

00:381
des 9

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
División de Estudios de Postgrado

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA REPRODUCCION,
TIPOLOGIA Y ALDENZIMAS DE DOS POBLACIONES
CERCANAS DE Sceloporus grammicus (Reptilia:
Iguanidae) DE LA SIERRA DEL AJUSCO, MEXICO.

T E S I S
que como parte de los requisitos
para optar por el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A :
FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 está 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.

INDICE

| | |
|---|----|
| RESUMEN..... | 1 |
| INTRODUCCION..... | 2 |
| ANTECEDENTES..... | 5 |
| Reproducción..... | 5 |
| Situación taxonómica..... | 10 |
| Especiación estasiopátrica..... | 10 |
| Especiación alopatrica..... | 13 |
| JUSTIFICACION..... | 14 |
| OBJETIVOS..... | 15 |
| AREA DE ESTUDIO..... | 16 |
| Climatología..... | 16 |
| Hidrología..... | 18 |
| Topografía..... | 18 |
| Geología y Suelo..... | 19 |
| Vegetación..... | 20 |
| MATERIAL Y METODOS | |
| Reproducción..... | 21 |
| Tipología..... | 23 |
| Aloenzimas..... | 27 |
| RESULTADOS | |
| Reproducción | |
| Machos..... | 29 |
| Regulación ambiental del ciclo..... | 29 |
| Hembras..... | 35 |
| Desarrollo embrionario..... | 35 |
| Tamaño de la camada..... | 38 |
| Regulación ambiental del ciclo..... | 38 |
| Tipología..... | 43 |
| Aloenzimas..... | 51 |
| DISCUSION | |
| Reproducción..... | 56 |
| Adaptación de la actividad reproductiva al ambiente..... | 56 |
| Regulación ambiental de la actividad reproductora..... | 60 |
| Desarrollo embrionario..... | 64 |
| Tipología..... | 65 |
| Comparación interpoblacional..... | 66 |
| Variación intrapoblacional..... | 67 |
| Aloenzimas..... | 70 |
| Especiación..... | 71 |
| Estasiopatria..... | 71 |
| Alopatría..... | 75 |
| Diferenciación del grupo <u>grammicus</u> en el Ajusco..... | 78 |
| LITERATURA CITADA..... | 83 |

RESUMEN

Se estudiaron dos poblaciones parapátricas del complejo Sceloporus grammicus de la Sierra del Ajusco, México que fueron utilizadas en otro trabajo para la descripción de dos nuevas especies: S. anahuacus y S. palaciosi, y que actualmente se discute la validéz de las mismas. Los aspectos que se tratan incluyen: el ciclo reproductor, su regulación medioambiental, la tipología y la expresión alozimática, con el objeto llevar al cabo comparaciones entre las dos poblaciones y tratar de detectar el grado de similitud o divergencia entre ellas.

El patrón reproductivo que presentan ambas poblaciones es esencialmente igual, considerándose como un ciclo reproductor estacional desfasado. Los machos tienen su período de actividad durante los meses de primavera y verano, ocurriendo la cópula alrededor del mes de julio, mientras que las hembras presentan la fase vitelogénica de julio a octubre, la ovulación ocurre en noviembre y en este mismo mes empieza el desarrollo embrionario, que continúa durante 5 o 6 meses, ocurriendo los nacimientos en el mes de mayo.

El análisis estadístico de las características morfológicas muestra que ambas poblaciones son fenotípicamente iguales, debido a que no se pudieron separar con un nivel de confianza significativo.

El análisis alozimático muestra que ambas poblaciones están diferenciadas genéticamente, no obstante se encuentran dentro de la distribución del mismo citotipo, lo que no coincide con los modelos de especiación cromosómica, por lo cual se discute si la especiación estasiopátrica es la causa de la diferenciación o si es la separación ecológica la que está promoviendo la diversificación de estas poblaciones.

INTRODUCCION

El concepto tipológico de especie se basa en los rasgos morfológicos de los individuos, con el cual se desarrolló un sistema práctico, donde los organismos se asignan a una especie si se semejan a un ejemplar tipo (Futuyma, 1986). Este sistema, con algunas modificaciones, ha sido utilizado hasta nuestros días y sigue siendo de mucha utilidad en la ordenación de los grupos vivientes.

