2 a 6 horas en sus terrarios, al calor de focos infrarrojos de 250 watts.

Posteriormente, los animales fueron sacrificados e inmediatamente se les extrajeron los huesos largos (fémur) de los miembros posteriores, los cuales se colocaron en un mortero y se maceraron en 6 ml de solución de KCl 0.075 M.

La suspensión celular obtenida se pasó a un tubo de centrifuga y se dejó reposar por 30 minutos a temperatura ambiente. Después de transcurrido este tiempo se centrifugó por tres minutos a 800 rpm. Posteriormente se removió el sobrenadante y con aire burbujeante se resuspendieron las células del botón.

Al botón resuspendido de cada tubo se le agregó 5 ml de fijador de Carnoy (3 partes de metanol y 1 de ácido acético) y nuevamente se centrifugó por 3 minutos a 800 rpm. Después se eliminó el sobrenadante y el botón celular se resuspendió en 5 ml de fijador nuevo.

Finalmente se realizaron 2 o 3 centrifugaciones más del material (para tener cromosomas más esparcidos) hasta obtener un botón celular pequeño, el cual se resuspendió en una pequeña cantidad de fijador (aproximadamente 0.5 ml).

Las preparaciones de los cromosomas se realizaron mediante el goteo de la suspensión celular sobre portaobjetos limpios y secados a la flama y se tiñeron con colorante Giemsa (Sigma: Tipo Azure B) a una dilución de 1:20, durante 20 a 25 minutos.

Una vez teñidas las preparaciones, se observaron mediante un fotomicroscopio óptico (Zeiss). Para definir el cariotipo de las cuatro especies, se analizaron de 5 a 10 grupos de cromosomas de cada ejemplar, mismos que se clasificaron de acuerdo al criterio de Levan *et al.* (1964).

II. HISTOCOMPATIBILIDAD

Para realizar los estudios de histocompatibilidad se mantuvo en cautiverio un total de 45 lagartijas de *C. cozumela* y 15 de *C. rodecki*.

Los individuos se mantuvieron en terrarios de plástico con las siguientes dimensiones: 76 cm de largo, 48 cm de ancho y 21 cm de alto. Los terrarios contenían arena estéril (del sitio donde habitan las lagartijas) con una profundidad de 3 a 5 cm aproximadamente y cortezas de árbol que les servían como refugio. El calor les fue proporcionado con lámparas de luz infrarroja de 250 watts que se colocaron a 35 cm de distancia del sustrato, y con lámparas Vita-Lite colocadas a una distancia de 30 cm, se les suministró una luz similar a la solar (principalmente luz UV). Tanto el calor como la luz fueron proporcionados diariamente por un periodo de 6 a 9 horas.

El alimento diario de los lacertilios consistió principalmente de larvas de coleópteros y de lepidópteros. El agua por su parte, estuvo siempre disponible en bebederos.

Para distinguirlas, cada lagartija fue marcada permanentemente mediante la ectomización de falanges.

Los trasplantes de piel se realizaron usando la técnica propuesta por Cuellar (1976):

Veinticuatro horas antes de realizar los trasplantes se puso pegamento quirúrgico (VI - DRAPE) en forma de círculos en la región dorsal de las lagartijas para facilitar la manipulación de la piel. El número de círculos estaba en función del número de trasplantes a realizar.

Para realizar los trasplantes, los animales fueron anestesiados mediante una inyección subcutánea de ketamina (dilución de 1:10) en la región del cuello. Posteriormente, la piel de la región dorsal de los lacertilios (donadores y receptores) se levantó con unas pinzas de punta fina y usando una perforadora quirúrgica se cortó en forma de círculo de aproximadamente 2 a 2.5 mm de diámetro. Los círculos de piel, se colocaron en el individuo receptor en forma perpendicular a su patrón de escamas, para una posterior y más fácil observación.

Después de intercambiar los fragmentos de piel, se dejó secar la sangre que se presentaba en el área y para evitar su pérdida prematura, cada injerto fue cubierto con pegamento.

Entre *C. cozumela* y *C. rodecki*, se realizaron dos experimentos de histocompatibilidad (Cuadro 2), en los que se utilizaron ejemplares de *C. cozumela* (n = 14) del este de Cozumel y de *C. rodecki* (Fig. 5), de Puerto Juárez (n = 12), Isla Contoy (n = 2) e Isla Mujeres (n = 1).

Entre los 45 individuos de *C. cozumela*, se realizaron cuatro series de trasplantes de piel (Cuadro 3). Los experimentos consistieron en intercambiar 238 fragmentos de piel entre lacertilios de una población del este y una del sur de Isla Cozumel.

Cuadro 2. Experimentos de histocompatibilidad realizados entre tres poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* y una de *C. cozumela*

EXPERIMENTO	FECHA	n				XENOINJERTOS					
		PJ	IC	MI	C	PJ vs C	C vs PJ	IC vs C	C vs IC	MI vs C	C vs MI
A	13-06-95	2	2	--	4	2	2	2	2	--	--
B	07-07-95	10	--	1	10	28	28	--	--	1	1
TOTAL		12	2	1	14	30	30	2	2	1	1

Donde: PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy, MI = Isla Mujeres. C = Cozumel y n = Número de ejemplares.

Cuadro 3. Experimentos de histocompatibilidad realizados entre individuos de dos poblaciones de *Cnemidophorus cozumela*

EXPERIMENTO	FECHA	n		AUTOINJERTOS		ALOINGERTOS			
		E	S	E	S	E-E	E-S	S-S	S-E
1	07-07-95	9	--	9	--	18	--	--	--
2	23-07-95	9	9	9	9	18	27	18	27
3	04-05-96	8	5	11	5	12	25	--	25
4	06-07-96	5	--	5	--	20	--	--	--
TOTAL		31	14	34	14	68	52	18	52

Donde: E = Este de Cozumel, S = Sur de Cozumel y n = Número de ejemplares.

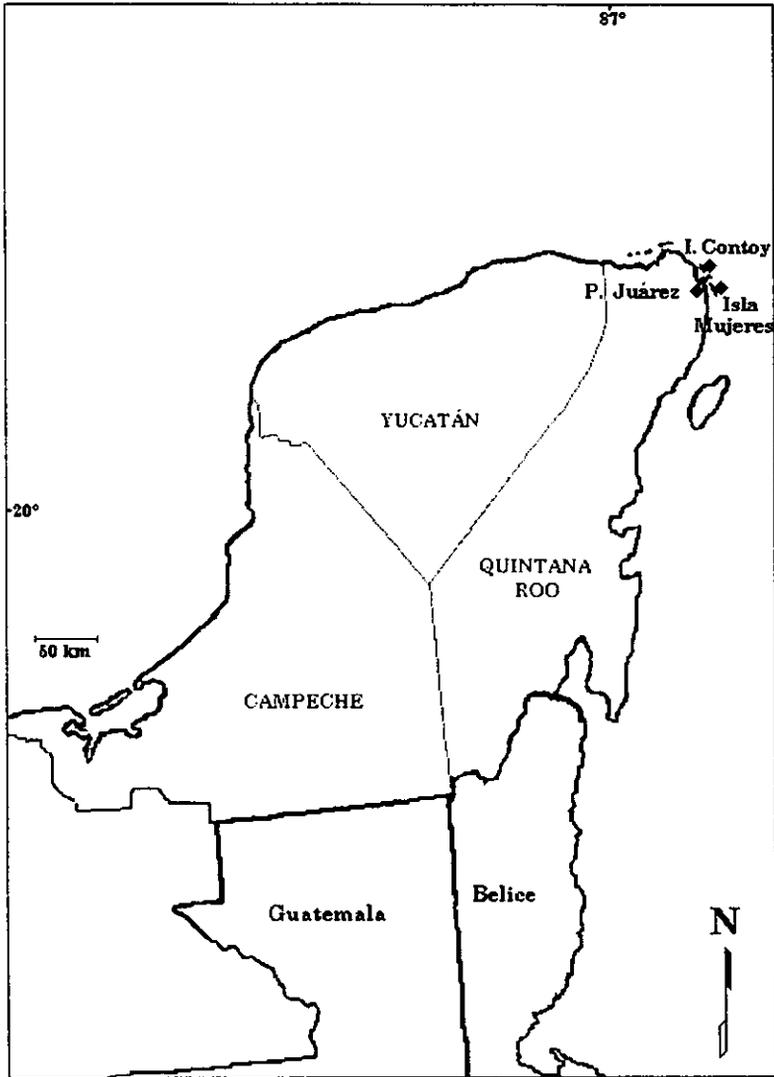


Figura 5. Zonas de estudio de *Cnemidophorus rodecki*, en el estado de Quintana Roo.

Los injertos (autoinjertos¹, aloinjertos² y xenoinjertos³), fueron observados mediante un microscopio estereoscópico, semanalmente durante los primeros dos meses, luego quincenalmente y finalmente, una vez al mes.

III. REPRODUCCIÓN

Con el fin de establecer el ciclo reproductor de *Cnemidophorus cozumela*, se realizaron recolectas mensuales de este lacertilio de noviembre de 1994 a octubre de 1995 (aproximadamente 5 individuos por mes), en una población al este de Cozumel.

En el laboratorio, se registraron el peso y la longitud (LHC) de cada animal. Posteriormente los animales se sacrificaron por hipotermia y se disecaron extrayéndoles las gónadas y los oviductos, los cuales posteriormente se fijaron en formol al 10% neutro. Además se identificó el estadio reproductor (inmadurez, previtelogénesis, vitelogénesis y gestación) de cada lagartija.

Para establecer el periodo de actividad reproductora se graficaron los porcentajes mensuales de hembras en cada fase reproductora.

Posteriormente, se eligieron algunas gónadas representativas de cada mes y se procesaron histológicamente, mediante la técnica histológica convencional (deshidratación en alcoholes graduales, inclusión en parafina, corte a 5 μ y tinción con hematoxilina-eosina).

¹Autoinjerto: Transplante realizado de una región a otra del mismo individuo

²Aloinjerto: Transplante realizado entre individuos de la misma especie

³Xenoinjerto: Transplante realizado entre individuos de dos especies distintas

Para establecer el tamaño de nidada, se contó el número de huevos presentes en los oviductos. Además este número se correlacionó con la longitud hocico-cloaca de la hembra, utilizando el coeficiente de correlación de Pearson y un nivel de significancia menor o igual a 0.05.

RESULTADOS

I. CARIOLOGÍA

A continuación se describen los cariotipos de las lagartijas partenogenéticas *Cnemidophorus cozumela* y *C. maslini* y los de sus especies parentales.

A. *Cnemidophorus deppii* (especie paterna)

El número diploide de cromosomas observado en los leucocitos de *C. deppii*, fue de 50: 13 pares de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas acrocéntricos. Otra característica del cariotipo de esta lagartija es la presencia de satélites terminales en los cromosomas del quinto par (Figs. 6 y 7).

B. *C. angusticeps* (especie materna)

El número diploide de cromosomas observado en *C. angusticeps* fue de 44: presenta 14 pares de macrocromosomas (un par de cromosomas submetacéntricos y 13 pares de subtlocéntricos) y 8 pares de microcromosomas subtlocéntricos (Figs. 8 y 9). El par número 1, se caracteriza por presentar terminales satélites en los brazos más cortos, los cuales solo se alcanzan a ver en algunas de las preparaciones.

C. C. cozumela

La lagartija partenogenética *C. cozumela* presenta un número diploide de 50 cromosomas: 30 macrocromosomas (11 subtelocéntricos y 19 acrocéntricos) y 20 microcromosomas (12 acrocéntricos y 8 subtelocéntricos). Aparentemente, el macrocromosoma acrocéntrico 9, es un cromosoma SAT (Figs. 10 y 11).

D. C. maslini

El número diploide de cromosomas observado en *C. maslini*, fue de 47: incluye un total de 27 macrocromosomas (1 submetacéntrico, 13 acrocéntricos y 13 subtelocéntricos) y 20 microcromosomas (12 acrocéntricos y 8 subtelocéntricos). El cromosoma submetacéntrico y el quinto macrocromosoma acrocéntrico son cromosomas SAT (Figs. 12 y 13).



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25

5 μ

Figura 6. Cariotipo de *Cnemidophorus deppii*, especie propuesta como parental (paterna) de *C. cozumela*. El cariotipo esta integrado por 50 cromosomas acrocéntricos. Los cromosomas del quinto par (señalados con el número 5), se caracterizan por la presencia de satélites terminales.