La variación morfológica, que antaño se tomaba como imperfección de los individuos (Futuyma, op. cit.), actualmente sirve como una herramienta para entender la plasticidad en la expresión de las poblaciones (Wake et al, 1983), y debe dejar de ser el único elemento para la designación de las especies (Mayr, 1984), porque el concepto de especie se ha vuelto mucho más dinámico. El concepto biológico de especie es el más aceptado para organismos bisexuados y de acuerdo con Mayr (op cit), los miembros que constituyen una especie biológica actúan como una comunidad reproductiva y como una unidad ecológica y genética, definiéndola como un grupo de poblaciones naturales que se entrecruzan, que tienen descendencia fértil y que están reproductivamente aisladas de otros grupos.

Un problema que ha surgido a raíz de establecer con la base morfológica el criterio taxonómico de especificidad, es que frecuentemente no coinciden ambos criterios, esto es, se ha considerado que la especie taxonómica es un equivalente de la especie biológica, sin embargo algunos taxónomos no utilizan el concepto biológico para definir sus especies taxonómicas, sino que únicamente se basan en diferencias morfológicas para describir a las especies, sin considerar cuales diferencias morfológicas proveen evidencias de

un aislamiento reproductivo (Futuyma, op cit.).

El entendimiento de los procesos de especiación fué posible debido a la incorporación del mendelismo y la genética de poblaciones a la teoría de la selección natural, lo cual ayudó a concebir la síntesis moderna, que ha enriquecido la teoría de la especie y los procesos de su formación, traspasando la especiación alopátrica y proporcionando otras pautas de explicación al proceso de formación de las especies (Reig, 1983).

De acuerdo con Futuyma (op cit.), la evolución hacia las nuevas especies es un equivalente de la evolución en los mecanismos de aislamiento (i. e. barreras genéticas) entre las poblaciones. Los mecanismos de aislamiento se han dividido en mecanismos precopulatorios y postcopulatorios:

Los mecanismos de aislamiento precopulatorios son aquellos que no permiten la fecundación y la formación de cigotos entre dos individuos simpátricos, este tipo de aislamiento algunas veces tiene una base ecológica, pudiendo deberse a que el apareamiento se presenta en diferentes estaciones o en un habitat distinto, o bien a que existen diferencias fundamentales de cortejo que les impide aparearse, o a que no hay transferencia de esperma por la conformación del organo copulador.

Los mecanismos de aislamiento postcopulatorios son aquellos que actúan sobre el producto de la cruce, pudiendo presentar distintas posibilidades que lo seleccionan en contra, como pueden ser: no completarse el desarrollo embrionario, tener una baja probabilidad de sobrevivencia o incapacidad para el apareamiento debido a problemas de esterilidad o de cortejo.

Uno de los auxiliares utilizado más recientemente para lograr el

entendimiento genético de la diferenciación de las especies es la electroforésis, que es usada para conocer el grado de variación genética en los organismos y puede ser usada para separar diferentes tipos de proteínas y diferentes alelos de alguna proteína en particular, por ejemplo las enzimas. Esta técnica toma como base el hecho de que las diferentes proteínas codificadas por sus loci tienen diferentes tamaños, configuraciones estructurales y cargas eléctricas, de esta manera, las diferencias en el material genético derivarán en diferencias en la carga eléctrica neta de los productos genéticos, incluyendo a las proteínas, las cuales pueden ser detectadas mediante la electroforésis (Hanken y Bowen, 1977).

Los datos electroforéticos pueden ser analizados en dos categorías, isoenzimas y aloenzimas. Las aloenzimas han sido más comúnmente utilizadas para definir las relaciones taxonómicas o filogenéticas de los grupos. Estas son variantes proteicas producidas por formas alélicas del mismo locus (Mindell y Sites, 1987). Además la divergencia alozimática no está necesariamente acoplada con la evolución morfológica lo cual permite una valoración independiente de ambos caracteres (Bezy y Sites, 1987).

ANTECEDENTES

Un género de lagartijas que ha llamado la atención es Sceloporus, por que muestra una gran diversidad de especies, habiéndose registrado por Smith y Smith (1976), 113 especies y subespecies, existiendo dentro del mismo género grupos que presentan una amplia distribución geográfica, como sucede con el grupo grammicus, que se distribuye según Smith (1939), desde el extremo sur de Texas, E. U. hasta Oaxaca, México (Fig. 1). Este autor observa que en las especies que constituyen el grupo existe una gran variación en diversos caracteres de folidosis y coloración, lo cual hace difícil la separación de las especies que lo integran.

El grupo Sceloporus gramicus fué dividido en dos especies, una de ellas con tres subespecies, quedando constituido por: Sceloporus heterolepis, Sceloporus gramicus gramicus, S. g. disparilis y S. g. microlepidotus (Smith y Laufe, 1945).

Las dos últimas subespecies mencionadas presentan una amplia distribución geográfica, la primera de ellas en el altiplano mexicano y la última en el Eje Neovolcánico Transversal de México (Fig. 1), ocupando altitudes y habitats muy variables (Smith, 1939).

REPRODUCCION: Uno de los aspectos que ha llamado la atención es el patrón reproductivo que presentan estos lacertilios, en general se ha identificado que los lacertilios pueden tener tres tipos de patrones reproductivos: continuos, bianuales y anuales; dependiendo del grado de productividad del medio (Callard y Mei ho, 1980). La reproducción continua se presenta en especies que habitan ambientes tropicales, en donde la productividad ambiental se presenta estable a lo largo del año y de esta manera, los saurios pueden mantener un esfuerzo reproductivo continuo (Jameson, 1981).



Fig. 1. Mapa de México, en donde se muestra la distribución del grupo grammicus. El sombreado diagonal indica la distribución de Sceloporus grammicus disparilis; la zona punteada, la de S. g. microlepidotus, la zona cuadriculada la de S. g. grammicus. El círculo negro indica la zona de estudio

Los ciclos bianuales son comunes en serpientes viperidas, tales como Crotalus y Agkistrodon (Saint-Girons, 1966), pero en lacertilios son mas bien raros, como en Sauromalus obesus (Nagy, 1973), y en Barisia monticola (Vial y Stewart, 1985), en donde las condiciones climáticas son fluctuantes o drásticas, por lo cual la época reproductiva es limitada.

Es más común encontrar lacertilios con reproducción anual en áreas templadas e incluso en áreas tropicales, en donde se presentan fluctuaciones ambientales anuales bien definidas (Licht, 1984). Los lacertilios que habitan ambientes templados con una corta época de alta productividad anual, presentan períodos de actividad reproductiva durante el verano y otoño. Para los Sceloporus vivíparos, Casas et al (1987), describen dos patrones reproductivos con base en estudios efectuados en poblaciones de lacertilios de Norte y Centroamérica. El patrón del altiplano está presente en poblaciones habitantes de altitudes entre 100 y 2500 msnm., clima semiseco y vegetación xerófila o de pino encino. En este caso machos y hembras maduran al mismo tiempo durante los meses de otoño, por lo cual son considerados sincrónicos, en esta categoría se encuentran S. jarrovi (Goldberg, 1970; Ballinger, 1973), S. poinsetti (Ballinger, 1973), S. cyanogenis (Crisp, 1964), S. megalepidurus (Godínez, 1985), S. grammicus (Guillette y Bearce, 1986; Ortega y Barbault, 1986) y S. torquatus (Feria, 1986; Méndez et al, manuscrito)

El patrón de montaña se presenta en poblaciones que se encuentran en altitudes entre 1600 y 3200 msnm., clima templado subhúmedo y vegetación pinácea. En este caso ambos sexos maduran asincrónicamente, por que los machos presentan su máxima actividad en primavera, mientras que las hembras lo hacen hasta otoño, las especies que presentan éste

patrón son: S. malachiticus (Marion y Sexton, 1971), S. grammicus (Guillette y Casas, 1980; Martínez, 1986), S. mucronatus (Méndez et al, 1988).

Los ciclos reproductivos son regulados por dos componentes principales, el medio externo y el medio interno del organismo. Los factores abióticos medioambientales indican el disparo o la inhibición de la actividad reproductiva. Para el caso de los lacertilios machos, se ha observado que la temperatura y el fotoperíodo son los principales controladores de la reactivación testicular, i. e. el incremento de la temperatura desencadena la espermatogénesis en Xantusia viqilis, Dipsosaurus dorsalis, Phrynosoma cornutum, Anolis carolinensis y Sceloporus undulatus, aunque también es importante la cantidad de alimento y/o el tamaño de los cuerpos grasos (Duvall et al, 1982).