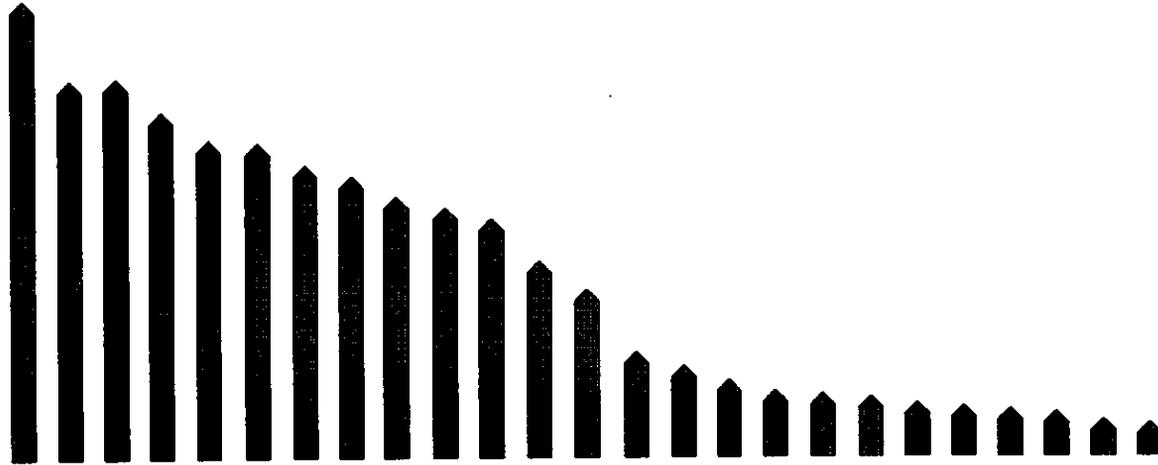
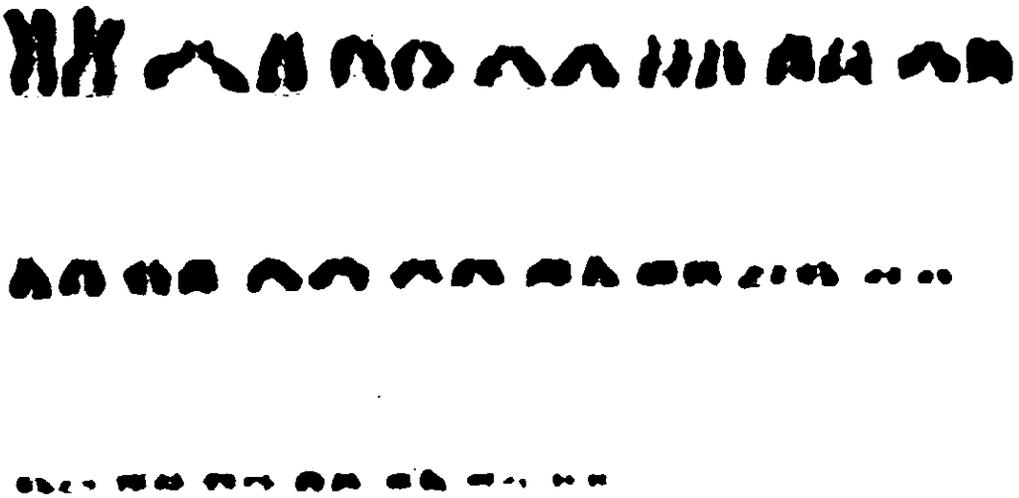


Figura 7. Representación esquemática del cariotipo de *Cnemidophorus deppii* (n = 25).



5 μ

Figura 8. Cariotipo de *Cnemidophorus angusticeps*, especie propuesta como parental (materna) de *C. cozumela*. El cariotipo esta integrado por 44 cromosomas: 1 par de cromosomas submetacéntricos y 21 pares de cromosomas subteloicéntricos. El par 1 se caracteriza por la presencia de terminales satélites.

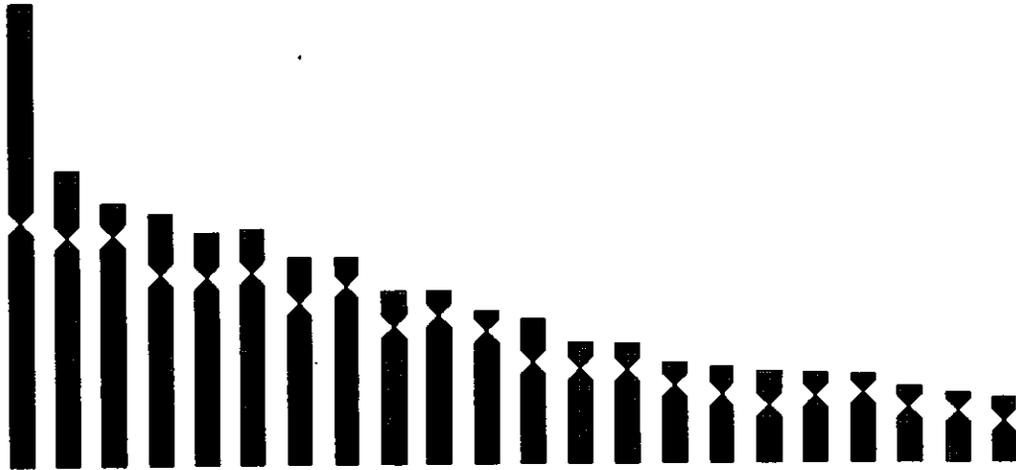


Figura 9. Representación esquemática del cariotipo de *Cnemidophorus angusticeps* (n = 22).

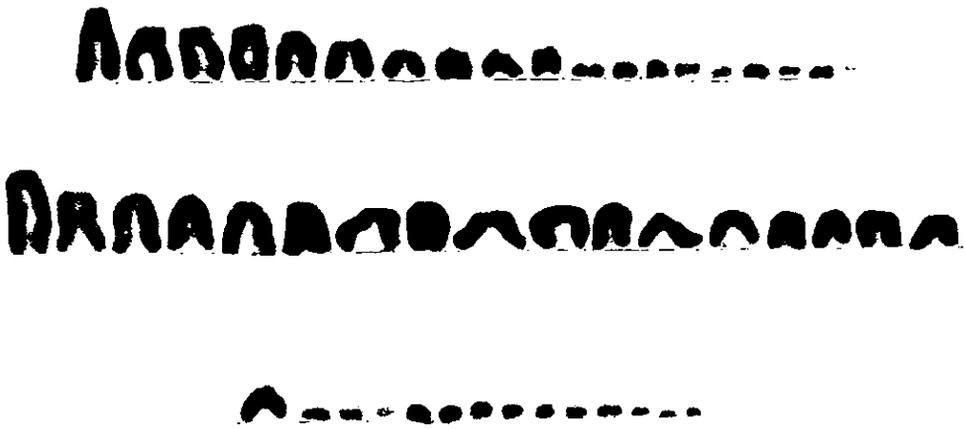
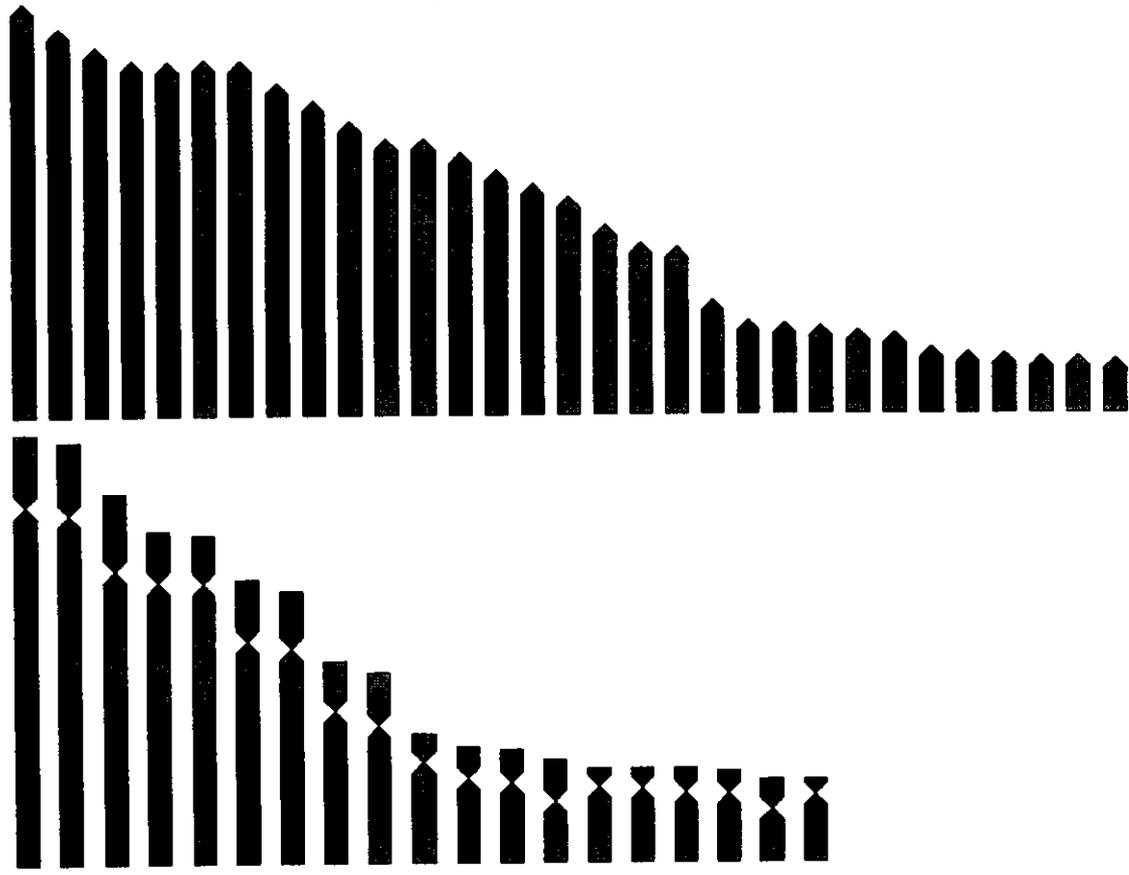


Figura 10. Cariotipo de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela*. El cariotipo se compone de 50 cromosomas, 31 acrocéntricos y 19 subtelocéntricos.

Figura 11. Representación esquemática del cariotipo de *Cnemidophorus cozumela* ($2n = 50$).



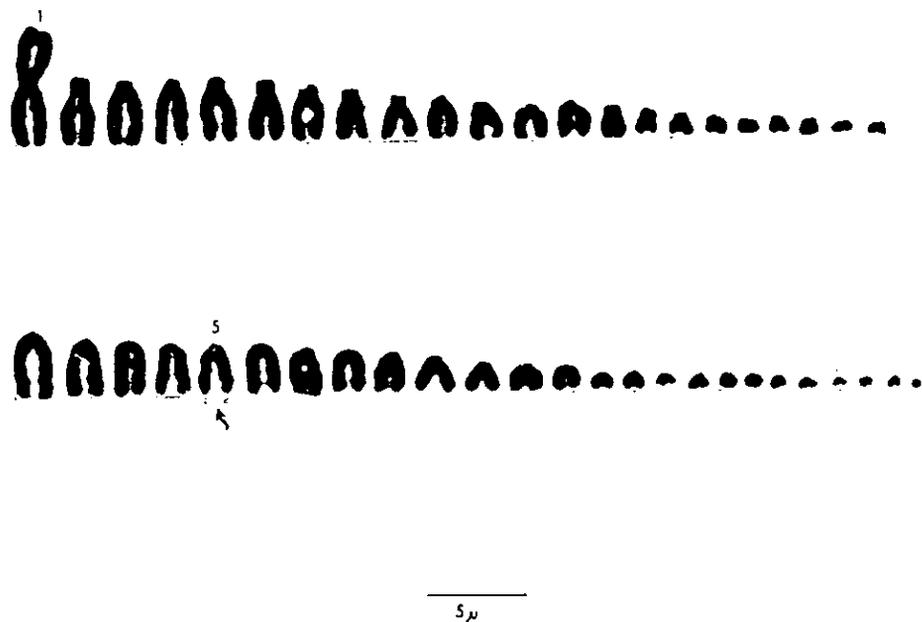


Figura 12. Cariotipo de la lagartija partenogénica *Cnemidophorus maslini*. El cariotipo se compone de 47 cromosomas: 1 cromosoma submetacéntrico, 21 subtelocéntricos y 25 acrocéntricos. Los números 1 y 5 señalan cromosomas con satélites terminales.