Por su parte, las hembras en general, son estimuladas por el incremento en temperatura, oscilación térmica, fotoperíodo, precipitación pluvial y cantidad de alimento, aunque una adecuada combinación de estos factores puede llegar a ser más efectiva (Duvall, op, cit); sin embargo las hembras de los Sceloporus vivíparos de montaña parecen responder de manera diferente, por que su actividad se correlaciona negativamente con la temperatura y fotoperíodo (Méndez et al, 1988), siendo que solo en la oveja y el venado se ha observado que el decremento en horas-luz es un estimulador de la actividad reproductiva (Van Tiehoven, 1968).

Un segundo factor que interviene en la actividad reproductiva es el medio interno del organismo, que debe de estar en coincidencia con el medio externo para el estímulo reproductivo sea captado y canalizado correctamente (Jones, 1981). En este caso, las hormonas son

muy importantes para que se promueva la respuesta adecuada, principalmente el eje hipotálamo-hipófisis-gónada (Van Tienhoven, 1968). El otro componente requerido es la energía almacenada (cuerpos grasos), ya que, ante la carencia de ésta puede promoverse la ausencia total de reproducción (Nagy, 1973), por lo que se ha considerado que un agente importante es la cantidad de energía y la forma en que debe ser invertida en el proceso reproductivo, dependiendo de esto el éxito de la progenie, lo cual define la estrategia reproductiva de las poblaciones (Pianka, 1980).

Es así que los ciclos reproductores son indicadores de la estrategia reproductiva utilizada por las especies para sobrevivir en los medios en que habitan y son dependientes de las presiones bióticas y abióticas que pueden regularlos o modificarlos durante la historia de vida de una especie (Duvall et al., 1982; Craig y Shine, 1985).

La estrategia adaptativa del ciclo contempla la época de nacimiento de las crías (Callard y Mei Ho, 1980), el aprovechamiento de la productividad medioambiental (Guillette y Bearce, 1986) y la disminución del riesgo de depredación durante la gestación (Shine, 1980; 1983).

Los datos referentes a la biología de algunas poblaciones de Sceloporus grammicus del Valle de México han sido previamente estudiados. El patrón reproductivo de una población de Zoquiapan, Edo. de México, fué descrito por Guillette y Casas (1980), encontrando una reproducción estacional, con la máxima actividad de machos y hembras desfasada, en donde los machos presentaron la gametogénesis en primavera, mientras que las hembras la presentaron hasta el otoño; posteriormente Martínez (1985), describe el ciclo de dos poblaciones, una de ellas situada a 2400 msnm. (Pedregal de Sn. Angel, D. F.) y la

otra a 3300 msnm. (La Cantimplora, Ajusco, D. F.), encontrando que existen diferencias entre los patrones reproductivos de ambas, la de las partes bajas presentó la mayor actividad de ambos sexos durante el otoño, mientras que la de la región alta los machos están activos en primavera-verano y las hembras en otoño.

SITUACION TAXONOMICA. El estado taxonómico del grupo grammicus no se encuentra bien definido, por lo que Martin (1958) y Webb (1969) se han sumado a la opinión de Smith (1939), considerado que requiere estudios más profundos que ayuden a definir la ubicación taxonómica de sus especies con mayor precisión, así Martin (*op. cit.*), observa que algunos ejemplares de Tamaulipas no concuerdan con la variación considerada para la subespecie que se distribuye en ese estado, lo cual Webb (*op. cit.*), denotó con mayor precisión al definir que los ejemplares de Sceloporus gramicus de la sierra de Tamaulipas eran distintos a los de áreas circundantes.

De estas observaciones han surgido dos escuelas que tratan de explicar la especiación del grupo grammicus, de las cuales se hablará enseguida.

ESPECIACION ESTASIPATRICA: Esta escuela es iniciada por Hall y Selander (1973), ellos observan que existe una gran variación en el número cromosómico de este grupo: el citotipo denominado estandar (S), es considerado el ancestral presentandose con $2n=32$; el citotipo polimórfico-1 (P1), difiere de S por ser polimórfico debido a la fisión del primer cromosóma; el citotipo fisión-6 (F 6), se caracteriza por una fisión céntrica del sexto par cromosómico y presenta $2n=34$; el citotipo fisión 5+6 (F 5+6), es monomórfico presentando fisiones en los pares cromosomales indicados, con $2n=34$; los citotipos denominados fisión múltiple (FM), son monomórficos por

fisiones de los cromosomas 2, 4, 5, 6 y un microcromosoma, son polimórficos por fisiones de los cromosomas 1 y 3 y son monomórficos por la fisión del cromosoma 5 llegando a presentar desde $2n=36$ hasta $2n=46$.

Hall y Selander (op cit), proponen un modelo de especiación estasiopátrico, con base en un modelo de evolución cromosómica en cascada y de acuerdo con White (1968), en este tipo de especiación los cambios estructurales de los cromosomas establecen estados homocigóticos por heterosis negativas, favoreciéndose el aislamiento por la esterilidad híbrida.

El estudio realizado con Sceloporus grammicus por Hall y Selander (op cit), en torno a la variación alozimática de las poblaciones con citotipos F6 y P1 del este del Valle de México apoya la observación anterior por que se encontró que aparentemente no existía la introgresión de ambas formas cromosómicas, por lo que las deficiencias de ciertos genotipos sugirieron que algunos de los productos de recombinación en las cruzas de ambos citotipos tienen una baja sobrevivencia, mientras que aquellos que sobreviven hasta la madurez no se reproducen. Por lo anterior propusieron que ambas formas cariotípicas mantienen un mecanismo de aislamiento postcigótico que les hace evolucionar independientemente convirtiéndolas en especies biológicas.

Apoyándose en esta propuesta y con base en un análisis de folidosis y morfometría de poblaciones aledañas al Valle de México Lara (1983), describe dos especies nuevas: Sceloporus anahuacus y Sceloporus palaciosi; sin embargo, los caracteres morfológicos se sobreponen ampliamente y la distribución altitudinal no está bien delimitada, siendo una de las variables que el autor considera para

delimitar la distribución de las especies.

Posteriormente Gadsden (1987), realiza un estudio que combina características alozimáticas, cariológicas, morfológicas y de ectoparásitos de tres poblaciones del complejo Sceloporus grammicus en la Sierra de Tepoztlán, localizadas a diferentes altitudes sobre el nivel del mar (1950, 2400 y 3050 mts.), encontrando que la población que se localiza a mayor altitud está diferenciada de las otras dos y aún cuando reconoce que es prematuro proponer el nivel de diferenciación taxonómico de esta población apoya la especiación estasisipátrica, por que las poblaciones se encuentran relativamente cercanas y no presentan barreras geográficas aparentes que las pudieran estar aislando, sin embargo considera que las diferencias ecológicas de las zonas que habitan pudieran jugar un papel importante dentro de esta diferenciación.

Finalmente Arévalo (1988), colecta ejemplares de Sceloporus grammicus en la Sierra del Ajusco en un gradiente altitudinal entre 2350 y 3350 msnm de los cuales obtiene datos sobre morfología, cariológica y aloenzimas, de estas últimas selecciona 5 enzimas para el análisis genético (glicerol 3-fosfato deshidrogenasa, fosfoglucomutasa, L-lactato deshidrogenasa, superóxido dismutasa y aspartato transferasa), que habían sido eficientes para demostrar la variabilidad entre los cariotipos que se encuentran en esta zona (Estandar y F6). Sus datos apoyan los hallazgos de Gadsden (1987), en torno a que el tipo de especiación que está ocurriendo con estas poblaciones de Sceloporus grammicus es el propuesto por la corriente estasisipátrica, encontrando que las poblaciones se separan en función del citotipo que presentan. Esto es, las poblaciones con el citotipo F6 que se encuentran en altitudes intermedias forman un solo grupo,

mientras que las poblaciones con el citotipo estándar, que se encuentra en ambos extremos del gradiente altitudinal conforman el segundo grupo. Sin embargo la contradicen cuando encuentra organismos híbridos de ambos cariotipos, considerando finalmente que es necesario definir la viabilidad y adecuación de dichos organismos para poder ser concluyente.