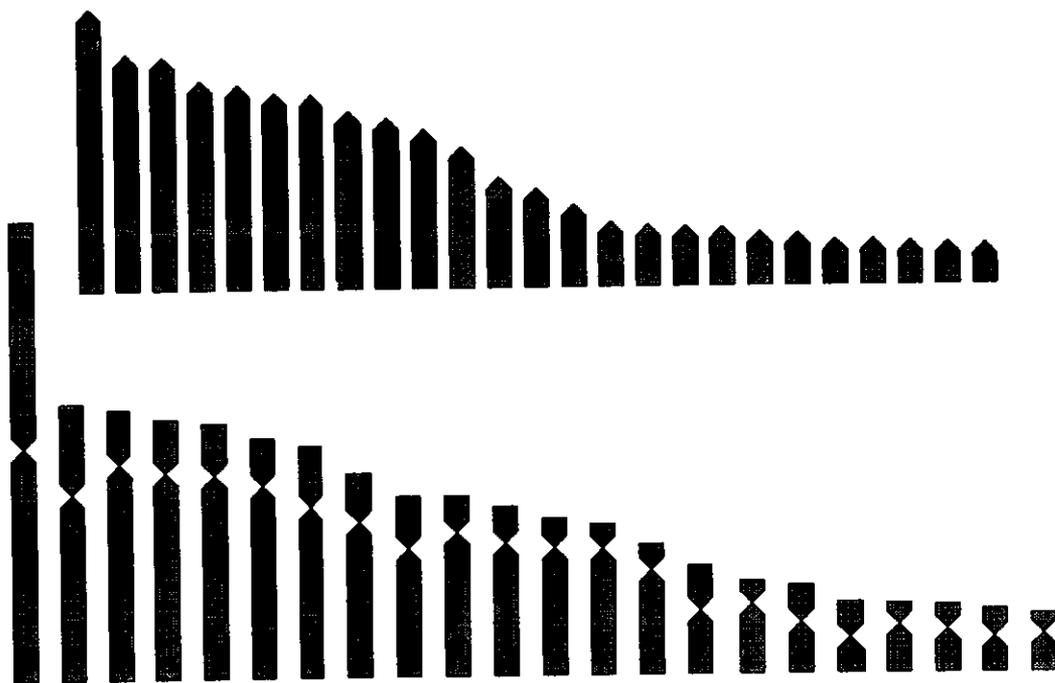


Figura 13. Representación esquemática del cariotipo de *Cnemidophorus maslini* ($2n = 47$).

II. HISTOCOMPATIBILIDAD

A. Transplantes entre *C. cozumelae* y *C. rodecki*

Se realizó un total de 60 xenoinjertos entre las poblaciones de Puerto Juárez e Isla Cozumel, cuatro entre las poblaciones de Isla Contoy e Isla Cozumel y dos entre las de Isla Mujeres e Isla Cozumel.

De los 66 xenoinjertos realizados sólo se consideraron 34, debido a la muerte prematura de varias lagartijas. De ellos, dos se perdieron debido a errores técnicos, y de los 32 injertos restantes, 30 se fueron rechazados abruptamente por los receptores y dos fueron aceptados. De lo anterior resulta un porcentaje de aceptación del 6.25% entre las dos especies partenogénicas (Cuadro 4).

El rechazo de los injertos entre estas dos especies, se caracterizó por la melanización de las escamas, que ocurrió durante los primeros quince días posteriores al transplante. En los siguientes días las escamas se colapsaron, y después de transcurrido un mes el tejido transplantado estaba totalmente disuelto. Posteriormente, el tejido del hospedero comenzó a invadir la región con escamas de forma y tamaño irregular y una coloración más clara. El proceso de rechazo concluyó después de tres meses de haberse llevado a cabo los transplantes.

Cuadro 4. Número inicial y resultados de 66 trasplantes de piel realizados entre individuos de tres poblaciones de *Cnemidophorus rodecki* y una de *C. cozumela*.

POBLACIONES	NO. TOTAL DE INJERTOS	NO. DE INJERTOS EN ANIMALES QUE VIVIERON MAS DE 60 DIAS	INJERTOS QUE SE DESPRENDIERON DE MANERA ACCIDENTAL	INJERTOS RESTANTES	INJERTOS ACEPTADOS	PORCENTAJE DE ACEPTACIÓN
PJ vs C	30	14	2	12	0	0%
C vs PJ	30	17	0	17	2	18%
IC vs C	2	0	--	--	--	--
C vs IC	2	2	0	2	0	0%
MI vs C	1	1	0	1	0	0%
C vs MI	1	0	--	--	--	--
TOTAL	66	34	2	32	2	6.25%

Donde: PJ = Puerto Juárez, IC = Isla Contoy, MI = Isla Mujeres y C = Cozumel.

B. Transplantes entre poblaciones de *C. cozumela*

De los 238 injertos realizados, solo 124 se analizaron, debido a que varios de ellos se perdieron por desprendimiento y por la muerte prematura de 19 lagartijas (Cuadro 5).

Dado que los experimentos realizados con *C. rodecki* revelaron que los rechazos a los injertos de piel en *C. cozumela* pueden presentarse durante los dos primeros meses después de realizados los injertos, únicamente se analizaron los 124 injertos que se efectuaron entre animales que vivieron por más de 60 días. De estos injertos, 13 fueron autoinjertos en individuos del este de Cozumel y 11 en individuos del sur; además, se realizaron 29 aloinjertos entre individuos del este, 13 entre individuos del sur y 58 entre los del este y los del sur (Cuadro 5; Figs. 14-17).

El porcentaje de aceptación de autoinjertos (24/24), aloinjertos intrapoblacionales (42/42) y aloinjertos interpoblacionales (58/58) fue del 100%. Por lo tanto, se considera que los individuos de *C. cozumela* de las distintas poblaciones que habitan en Isla Cozumel son genéticamente homogéneos.

Se consideró que en ninguno de los casos hubo rechazo debido a que la piel transplantada a los individuos receptores siempre conservó sus características de tamaño, color y forma.

Cuadro 5. Número inicial y resultados de 238 trasplantes de piel realizados entre individuos de dos poblaciones de *Cnemidophorus cozumela*.

POBLACIONES	NO. TOTAL DE INJERTOS	NO. DE INJERTOS EN ANIMALES QUE VIVIERON MÁS DE 60 DÍAS	INJERTOS QUE SE DESPRENDIERON DE MANERA ACCIDENTAL	INJERTOS RESTANTES	INJERTOS ACEPTADOS	PORCENTAJE DE ACEPTACIÓN
AUTOINJERTOS						
ESTE	34	17	4	13	13	100%
SUR	14	11	0	11	11	100%
ALOIJERTOS						
E - E	68	30	1	29	29	100%
E - S	52	39	3	36	36	100%
S - S	18	16	3	13	13	100%
S - E	52	30	8	22	22	100%
TOTAL	238	143	19	124	126	100%

Donde: E = Este de Cozumel y S = sur de Cozumel.

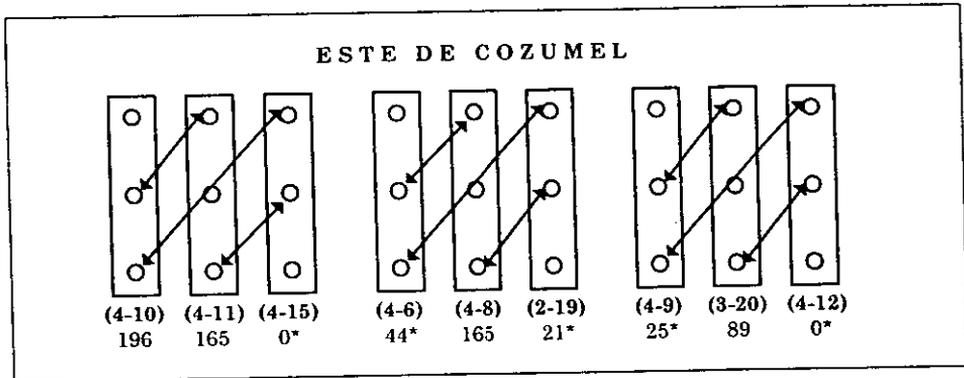


Figura 14. Los esquemas muestran los trasplantes realizados entre individuos de *C. cozumela* (experimento 1) en una población al este de Cozumel. Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los números de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los trasplantes. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días.

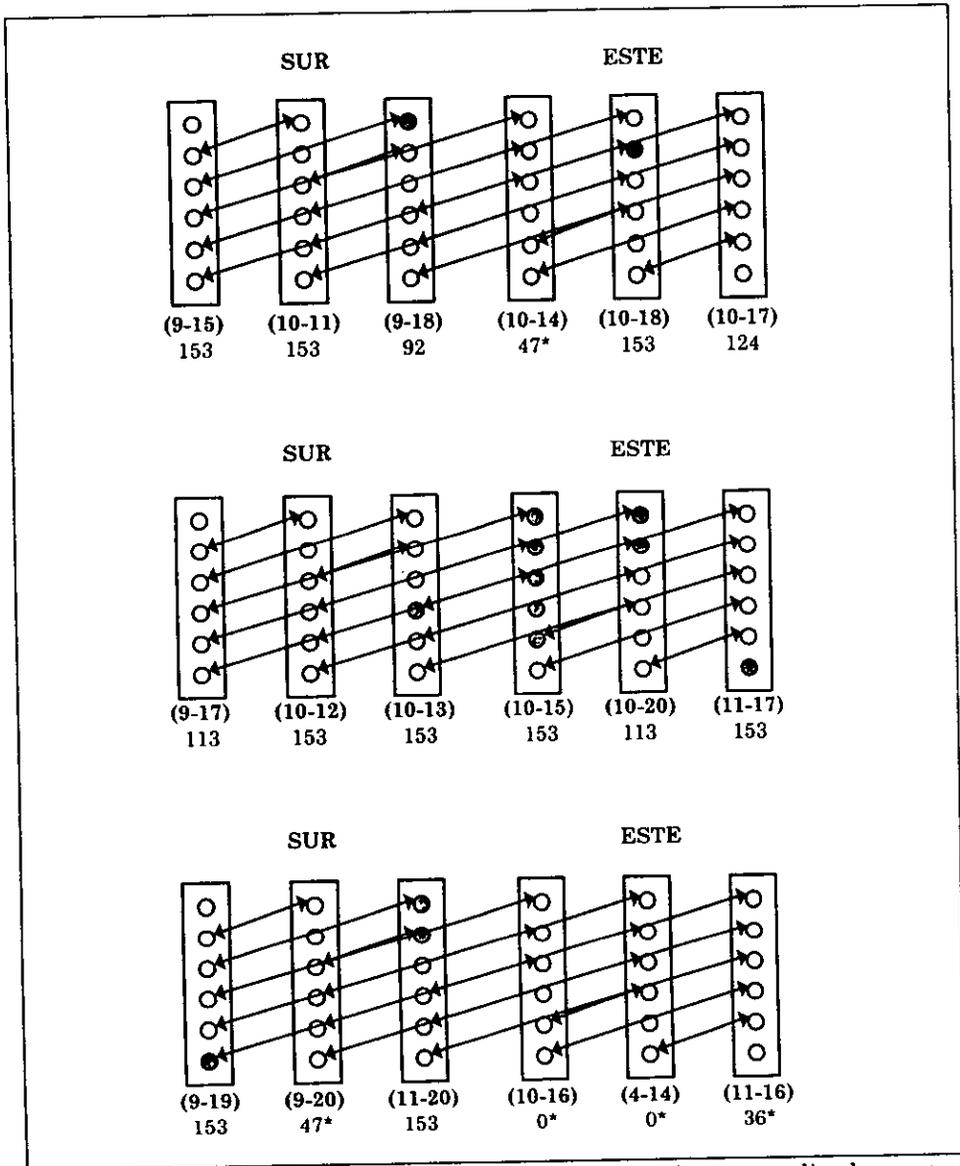


Fig. 15. Los esquemas muestran los transplantes realizados entre individuos de distintas poblaciones de *C. cozumela* (experimento 2). Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los números de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los transplantes. Los círculos en gris, representan transplantes perdidos prematuramente. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días.

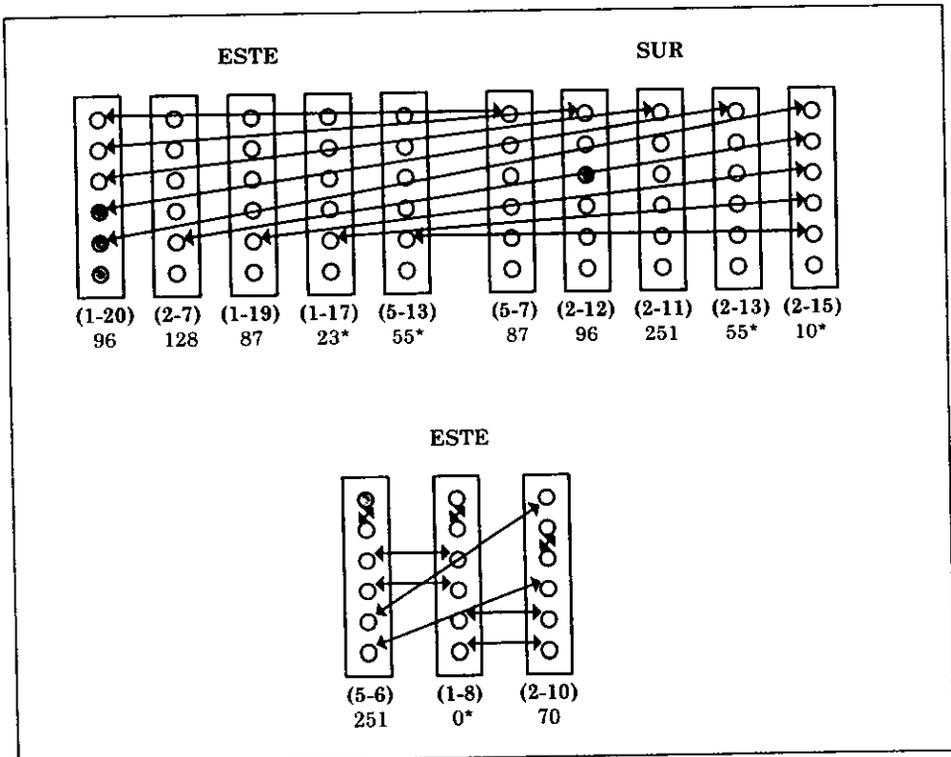


Fig. 16. Los esquemas muestran los trasplantes realizados entre individuos de distintas poblaciones de *C. cozumela* (experimento 3). Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los números de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los trasplantes. Los círculos en gris representan los trasplantes perdidos prematuramente. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días.