ESPECIACION ALOPATRICA: Este tipo de especiación es propuesto por Sites (1982), en el estudio que realizó sobre la variación morfológica de tres razas cromosómicas, en donde observa que no hay asociación entre la morfología y el cariotipo de las mismas, lo cual es inconsistente con el modelo de especiación cromosómica, y de acuerdo a sus observaciones, el aislamiento geográfico es el promotor de la diferenciación morfológica, con lo cual apoya la especiación alopatrida. De acuerdo con Reig (1983), este modo de especiación define que las poblaciones aisladas por una barrera geográfica, alcanzan gradualmente diferencias genéticas (convirtiéndose en subespecies), que posteriormente determinan mecanismos de aislamiento reproductivo incompleto (con lo cual se constituyen como semiespecies), los cuales se refuerzan y terminan en una etapa de contacto secundario por una menor adecuación de los híbridos (Reig, 1983).

Una evidencia en contra de la especiación saltacional se encuentra en el estudio alozimático de Sites y Greenbaum (1983), efectuado con representantes de 3 razas cromosómicas de S. grammicus provenientes de una franja desde Nuevo León hasta Hidalgo, definen que existe poca divergencia alozimática entre las poblaciones, por que la mayor parte de las muestras compartieron electromorfos comunes. Aún más, los parámetros alozimáticos de los citotipos no sugirieron

estructuras poblacionales subdivididas, lo cual se contrapone a la propuesta de especiación estasiopátrica en este grupo, por lo que la interpretación de los datos muestra un flujo genético sin restricciones entre estas razas. En este mismo estudio encontraron que una población aislada en la Sierra de Tamaulipas estaba fuertemente diferenciada en dos electromorfos, proponiéndola posteriormente como una subespecie nueva (Sites y Dixon, 1983), bases que les permiten apoyar el modelo de especiación alopátrico.

Otra evidencia que Porter y Sites (1985), encuentran en contra de el modelo de especiación saltacional propuesto por Hall y Selander (1973), es que en una población de Sceloporus grammicus de Cadereyta, Queretaro, con cariotipos diferentes, no parece existir una inviabilidad de los híbridos, proponiendo que estos no serían menos aptos que los homocigotos, por lo cual no se promovería la divergencia genética ni la especiación estocástica.

Recientemente Sites et al. (1988), en un estudio hecho con poblaciones del Valle de México y de las montañas que le rodean, menciona que una de las especies propuestas por Lara en 1983 (Sceloporus palaciosi), podría ser reconocida como una verdadera especie, utilizando criterios alozimáticos.

JUSTIFICACION DEL ESTUDIO:

Uno de los elementos que utiliza Lara (1983), para la definición de las nuevas especies del complejo grammicus es precisamente la altitud sobre el nivel del mar a la cual se encuentran las poblaciones; sin embargo, existen zonas en donde parece revertirse su propuesta, lo cual ocurre justamente con las poblaciones de Monte Alegre, D. F. y El Capulín, Edo. de México, por que ambas se encuentran en altitudes altas, dentro de la distribución del citotipo estándar,

por lo cual se consideró necesario efectuar este estudio para conocer el grado de diferenciación de estas poblaciones por las razones que a continuación se ennumeran:

1) Ejemplares de las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín se utilizaron para la descripción de las nuevas especies del complejo grammicus por Lara (1983), fundamentándose en Hall y Selander (1973), en relación a la diferenciación de citotipos, pero analizando solamente la base morfológica.

2) La población de El Capulín se encuentra en una localidad cercana a los especímenes que Sites et al. (1988), encuentran que presenta mayor diferenciación genética dentro de la Sierra del Ajusco, pero es de una altitud máyor, y sin embargo es considerada por Lara (1983), como dentro de los límites de Sceloporus palaciosi.

3) Ambas poblaciones (Monte Alegre y El Capulín), se encuentran cercanas a los límites de la distribución del citotipo estandar pero separadas por el parteaguas de la Sierra, y cercanas a poblaciones con las que existen diferencias genéticas.

Por lo anteriormente expuesto, este trabajo pretende: 1) La comparación de dos de las poblaciones del complejo Sceloporus grammicus de la Sierra del Ajusco, utilizadas para la descripción de Sceloporus anahuacus y Sceloporus palaciosi, analizando el ciclo reproductor y la regulación del mismo por los factores ambientales y la expresión morfológica y alozimática. 2) Definir el grado de similitud o diferencia de las dos poblaciones y su posición con respecto a las corrientes que han tratado de explicar la especiación del complejo grammicus.