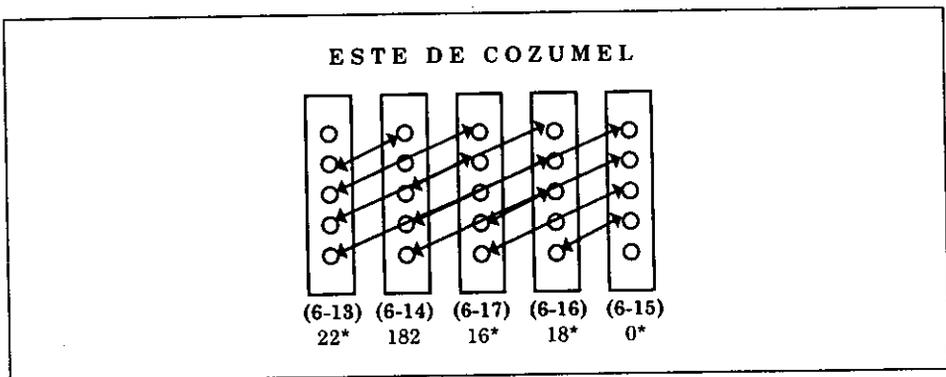


Figura 17. Los esquemas muestra los transplantes realizados entre individuos de *C. cozumela* (experimento 4), de una población al este de Cozumel. Los números entre paréntesis indican los dedos que fueron cortados permanentemente a cada animal, y los números de abajo, los días que el individuo vivió después de realizados los transplantes. El asterisco señala a los animales que vivieron menos de 60 días.

III. REPRODUCCIÓN

A. Análisis Macroscópico

Las hembras adultas (reproductivamente activas) de *C. cozumela* presentaron una LHC ente los 55 y los 69 mm, con un promedio de 62.44 ± 1.12 mm.

El periodo de máxima actividad gonadal (vitelogénesis) en los individuos de *C. cozumela* se presentó durante la primavera y el verano, entre marzo y julio, ocurriendo la mayor proporción (42.9%) de hembras vitelogénicas en el mes de marzo. Entre abril y julio, también durante la primavera y el verano se observaron hembras en gestación, ocurriendo la máxima proporción (55.6%) de hembras en dicho estadio en el mes de junio. De abril a septiembre se observaron hembras adultas en previtelogénesis. En el periodo comprendido entre octubre y febrero, únicamente se observaron hembras inmaduras (Fig. 18).

B. Análisis Histológico

Histológicamente, las gónadas de *Cnemidophorus cozumela* presentan características muy similares a las del resto de las lagartijas. Se observó la existencia de dos lechos germinales en cada una, y en el estroma se observaron folículos en diversos grados de desarrollo, tanto previtelogénicos como vitelogénicos, folículos atrésicos y cuerpos lúteos (Fig. 19).

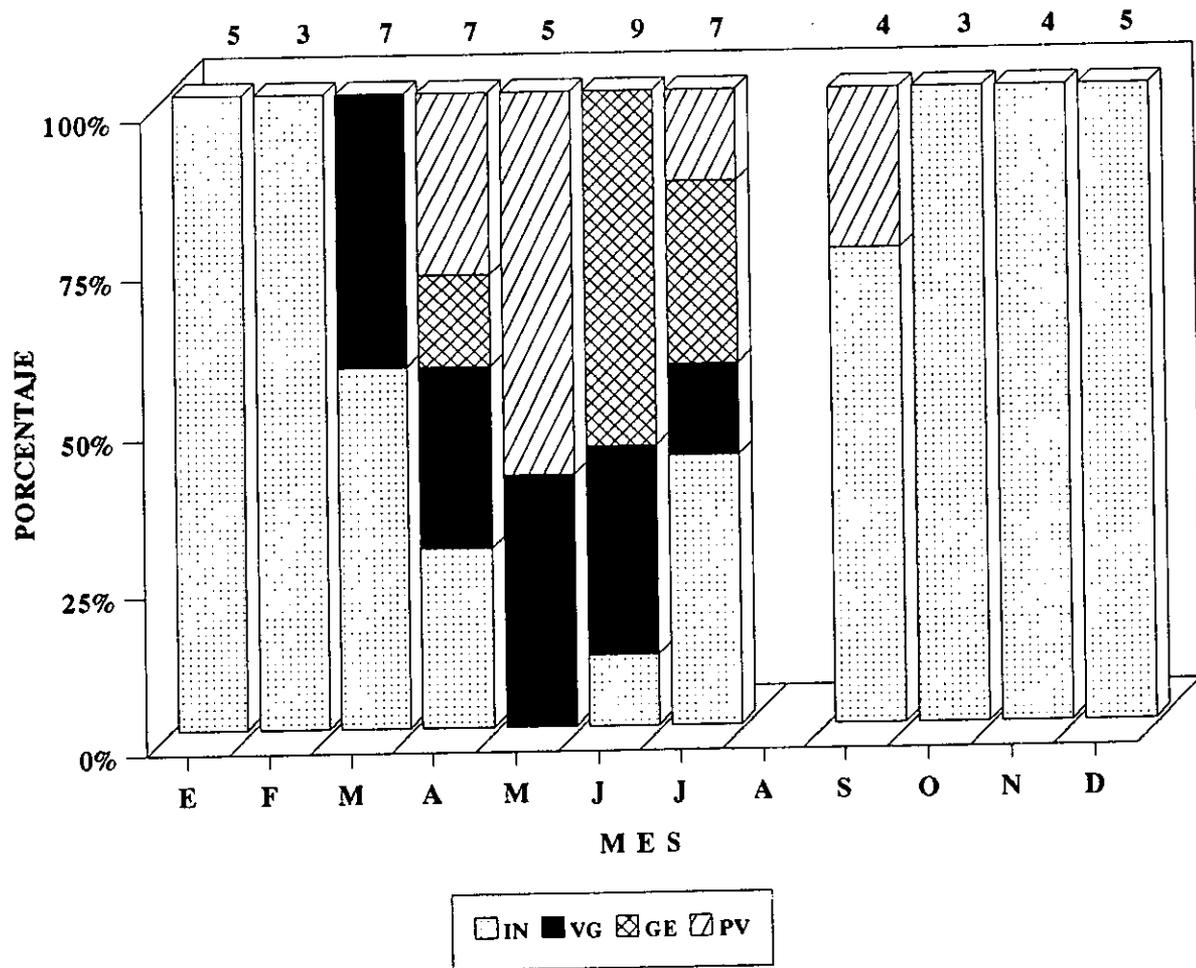


Figura 18. Actividad reproductora de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* a través del año (IN = inmadurez, V = vitelogenesis, GE = gestación y PV = previtelogénesis)

Figura 19. Imágenes histológicas del ovario de la lagartija partenogénica *Cnemidophorus cozumela*.

A. Folículo previtelogénico y cuerpo lúteo (CL). Notar la granulosa polimórfica, con células pequeñas (P), intermedias (I) y piriformes y las tecas, señaladas con la letra T (400 X).

B. Folículo vitelogénico. Observar los gránulos de vitelo (GV) y las tecas (T) y la granulosa, que son capas muy delgadas (400 X).

C. Cuerpo lúteo. Observar las células de la masa luteal (ML) y la teca (T), junto al folículo previtelogénico (400 X).

D. Folículo atrésico. Con la letra M se señala el citoplasma en degeneración (400 X).



Los folículos previtelogénicos (Fig. 19 A) se encuentran durante todos los estadios de actividad reproductora y se caracterizaron por su diámetro pequeño (menor de 2mm) y por su granulosa polimórfica (con células pequeñas, intermedias y piriformes). La vitelogénesis se caracterizó por el cambio en el tamaño de los folículos (generalmente 1 por gónada) debido a la incorporación del vitelo y por su granulosa de células aplanadas (Fig. 19 B).

Después de la ovulación, además de los folículos, cada ovario presenta uno o raramente dos cuerpos lúteos (Fig. 19 C). La atresia folicular fue observada en las distintas fases reproductoras, afectando tanto a folículos vitelogénicos como previtelogénicos (Fig. 19 D), aunque se presenta principalmente durante la gestación.

C. Tamaño de la nidada

En lo referente al tamaño de la nidada, cada hembra de *Cnemidophorus cozumela* puede tener de 1 a 4 y en promedio cada una produce 1.86 ± 0.2 crías. No existe correlación entre el número de huevos en oviducto y la longitud hocico-cloaca de las hembras ($r = 0.73$, $P > 0.05$). Sin importar la talla, la mayor parte de los individuos producen de uno a dos huevos (Fig. 20).

En cuanto a la frecuencia de nidadas, los datos de campo sugieren que las hembras de *C. cozumela* pueden presentar hasta tres nidadas por año (estación reproductora), dado que en el mes de octubre, cuando la mayor parte de las crías producidas esa temporada han eclosionado, se pueden separar en tres grupos de acuerdo a su longitud (Fig. 21).

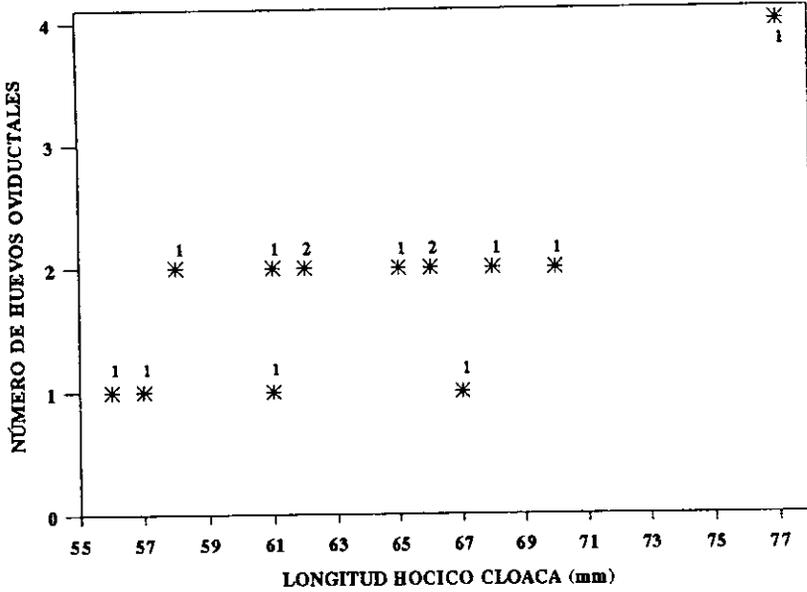


Figura 20. Número de crías en relación a la longitud hocico-cloaca de las hembras de *Cnemidophorus cozumela*. Los números indican la cantidad de lagartijas con un determinado número de crías.

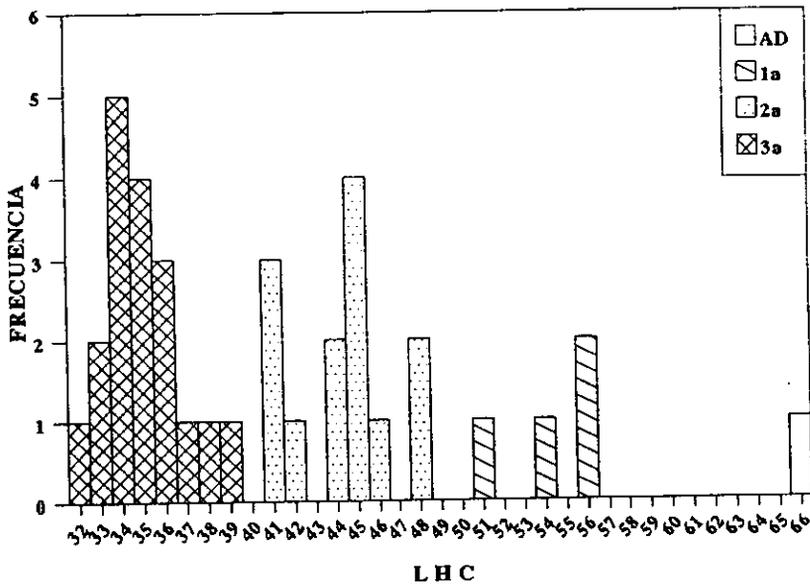


Figura 21. Longitud hocico-cloaca de los jóvenes de *Cnemidophorus cozumela* en el mes de octubre (AD = Adulto, 1a = Primera nidada, 2a = Segunda nidada y 3a = Tercera nidada).

DISCUSION

I. ORIGEN DE LA PARTENOGENESIS EN *C. COZUMELA*

Los cariotipos obtenidos para las especies *Cnemidophorus deppii*, *C. angusticeps* y *C. maslini* en el presente estudio no difieren substancialmente de los encontrados anteriormente por Fritts (1969). Este autor señala que *C. deppii* (especie paterna de *C. cozumela*) presenta un cariotipo diploide de 50 cromosomas, todos ellos acrocéntricos. En el presente trabajo se encontró además que los cromosomas del quinto par presentan satélites terminales. Para *C. angusticeps* (especie materna), Fritts (1969) estableció un cariotipo con un número diploide de 44 cromosomas: 1 par de cromosomas submetacéntricos SAT y 21 pares de cromosomas subtelocéntricos. Este fue también el cariotipo encontrado en el presente estudio.

Para la especie partenogenética *Cnemidophorus maslini*, Fritts (1969) encontró dos citotipos, ambos con $2n = 47$, uno que aparentemente representa el cariotipo híbrido exacto de las especies propuestas como parentales y otro (al parecer el más extendido) en el que ha desaparecido el macrocromosoma submetacéntrico (proveniente de *C. angusticeps*) y se ha integrado un acrocéntrico más (21 cromosomas subtelocéntricos y 26 cromosomas acrocéntricos). El análisis cariológico de los individuos de varias poblaciones de *C. maslini* en la Península de Yucatán, durante el presente estudio, reveló que todos ellos presentan el cariotipo híbrido exacto.

Después del estudio de Fritts (1969), en el que propone un origen híbrido para *C. maslini*, se aceptó ampliamente la idea de que los tres

taxones partenogénéticos integrantes del complejo *C. cozumela* (*C. cozumela*, *C. rodecki* y *C. maslini*) tuvieron un origen similar. Con el fin de explicar el origen de *C. cozumela*, han sido realizado varios trabajos (Moritz *et al.*, 1992 b; Taylor y Cooley, 1995a, b); los análisis cariológicos han sugerido un origen híbrido para esta lagartija, sin embargo, en ninguno de los estudios realizados (Lowe *et al.*, 1970; Jenkins, 1994) se ha propuesto una secuencia lógica de eventos que explique el cariotipo de *C. cozumela*, el cual no parece ser el híbrido entre *C. angusticeps* y *C. deppii*.

Lowe *et al.* (1970) analizaron el cariotipo de *C. cozumela*, encontrando que esta especie tenía un número diploide de 49 cromosomas, y proponen para ella un origen híbrido. Además señalaron que las especies parentales de la lagartija unisexual provienen de los grupos *deppii* (*C. deppii*) y *sexlineatus* (*C. angusticeps*).

El trabajo más reciente en el que se intenta establecer el origen de *C. cozumela* a través del análisis cariológico es el realizado por Jenkins (1994). Este autor propuso que la especie unisexual pudo haberse derivado de algún individuo con el cariotipo modificado de *C. maslini* (Fritts, 1969) a partir de arreglos robertsonianos. Pero también sugiere que *C. cozumela* pudo haber surgido espontáneamente de *C. angusticeps*, o más probablemente de *C. deppii*, ya que tienen el mismo número cromosómico ($2n = 50$). Sostiene además que las diferencias en morfología de los cromosomas, pudieron ser promovidas por los mismos genes que controlan la partenogénesis en *C. cozumela*.

En el presente estudio se encontró que *C. cozumela* presenta un cariotipo diploide de 50 cromosomas, 19 de los cuales son subtelocéntricos y 31 acrocéntricos. Uno de estos últimos es un cromosoma SAT.

Si como ha sido propuesto anteriormente, *C. cozumela* fuera una especie partenogenética que se originó a partir de un evento de hibridación entre individuos de *C. angusticeps* y *C. deppii*, la especie unisexual debería presentar un número diploide de 47 cromosomas: 22 provenientes de *C. angusticeps* y 25 de *C. deppii*. Sin embargo, el número diploide de cromosomas de *C. cozumela* es de 50.

Fritts (1969) señala que algunos individuos de *C. maslini*, presentan un cariotipo híbrido exacto con $2n = 47$ (Figs. 12 y 13). La ocurrencia de heterocigocidad (heteromorfismo) estructural en el cariotipo de varias especies partenogenéticas de lagartijas (v. gr. *C. laredoensis*; Abuhteba, 1990 y *C. nativa*; Rocha *et al.*, 1997) ha sido utilizada como evidencia de su origen a través de hibridación. En varias de las especies del género *Cnemidophorus*, el heteromorfismo consiste en diferencias de la posición del centrómero y en la longitud de algunos pares de cromosomas.

En *C. maslini*, el origen a través de hibridación es aún más claro. Los cromosomas de esta especie nunca se encuentran en pares. Evidentemente, el cariotipo presentado por *C. maslini* es el híbrido de las especies gonocóricas *C. angusticeps* y *C. deppii*.

Cuadro 6. Diferencias cromosómicas entre las lagartijas partenogénicas *C. maslini* ($2n = 47$) y *C. cozumela* ($2n = 50$).

ESPECIE	2n	SUBMETA	SUBTELO	ACRO
<i>C. maslini</i>	47	1	21	25
<i>C. cozumela</i>	50	0	19	31

En la especie partenogénica se encuentran los 25 cromosomas acrocéntricos que conforman el complemento haploide de *C. deppii* (grupo *deppii*) y los 22 (1 submetacéntrico y 21 subtlocéntricos) característicos de *C. angusticeps* (grupo *sexlineatus*). Los satélites, considerados como marcadores genéticos de los cromosomas, en el presente estudio sirvieron para identificar a los cromosomas 5 (acrocéntrico) y 1 (submetacéntrico) de *C. maslini* como homólogos de los encontrados en *C. deppii* y *C. angusticeps* respectivamente (Fig. 22).

Estudios de histocompatibilidad realizados recientemente, han sugerido que *C. maslini* y *C. cozumela* son genéticamente iguales (Hernández Gallegos *et al.*, manuscrito). Por lo anterior, se puede asumir que ambos taxones provienen de un mismo evento de hibridación, de un mismo individuo que en un momento dado adquirió la capacidad de reproducirse partenogénicamente. En un principio, los miembros de *C. cozumela* debieron presentar el cariotipo híbrido "exacto", el cual sufrió modificaciones para conformar el cariotipo que actualmente se presenta en la población de Isla Cozumel (Cuadro 6).

Aunque se ha observado que existen mecanismos que aseguran la ordenación del material genético dentro de los cromosomas, suelen ocurrir cambios provocados por perturbaciones, que crean desarreglos en la

Fig. 22. Comparación de los cariotipos de las especies partenogenéticas de lagartijas *Cnemidophorus maslini* y *C. cozumela* y de sus especies parentales, *C. angusticeps* y *C. deppii*. A través del análisis cariológico, se muestra la evolución de las especies unisexuales.

A. Complemento haploide del cariotipo de *C. angusticeps*

B. Complemento haploide del cariotipo de *C. deppii*

C. Cariotipo diploide de la especie partenogenética *C. maslini*. Este cariotipo es conformado por la unión del complemento haploide de las dos especies gonocóricas.

D. Cariotipo diploide de la especie partenogenética *C. cozumela*. En este cariotipo han desaparecido el cromosomas submetacéntrico y dos subtelocéntricos de los presentes en *C. maslini* y se han integrado seis cromosomas acrocéntricos más.

estructura y disposición de sus partes. La reorganización cromosómica en varias especies, como resultado de fusiones y fisiones a nivel del centrómero, ha sido ampliamente documentada (Quicke, 1993).

Al hacer una comparación de los cariotipos presentados por las dos especies partenogénicas, se observa que en *C. cozumela* se han perdido el cromosoma submetacéntrico y dos cromosomas subtelocéntricos de los 13 macrocromosomas de este tipo presentes en *C. maslini* y que por otra parte, cuenta con 6 cromosomas acrocéntricos más (Cuadro 6 y Fig. 22).

Debido a que el número (y al parecer, la forma) de los microcromosomas en ambas especies es el mismo, las transformaciones en *C. cozumela* deben presentarse a nivel de los macrocromosomas. La propuesta más sencilla para explicar las diferencias en los cariotipos de los dos taxones partenogénicos, es la fisión del cromosoma submetacéntrico y de dos de los macrocromosomas subtelocéntricos presentes en el cariotipo de *C. maslini*, para originar 6 cromosomas acrocéntricos (Fig. 23).

Mientras que la variación genéticamente controlada en otros caracteres es finalmente el resultado de diferencias en la secuencia de nucleótidos dentro de los genes expresados, los principales arreglos físicos del genoma dentro de los cromosomas no tienen un efecto aparente en el desarrollo, fisiología o conducta de los organismos, siempre y cuando el número de genes funcionales permanezca inalterado y ellos no sean separados de sus regiones de control (Quicke, 1993).

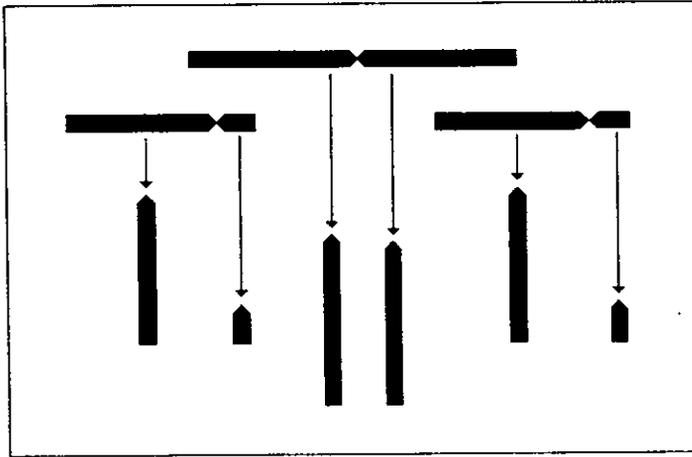


Figura 23. Representación de las tres fisiones cromosómicas ocurridas en un individuo de *C. maslini* para dar origen a *C. cozumela*.

Aparentemente, las transformaciones cromosómicas sin pérdida de material genético han preservado la similitud genética entre *C. cozumela* y *C. maslini*.

Partiendo del cariotipo de *C. maslini*, que constituye el híbrido perfecto entre *C. angusticeps* y *C. deppii*, y tomando en cuenta que las dos especies partenogénicas son genéticamente iguales (Hernández Gallegos *et al.*, manuscrito), se sugiere que el probable origen de *C. cozumela* fue en un principio por hibridación (que originó a *C. maslini*). Posteriormente, las transformaciones robertsonianas de algunos cromosomas, dieron origen a una nueva variante: *Cnemidophorus cozumela*.

Recientemente, Taylor y Cooley (1995a) consideraron que las diferencias morfológicas existentes entre *C. maslini* y *C. cozumela* eran

suficientes como para separarlas en dos especies distintas, aunque las evidencias presentadas en los trabajos anteriores al suyo indicaban un solo origen para los dos taxones (Fritts, 1969; Moritz *et al.*, 1992b).

Otro de los argumentos utilizados por Taylor y Cooley (1995b) para separar a las dos especies, fueron las diferencias cariológicas existentes entre ellas. Sin embargo, el cariotipo puede ser una característica que más bien las una, pues *C. cozumela* no es un híbrido producido entre las dos especies gonocóricas propuestas como parentales; sino una variante cariológica de *C. maslini*.

Frost y Wright (1988), proponen que los linajes uniparentales divergentes de un grupo uniparental mayor con el que están compartiendo un mismo origen, no deben ser designados con nombres específicos distintos. De acuerdo con este punto de vista *C. cozumela* y *C. maslini* deberían ser consideradas como una misma especie, a pesar de las diferencias morfológicas y cariológicas existentes entre ellas.

No existe consenso entre los sistematas de cuál es el grado de diferenciación morfológica, ecológica o fisiológica mínima para la caracterización de una especie partenogenética (Maslin, 1968; Cole, 1985; Walker, 1986; Smith, 1987; Frost y Wright, 1988; Echelle, 1990).

Algunos autores consideran que cada evento de hibridación (u espontaneo) origina una nueva especie (Frost y Wright, 1988). Sin embargo, varias de las especies partenogenéticas conocidas, son complejos clonales con múltiples orígenes. Cole (1985) considera que aquellos organismos partenogenéticos que son básicamente similares en morfología, cariotipos y

fenotipos de proteínas y son consistentes en su distribución y ecología, deben considerarse como clones de una misma especie, aunque su origen haya sido independiente.

Para Taylor y Cooley (1995a) el nivel específico de *C. maslini* es reflejo de las diferencias morfológicas con *C. cozumela*, argumentando que estas diferencias no son significativamente menores a las existentes entre *C. cozumela* y *C. rodecki*, las cuales provienen de eventos de hibridación distintos. Taylor y Cooley (1995a) están parcialmente de acuerdo con la idea de Frost y Wright (1988) en el sentido de que las formas partenogenéticas que provienen de eventos de hibridación separados deben ser reconocidos como especies diferentes. Sin embargo, simpatizan absolutamente con el argumento de Echelle (1990), diciendo que mutaciones nucleares postformacionales de suficiente magnitud, pueden servir como puntos de origen para nuevas especies partenogenéticas. Además, que los nombres de especies puede ser asignados a entidades diagnosticables con base en diferencias morfológicas y ecológicas entre ellas (Echelle, 1990).

En años recientes, son tres los conceptos de especie que han predominado en Zoología. Mayr (1942) desarrollo el concepto biológico de especie, que fue ampliamente aceptado durante varios años. De acuerdo con Mayr, las especies son agrupaciones de individuos que se pueden reproducir entre si, producen descendencia fértil y están reproductivamente aislados de otros grupos. Uno de los problemas de este concepto, es que no es aplicable a poblaciones uniparentales, ya que los individuos de estas

especies bajo condiciones normales no tienen compatibilidad reproductora con otros organismos (Frost y Hillis, 1990).

Más tarde, Wiley (1978) propuso el concepto evolutivo de especie, el cual tuvo su origen, en el concepto inicialmente propuesto por Simpson (1961). Wiley propone que una especie es un linaje de poblaciones ancestro-descendientes, el cual, mantiene su identidad de otros linajes y tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico. Simpson y Wiley consideraron que el concepto evolutivo de especie, era aplicable tanto a las especies gonocóricas como a las uniparentales. Sin embargo, las especies partenogénicas estrictamente no forman linajes de poblaciones, sino grupos de organismos clonales (Frost y Hillis, 1990).

Finalmente, Cracraft (1983) propone el concepto filogenético de especie, el cual señala, que una especie es el grupo diagnosticable más pequeño de organismos dentro de los cuales hay un patrón parental de ancestría y descendencia.

Si tomamos en cuenta este último concepto, *Cnemidophorus cozumela* puede considerarse como un grupo de organismos que son diagnosticables morfológica y cariológicamente de aquellos que constituyen a *C. maslini* en la Península de Yucatán. Por lo tanto, los individuos de Isla Cozumel estarían conformando una especie distinta.

Los análisis de histocompatibilidad (Hernández Gallegos *et al.*, manuscrito) indican un origen único para los taxones. Sin embargo solo muestran homogeneidad en un grupo de genes, las diferencias presentes entre los lacertilios de la isla y del continente pueden ser debidas a cambios

en el material genético que no son detectados por los análisis de histocompatibilidad.

De acuerdo con lo anterior, por haberse originado de un mismo evento de hibridación, *C. maslini* y *C. cozumela* pueden ser consideradas como una misma especie, a pesar de las diferencias que presentan. Sin embargo, estas diferencias pueden considerarse tan grandes, que conduzcan a proponer que estas son ya, dos especies distintas.

Lo anterior demuestra que es difícil delimitar a una especie partenogenética y que la categoría taxonómica de un taxón puede variar, dependiendo del concepto con el que determinado autor esté de acuerdo.

II. HISTOCOMPATIBILIDAD

Generalmente, un injerto de piel es aceptado cuando ambos individuos, donador y receptor, tienen las mismas propiedades antigénicas. Típicamente, un injerto aceptado establece conexiones celulares con el tejido receptor y, por lo tanto, puede ser retenido permanentemente (Cuellar y Smart, 1977; Abuhteba, 1990).

El rechazo a los injertos de piel es resultado de una respuesta inmune de parte del organismo receptor contra las moléculas antigénicas presentes en la superficie de las células del tejido transplantado, pero ausentes en el tejido receptor (Abuhteba, 1990).

Los trasplantes efectuados entre individuos de *Cnemidophorus rodecki* y *C. cozumela* indicaron que los individuos de Isla Cozumel pueden iniciar un rechazo a los injertos de piel después de 15 días de realizados los

transplantes, y que los eventos desencadenados por dicho rechazo concluyen después de tres meses de haber efectuado los transplantes.

Este experimento puso de manifiesto que los individuos de *C. cozumela* son capaces de iniciar una respuesta inmune y rechazar los injertos de individuos como los de *C. rodecki*, inmunológicamente distintos.

Contrariamente a lo observado con *C. rodecki*, los transplantes efectuados entre los individuos de las distintas poblaciones de *C. cozumela* no mostraron signos de rechazo. La piel injertada conservó sus características de tamaño, color y forma, hasta el momento en que los organismos receptores murieron.

Habiendo demostrado que los organismos de *C. cozumela* tienen la capacidad de desencadenar una respuesta inmune, se puede asumir que la ausencia de rechazo a los injertos de piel entre los individuos de esta especie es debida a la homogeneidad genética, resultado de la reproducción clonal (Cuellar, 1977; Cuellar y Smart, 1977).

Dado que los individuos de las distintas poblaciones de *C. cozumela* son genéticamente homogéneos, se puede considerar que esta es una especie monofilética. De acuerdo con Cuellar (1976), la hipótesis del origen monofilético para un taxón partenogenético puede ser cierta, si como en el caso de *C. cozumela*, se demuestra histocompatibilidad entre individuos de distintas poblaciones. Maslin (1967) registró una amplia homogeneidad genética en poblaciones de *C. tessellatus* separadas por 350 km; Cuellar (1976 y 1977) entre poblaciones de *C. neomexicanus*, distanciadas por 120 y

250 km, y Hernández Gallegos *et al.* (manuscrito) en poblaciones de *C. maslini*, separadas por 250, 320 y 410 km.

Cuellar (1976), hace una correlación entre los hábitats y el grado de histocompatibilidad entre los individuos de una especie partenogenética. Sugiere que las especies partenogenéticas que se encuentran ocupando hábitats uniformes (p. ej. *C. neomexicanus*), muestran homogeneidad genética a lo largo de toda su distribución. Mientras que las poblaciones de una especie que ocupan hábitats diversos (p. ej. *C. velox*) muestran diferencias genéticas a través de su distribución.

La homogeneidad genética mostrada por los individuos de *C. cozumela* puede ser consecuencia de la uniformidad ambiental existente a lo largo de todas las playas arenosas de Isla Cozumel. Aunque la falta de diversidad clonal entre los individuos de *C. cozumela* puede indicar, también, un origen reciente para esta lagartija. En el complejo *C. laredoensis*, Abuhteba (1990) encuentra que LAR-B está integrado por al menos tres clones crípticos y que LAR-A, se compone únicamente por dos y sugiere que la menor diversidad en LAR-A, podría indicar un origen más reciente.

Moritz *et al.* (1992b) apoyan la propuesta del origen reciente de *C. cozumela*, al realizar un análisis de ADN mitocondrial y encontrar bajos niveles de divergencia (menos del 1%) entre la partenoespecie y *C. angusticeps*, su especie materna.

Como se mencionó anteriormente, *C. cozumela* y *C. maslini*, a pesar de sus diferencias cariológicas son genéticamente iguales (Hernández

Gallegos *et al.*, manuscrito). Por lo tanto, se considera que la hembra (o las hembras) que fundaron la población de la isla, provienen de alguna población de *C. maslini* de la Península de Yucatán. Cuándo, esa hembra constituyo a la especie de Cozumel, sigue siendo un enigma.

Diversos estudios han mostrado que una sedimentación de los fondos marinos a partir de la era Cenozoica, sobre un basamento de rocas de la era Mesozoica, originó una gigantesca losa que empezó a ascender a pausas y retrocesos hasta fines de la era Cenozoica y que continua hasta nuestros días, para constituir a la Península de Yucatán (Escobar Nava, 1986). Analizando la composición y microfauna que contienen las rocas subyacentes, se comprueba que las más antiguas se encuentran en el sur, y las recientes hacia el norte.

La historia geológica de Cozumel está estrechamente relacionada con la porción de la Península de Yucatán adyacente a ella. Así, que los mismos mecanismos que dieron origen a esta región del continente, contribuyeron a la formación de la isla.

Se puede pensar, que al mismo tiempo que se dio la separación de la región que está constituyendo a la isla, se dio el aislamiento de los individuos que dieron origen a *C. cozumela*. Pero como se mencionó antes, el análisis de ADN mitocondrial realizado por Moritz *et al.* (1992b), sugiere que el origen de las tres especies partenogenéticas del complejo *C. cozumela*, es reciente. Se propone que la edad de estas especies es tan solo de unos cientos de años (Moritz *et al.*, 1992a). Por lo anterior, el establecimiento de

la especie partenogenética debió darse mucho tiempo después de que se constituyó la isla.

Lo anterior da lugar a dos posibilidades: 1) Que por dispersión, algún individuo de *C. maslini* haya llegado a la isla y allí se haya dado la modificación en el cariotipo para dar origen a *C. cozumela* y 2) Que las reestructuraciones cromosómicas se hayan dado en algún individuo de una de las poblaciones de *C. maslini* en la Península de Yucatán, el cual formó un clon que al dispersarse llegó hasta Cozumel. Si la primera opción hubiera ocurrido, el cariotipo ancestral debería encontrarse en algún punto de Isla Cozumel. Pero si fue la segunda la que ocurrió, el cariotipo modificado podría encontrarse en algún lugar de la Península de Yucatán. De ninguna de las dos posibilidades se tiene evidencia, el cariotipo modificado sólo se encuentra en los individuos de la isla y el ancestral únicamente en aquéllos que habitan en el continente. Si alguna vez coexistieron, la competencia entre los dos distintos clones pudo haber provocado la extinción de uno de ellos en un determinado ambiente.

Se propone que *C. cozumela* es el taxón más reciente, debido a que *C. maslini* tiene una distribución mucho más amplia y el cariotipo que parece ser el híbrido entre las dos especies gonocóricas de la Península de Yucatán. Como lo indica su cariotipo, *C. cozumela*, es la especie que se derivó de aquella que se originó en el continente.

III. REPRODUCCIÓN

A. Patrón Reproductor

La lagartija partenogénica *C. cozumela* presenta un patrón reproductor marcadamente estacional, con máxima actividad gonadal (vitelogénesis) durante la primavera y el verano. Este tipo de actividad es la típica de las especies con reproducción estacional (generalmente de ambiente templado) de *Cnemidophorus*, entre las que se encuentran *C. tigris*, *C. inornatus* y *C. gularis*, y las especies partenogénicas *C. exsanguis* y *C. tessellatus* (Schall, 1978). Sin embargo, el periodo de actividad reproductora en *C. cozumela* es más prolongado, por ser una especie de ambiente tropical. Mientras que los individuos de esta especie comienzan a reproducirse al inicio de la primavera, los individuos de las especies de regiones templadas emergen de la hibernación e inician su periodo de reproducción, al final de dicha estación. Y mientras que los adultos de las regiones templadas finalizan su actividad a mediados del verano, en *C. cozumela* esta actividad se prolonga hasta el final de la estación.

El ciclo reproductor de *C. cozumela* es similar al que presenta *C. ocellifer* (Cruz, 1996) a los 25° de latitud sur, en Salta, Argentina. En ambas especies, los individuos adultos están activos en los meses de primavera y verano. Y es prácticamente idéntico al que presenta *C. rodecki* en Puerto Juárez e Isla Contoy (Hernández Gallegos, manuscrito). El ciclo de *C. cozumela* es parecido sobre todo, al de la población de Contoy, pues en ambas especies, la estación reproductora comienza en marzo y culmina en

septiembre. Además, en las tres poblaciones las hembras presentan reproducción asincrónica.

En las especies tropicales de *Cnemidophorus* que se encuentran más cerca del ecuador (*C. lemniscatus*, *C. ocellifer*, y *C. murinus*), la reproducción es continua (León y Cova, 1973; Vitt, 1983; Dearing y Schall, 1994). Sin embargo, en *C. cozumela* el periodo de actividad reproductora está restringido a la época del año en que los individuos adultos están activos (de seis a siete meses). De octubre a febrero la longitud promedio de los individuos colectados fue menor que 55 mm, que es la talla a la que esta lagartija alcanza la madurez sexual (Fig. 24).

Se ha considerado que en las especies de *Cnemidophorus* que viven en zonas templadas la actividad de los adultos y, por lo tanto, la reproducción, están limitadas por las temperaturas invernales bajas. En especies de ambiente tropical, se sugiere que son las severas condiciones de la estación seca las que reducen o limitan la actividad de los animales (Vitt y Breitenbach, 1993). En *C. cozumela*, como en *C. laredoensis* (Paulissen, 1997), la ausencia de individuos adultos en los meses de otoño e invierno es debida a que la mayor parte de ellos muere al final de la estación de reproducción. La muerte de las hembras adultas puede ser debida a las condiciones adversas (principalmente bajas temperaturas) que se presentan en Isla Cozumel a consecuencia de los huracanes, y principalmente de los vientos del norte. Estos vientos provienen de Canadá y dominan a fines de otoño y durante todo el invierno y en la parte norte de Quintana Roo, ocasionan perturbaciones meteorológicas con fuertes vientos y marejadas.

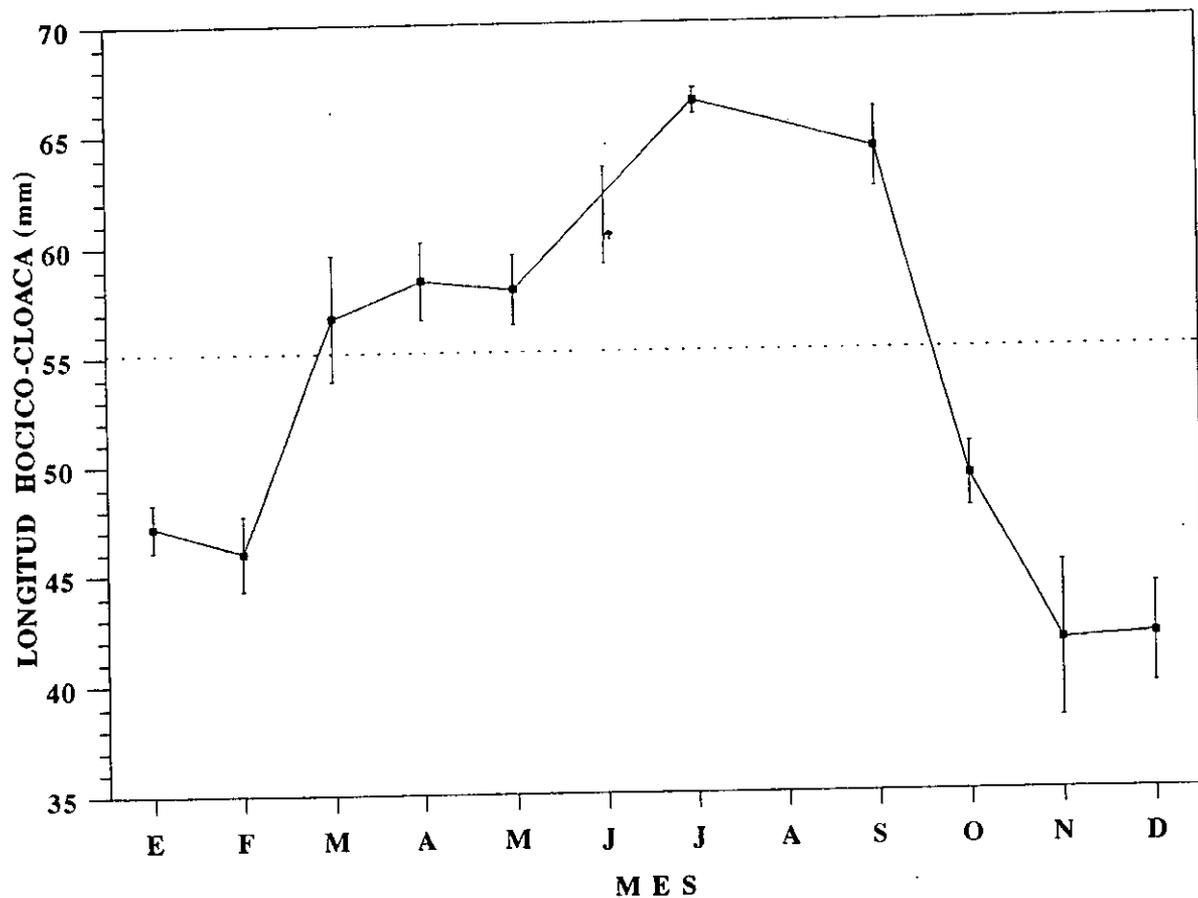


Figura 24. Longitud hocico-cloaca promedio de las hembras de *Cnemidophorus cozumela* a través del año. La línea puntada indica la longitud reproductora mínima.

Los teiidos en general, eligen temperaturas corporales altas (40.5° C en promedio). Los días cortos y con temperaturas bajas que se presentan en invierno, les reduce el tiempo que utilizan para alcanzar las temperaturas que necesitan para sus actividades diarias. Además, es bien conocido, que los individuos más grandes se calientan más lentamente que los pequeños (Censky, 1995). Es posible que estos factores combinados, es decir, días cortos, temperaturas frías y la preferencia de temperaturas altas, inhiban la actividad de los individuos adultos durante el invierno. Las bajas temperaturas provocadas por los "nortes" pueden ser tan drásticas en Cozumel, que solo un bajo porcentaje de los individuos logra sobrevivir.

Otra de las características del ciclo reproductor de *C. cozumela* es la actividad asincrónica de las hembras (Fig. 18). Esta situación fue observada sobre todo en los meses de abril y julio, cuando hembras en todas las fases reproductoras (previtelogénesis, vitelogénesis y gestación) coincidieron. La asincronía gonadal se ha considerado común en lagartijas de ambiente tropical, en las que como en *C. cozumela*, cada individuo alcanza su máxima actividad reproductora en un periodo distinto (Guillette y Sullivan, 1985).

B. Tamaño de Nidada

Cnemidophorus cozumela presenta un tamaño de nidada promedio de 1.86 ± 0.2 crías, que es uno de los tamaños de nidada más pequeños entre las especies del género (Vitt y Breitenbach, 1993).

Las especies de *Cnemidophorus* en general, se caracterizan por presentar tamaños de nidada pequeños, lo cual se ha atribuido a su modo de

forrajeo activo (Dunham *et al.*, 1988). Sin embargo, se ha señalado que, en particular, las especies insulares del Caribe se caracterizan por presentar nidadas de pocos huevos (Schall, 1983; Hernández Gallegos, manuscrito). Especies como *C. arubensis* (en Aruba) y *C. murinus* (en Bonaire) presentan nidadas de un solo huevo (Schall, 1983 y Dearing y Schall, 1994) y *C. rodecki* en Puerto Juárez, de dos. En *C. cozumela* el tamaño de nidada más común es de un huevo, aunque algunas de las hembras pueden producir dos. Se ha propuesto que la alimentación a base de vegetales puede estar limitando la producción de huevos en las especies de las Antillas, debido a que el nitrógeno (elemento crítico para la producción de huevos) es escaso en este tipo de alimento (Dearing y Schall, 1994). En el presente estudio, no se realizó el análisis estomacal de los individuos de *C. cozumela*, sin embargo, observaciones de campo indican que estas lagartijas son preponderantemente insectívoras. Ya que se les observó alimentándose de ortópteros que habitan en la vegetación halófila de las playas arenosas. A diferencia de lo que sucede en *C. arubensis* y *C. murinus*, la baja cantidad de nitrógeno no parece estar limitando la producción de huevos en *C. cozumela*.

El tamaño de las hembras de esta especie, que es una de las más pequeñas del género, parece ser el factor más importante en la regulación del tamaño de nidada. El tiempo de vida tan corto de los individuos de esta especie parece limitar su crecimiento y su potencial reproductor. El tamaño de nidada más grande observado entre las hembras de *C. cozumela* fue de cuatro huevos, producidos por una hembra de 77 mm de longitud. Dicha longitud es raramente alcanzada por los individuos de esta especie, que

viven únicamente un año. Si algunas hembras lograrán vivir por un segundo año, probablemente su producción de huevos sería más grande, al tener una longitud mayor.

Otra diferencia entre *C. cozumela* y las especies de las Antillas es la encontrada en el tamaño de los huevos, ya que las hembras de *C. cozumela* producen huevos de tamaño similar (17.8 mm el más largo) a aquellos de las otras especies del género (los huevos más grandes observados en *C. tessellatus* y *C. exsanguis* tuvieron, respectivamente, 20 y 18 mm de longitud), mientras que las especies caribeñas invierten toda la energía que tienen disponible en un huevo enorme, que en *C. arubensis* puede llegar a ser de 26 mm de longitud (ver Schall, 1983).

En lo referente al número de nidadas, se ha considerado que en el género *Cnemidophorus*, el número de nidadas que puede producir una hembra está relacionado con la longitud de la estación de reproducción. El número de nidadas encontrado comúnmente en las especies del género es dos, que se observa en varias de las especies (v. gr. *C. tigris*, *C. inornatus*, *C. tessellatus*, *C. exsanguis*, *C. gularis*, *C. sexlineatus*, *C. hyperythrus*, *C. sacki*, y *C. parvisocius*, entre otras) que ocurren en la parte sur de los Estados Unidos, México y América Central (Bostic, 1966; Hoddenbach, 1966; Ballinger y Schrank, 1972; Schall, 1978; Walker, 1981). Algunas de las especies que ocurren a latitudes altas (entre ellas *C. tigris*), únicamente pueden producir una (McCoy, 1966; Goldberg, 1976), y aquellas que viven cerca del ecuador (p. ej. *C. ocellifer*) pueden producir tres (Vitt, 1983).

Las hembras de la lagartija partenogenética *C. cozumela*, a pesar de tener un periodo reproductor más corto, también pueden producir tres nidadas. Este número de nidadas ha sido además observada en *C. sonorae* (Routman y Hulse, 1984), lagartija partenogenética que habita en el sudoeste de Estados Unidos. La característica compartida por estas y otras lagartijas partenogenéticas es la rapidez con la que llevan a cabo cada evento reproductor (vitelogénesis, ovulación y gestación en poco menos de un mes). Aparentemente, las especies partenogenéticas reducen el tiempo que dedican a la reproducción y pueden producir el mismo número de nidadas que las especies gonocóricas, pero en menos tiempo.

Potencialmente, las hembras de *C. cozumela* podrían producir más nidadas. Sin embargo, el fenómeno de la atresia folicular, que muchas veces ha sido señalado como el principal factor en el control proximal del tamaño de la nidada (Méndez de la Cruz *et al.*, 1993) en varias lagartijas, en este caso está regulando el número total de crías de una hembra a lo largo de la estación reproductora, al afectar el número de nidadas que cada una de ellas pueda producir. Debido a que los folículos vitelogénicos (generalmente 1 o 2) presentes en las hembras gestantes de *C. cozumela* siempre fueron atrésicos. Esto obliga a las hembras a producir nuevos folículos, alargando el tiempo necesario para cada evento reproductor y reduciéndoles la posibilidad de producir una mayor cantidad de nidadas.

CONCLUSIONES

1. La lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* presenta un cariotipo diploide de 50 cromosomas, lo cual indica que su origen no fue directamente de la hibridación entre individuos de *C. angusticeps* y *C. deppii*.
2. Los datos indican que la lagartija unisexual de Cozumel pudo haberse originado al ocurrir tres fisiones cromosómicas en el cariotipo de algún individuo de *C. maslini*, especie con la que es genéticamente similar.
3. Los individuos de las distintas poblaciones de *C. cozumela* son genéticamente similares, por lo que posiblemente constituyen una especie partenogenética monofilética, es decir, con un solo origen de la partenogénesis.
4. *Cnemidophorus cozumela* presenta un patrón reproductor marcadamente estacional, con máxima actividad gonadal durante la primavera y el verano y que se caracteriza por la asincronía reproductora entre las hembras. Este patrón reproductor es el característico de varias especies del género que presentan reproducción estacional.
5. El tamaño promedio de nidada en *C. cozumela* es de 1.86 ± 0.2 crías, que es uno de los tamaños de nidada más pequeños entre las especies del género.

6. El tamaño de nidada en *C. cozumela* parece estar influenciado por la longitud y longevidad de las hembras.

7. El número de nidadas durante el año en *C. cozumela* es uno de los más grandes presentados por las especies del género con patrón reproductor estacional.

8. La partenogénesis en esta lagartija parece acortar el tiempo dedicado a cada evento reproductor, favoreciendo la producción de un mayor número de nidadas en comparación con las especies gonocóricas.

LITERATURA CITADA

- Abuhteba, R. M. 1990. Clonal diversity in the parthenogenetic whiptail lizard, *Cnemidophorus "laredoensis"* complex (Sauria: Teiidae), as determined by skin transplantation and karyological techniques. Ph. D. Dissertation. University of Arkansas. USA. 82 pp.
- Baker, R. J., M. W. Haiduk, L. W. Robbins, A. Cadena y B. F. Koop. 1982. Cromosomal studies of South American bats and their systematic implications. Spec. Publ. Pymatuning Lab Ecol. 6:303-327.
- Ballinger, R. E. y C. D. Schrank. 1972. Reproductive potential of female whiptail lizards, *Cnemidophorus gularis gularis*. Herpetologica. 28:217-222.
- Ballinger, R. E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). Ecology. 54:269-283.
- Bezy, R. L. 1972. Karyotypic variation and evolution of the lizards in the family Xantusiidae. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. Contrib. Sci. 227:1-29.
- Bezy, R. L. 1989. Morphological differentiation in unisexual and bisexual Xantusiid lizards of the genus *Lepidophyma* in Central America. Herpetol. Monogr. 3:61-80.
- Bostic, D. L. 1966. A preliminary report of reproduction in the teiid lizard, *Cnemidophorus hyperythrus beldingi*. Herpetologica. 22:81-90.

- Browning, H. C. 1973. The evolutionary history of the corpus luteum. *Biol. Reprod.* 8:128-157.
- Byscov, A. G. 1978. Follicular atresia. Pp.533-562 *In*: R.E. Jones (Ed.), *The vertebrate ovary: Comparative biology and evolution*. Plenum Press. New York.
- Censky, E. J. 1995. Reproduction in two lesser Antillean Populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *J. Herpetol.* 29:553-560.
- Cole, C. J. 1975. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. Pp. 340-355. *In*: R. Reinboth (Ed.), *Intersexuality in the animal Kingdom*. Springer-Verlag, New York.
- Cole, C. J. 1985. Taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin. *Syst. Zool.* 34: 359-363.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Pp. 159-187. *In* Johnson F. R. (Ed.). *Current Ornithology*. Plenum Press. New York.
- Cruz, B. F. 1996. Reproductive biology of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* in dry chaco of Salta, Argentina. *Amphibia-Reptilia.* 17:80-86.
- Cuellar, O. 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. *J. Morph.* 133 (2):139-166.
- Cuellar, O. 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: The cytogenetic factors. *Amer. Nat.* 108:625-648.
- Cuellar, O. 1976. Intraclonal histocompatibility in parthenogenetic lizard: Evidence of genetic homogeneity. *Science.* (193):150-153.
- Cuellar, O. 1977a. Animal parthenogenesis. *Science.* 197:837-843.

- Cuellar, O. 1977b. Genetic homogeneity and speciation in the parthenogenetic lizards *Cnemidophorus velox* and *C. neomexicanus*: evidence from intraespecific histocompatibility. *Evolution*. 31:24-31.
- Cuellar, O. 1984. Histocompatibility in Hawaiian and Polynesian populations of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris*. *Evolution*. 38:176-185.
- Cuellar, O. 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica*. 70: 1-13
- Cuellar, O. y A. Kluge. 1972. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris*. *J. Genet.* 61:14-26.
- Cuellar, O. y C. Smart. 1977. Analysis of histoincompatibility in a natural population of the bisexual whiptail lizard *Cnemidophorus tigris*. *Transplantation*. 24(2):127-133.
- Cuellar, O., A. Reuter Cortez y F. R. Méndez de la Cruz. 1995. Spontaneous triploidy in vertebrates, and the origin of parthenogenesis in lizards. *Evolución Biológica*. 8-9:275-282.
- Darevsky, I. S. 1992. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. Pp. 21-39. *In*: K. Adler (Ed.), *Herpetology: Current research on the biology of amphibians and reptiles*. Proceedings of the first world congress of herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford (Ohio).
- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzell. 1985. Parthenogenesis in reptiles. Pp. 412-526. *In*: C. Gans y F. Billet (Eds.), *Biology of the reptilia*. Wiley Interscience, New York.

- Dearing, M. D. y J. J. Schall. 1994. Atypical reproduction and sexual dimorphism of the tropical Bonaire Island whiptail lizard, *Cnemidophorus murinus*. *Copeia* 1994:760-766.
- Duke, K. L. 1978. Non follicular ovarian components. In: R. E. Jones (de.), *The vertebrate ovary: Comparative biology and evolution*. Plenum Press. New York.
- Dunham, A. E., D. B. Miles y D. N. Reznik. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. Pp. 441-522. In : C. Gans y R. B. Huey (Eds.), *Biology of the reptilia*. Wiley Interscience, New York.
- Echelle, A. A. 1990. Nomenclature and non-Mendelian ("clonal") vertebrates. *Syst. Zool.* 39: 70-78.
- Escobar Nava, A. 1986. *Geografía general del Estado de Quintana Roo*. Estado de Quintana Roo. México. 139 pp.
- Fitch, H. S. 1970. *Reproductive Cycles in Lizards and Snakes*. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 52:1-247.
- Fritts, T. H. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia*. 1969(3):519-535.
- Frost, D. R. y J. W. Wright. 1988. The taxonomy of uniparental species, with special reference to parthenogenetic *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae). *Syst. Zool.* 37:200-209.
- Frost, D. R. y D. M. Hillis. 1990. Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica*. 46:87-104.
- García Collazo, R., T. Altamirano Álvarez y M. Gómez Soto. 1993. Reproducción continua en *Sceloporus variabilis variabilis* (Sauria:

- Phrynosomatidae) en Alvarado, Veracruz, México. Bol. Soc. Herpetol. Mex. 5(2):51-59.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México. 252 pp.
- Goldberg, S. R. 1976. Reproduction in a mountain population of the coastal wiptail lizard, *Cnemidophorus tigris multiscutatus*. Copeia. 1976(2):260-266.
- Guillette, L. J. Jr. y W. P. Sullivan. 1985. The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus formosus*. J. Herpetol. 19:474-480.
- Hernández Gallegos, O. Histocompatibilidad y ciclo reproductor en dos poblaciones de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki*, en el Edo. de Quintana Roo. Manuscrito.
- Hernández Gallegos, O., N. L. Manríquez Morán, F. R. Méndez de la Cruz, M. Villagrán Santa Cruz y O. Cuellar. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatán Peninsula of México. Manuscrito.
- Jenkins, D. J. 1994. Karyotypic analysis of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus cozumela*. Master Dissertation. Department of Biology. The University of Utah. USA.
- Jones, R. E. 1978. The vertebrate ovary: Comparative biology and evolution. R. E. Jones (Ed.). Plenum Press, New York.
- Jones, R. E. , K. T. Fitzgerald y D. Duvall. 1978. Quantitative analysis of the ovarian cycle of the lizard *Lepidodactylus lugubris*. General and Comparative Endocrinology. 35: 70-76.

- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Cornell University Press. 500 pp.
- León, J. R. y L. J. Cova. 1973. Reproducción de *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) en Cumana, Venezuela. *Carib. J. Sci.* 13:63-73.
- Levan, A., K. Fredga y A. S. Sandburg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas.* 52:201-220.
- Licht, P. 1979. Reproductive endocrinology of reptiles and amphibians gonadotropins. *Ann. Rev. Physiol.* 41:333-351.
- Licht, P. 1984. Reptiles. Pp. 206 - 321. *In*: G. E. Laming, (Ed.). *Marshall's Physiology of reproduction. Vol I: Reproductive cycles of vertebrates.* Churchill Livingstone, N. Y.
- Lowe, C. H. y J. W. Wright. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (Whiptail lizards) in Western North America. *J. Ariz. Acad. Sci.* 4:81-87.
- Lowe, C. H., J. W. Wright, C. J. Cole y R. L. Bezy. 1970. Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Syst. Zool.* 19:128-141.
- McCoy, C. J. 1966. Geographic variation in ovarian cycles and clutch size in *Cnemidophorus tigris* (Teiidae). *Science.* 154:1671-1672.
- Maslin, T. P. 1963. Notes on a collection of herpetozoa from the Yucatán Peninsula of Mexico. *Univ. Colo. Stud. Ser. Biol.* 9:1-20.
- Maslin, T. P. 1967. Skin grafting in the bisexual teiid lizard *Cnemidophorus sexlineatus* and the unisexual *C. tessellatus*. *J. Exp. Zool.* 166(1):137-149.

- Maslin, T. P. 1968. Taxonomic problems in parthenogenetic vertebrates. *Syst. Zool.* 17: 219-231.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press. New York. 334 pp.
- Méndez de la Cruz, F. R., L. J. Guillette, Jr. y M. Villagrán Santa Cruz. 1993. Differential atresia of ovarian follicles and its effect on the clutch size of two populations of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Functional Ecology.* 7:535-540.
- Miller, M. R. 1948. The seasonal histological changes occurring in the ovary, corpus luteum, and testis of the viviparous lizard, *Xantusia vigilis*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 47:197-224.
- Moritz, C., J. W. Wright y W. M. Brown. 1989. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus* (Teiidae: Reptilia): *C. velox* and *C. exsanguis*. *Evolution.* 43:958-968.
- Moritz, C., J. W. Wright y W. M. Brown. 1992a. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: phylogenetic constraints on hybrid origins. *Evolution.* 46:184-192.
- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992b. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetologica.* 48:417-424.

- Ortiz Gil, G., M. A. Guadarrama Olivera y M. A. Magaña Alejandro. 1994. Guía de excursiones botánicas en Tabasco, México. UJAT. México. 72 pp.
- Parker, E. D., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: Ecological and morphological consequences. Pp. 72-86. In: Dawley, R. M. y J. P. Bogart (Eds.). Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York, USA.
- Pasteur, G. J., F. Agnese, C. P. Blanc y N. Pasteur. 1987. Polyclony and low relative heterozygosity in a widespread unisexual vertebrate, *Lepidodactylus lugubris* (Sauria). *Genetica*.75:71-79.
- Paulissen, M. A. 1997. A mark-recapture study of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus laredoensis* (Teiidae) in Southern Texas. 77th Annual Meeting ASIH, HL, SSAR, AFS-ELHS, AES y GIS. Seattle, Washington.
- Peccinini, D. 1971. Chromosome variation in population of *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazon Valley (Sauria: Teiidae). *Ciencia e Cultura*. 23:133-136.
- Porter, K. R. 1972. Herpetology. W. B. Saunders Company. USA. 524 pp.
- Quicke, D. L. J. 1993. Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy. Blackie. Academic & Professional. Reino Unido. 311 pp.
- Rocha, C. F. D., H. G. Bergallo y D. Peccinini- Seale. 1997. Evidence of an unisexual population of the Brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), whit description of a new species. *Herpetologica*. 53:374-382.

- Routman, E. J. y A. C. Hulse. 1984. Ecology and reproduction of a parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus sonora*. J. Herpetol. 18:381-386.
- Saidapur, S. K. 1978. Follicular atresia in the ovaries of nonmammalian vertebrates. International Review of Cytology. 54: 22-244.
- Schall, J. J. 1978. Reproductive strategies in sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus*): Two parthenogenetic and three bisexual species. Copeia. 1978:108-116.
- Schall, J. J. 1983. Small clutch size in a tropical whiptail lizard (*Cnemidophorus arubensis*). J. Herpetol. 17:406-408.
- Simpson, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press. New York. 247 pp.
- Smith, H. M. 1987. The concepts of species and subspecies in uniparental populations, reflected in the nomenclature of *Cnemidophorus* (Reptilia: Lacertilia). Bull. Maryland Herpetol. Soc. 23: 125-127.
- Taylor, E. H. 1918. Reptiles of Sulu Archipelago. Philipp. J. Sci.D. 13: 242-268.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995a. Patterns of meristic variation among parthenogenetic teiid lizards (Genus *Cnemidophorus*) of the Yucatán Peninsula and their progenitor species, *C. angusticeps* y *C. deppii*. J. Herpetol. 29(4):583-592.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995b. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. Herpetologica. 51(1):67-76.

- Téllez, Valdez. O., E. F. Cabrera, E. Linares y R. Bye. 1989. Las plantas de Cozumel. Instituto de Biología. UNAM. México. 75 pp.
- Vitt, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard, *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia*. 1983:359-366.
- Vitt, L. J. y G. L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). Pp. 211-243. *In*: Wright, J. W. y L. J. Vitt (Eds.). *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Mus. Nat. Hist. Norman, Oklahoma, USA.
- Vrienhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. A List of know unisexual vertebrates. Pp. 19-23. *In*: R. M. Dawley y J. P. Bogart (Eds.) *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. New York State Mus. Albany. Bull. 466.
- Walker, J. M. 1981. Reproductive characteristics of sympatric whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*) in southern Mexico. *J. Herpetol.* 15:321-328.
- Walker, J. M. 1986. The taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin: cloned hybrid populations of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Syst. Zool.* 35:227-240.
- Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27:17-26.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. Pp. 27-81. *In*: Wright, J. W. y L. J. Vitt (Eds.) *Biology of whiptail*

lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Mus. Nat. Hist. Norman,
Oklahoma, USA.