AREA DE ESTUDIO

Las poblaciones estudiadas se localizan en la Sierra del Ajusco, misma que está ubicada al sur de la Ciudad de México, en los lugares conocidos como Monte Alegre (D.F.), entre los 99° 17' 10" W y 19° 13' 40" N, con una altitud de 3200 msnm. y en las cercanías de El Capulín (Edo de México), entre los 99° 19' 19" W y 19° 11' 2" con una altitud de 3400 m.s.n.m.

CLIMATOLOGIA

La Sierra del Ajusco se encuentra localizada en la región intertropical del globo terraqueo, pero debido a su altitud, el clima es templado.

De acuerdo con las variaciones locales de la altitud y el relieve, es posible distinguir dos zonas climáticas: Una zona con verano fresco y largo, con lluvias en esta misma estación, que comprende las áreas que fluctúan entre los 2800 a 3500 msnm, intervalo en el que se localizan las poblaciones estudiadas. La segunda zona es también templada, con verano más frío y corto, comprendiendo las áreas que están por encima de los 3500 msnm, en donde son comunes las nevadas invernales (García, 1968).

De acuerdo con García (1973), los datos que proporciona la estación meteorológica que se ubica en Monte Alegre ubican a esta zona con un clima de tipo (C(w2)(w)(b')ig), semifrío, con verano fresco y largo, la temperatura media anual es entre 5° y 12°C, la del mes más caliente fluctúa entre 6.5 y 22 °C. Tiene un régimen de lluvias en verano (de mayo a octubre) y es el más húmedo de los subhúmedos, la precipitación total es de 1340 mm, en invierno se

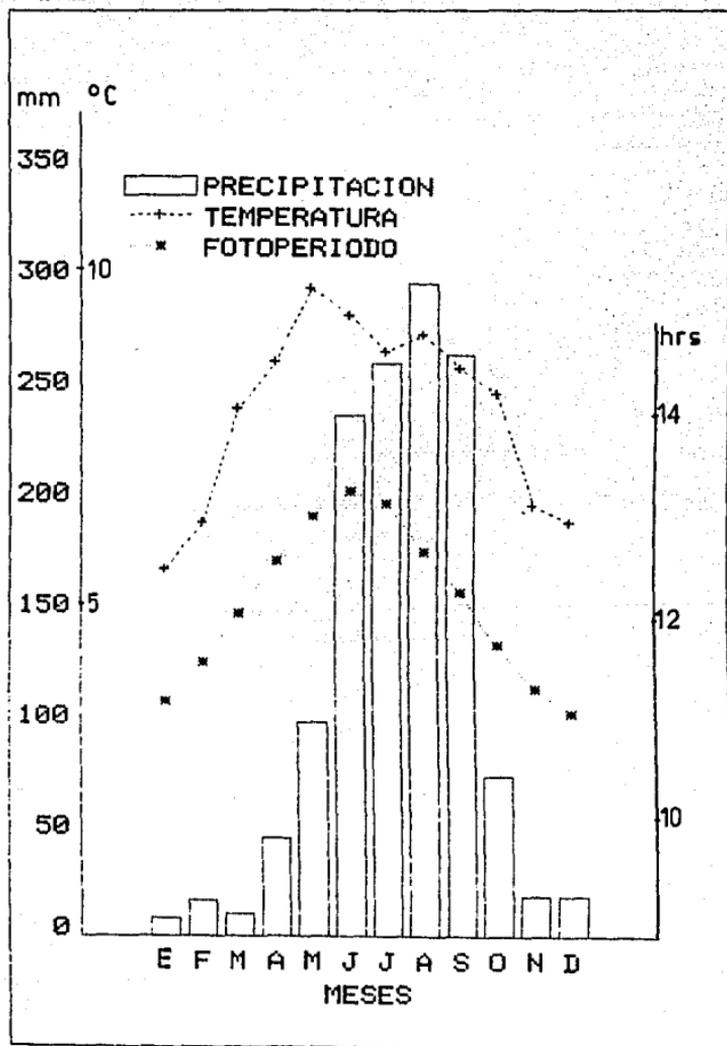


Fig. 2. Climograma de Monte Alegre

recibe menos del 5% de esta total anual.

Como puede observarse en el climograma (Fig. 2), los meses donde se concentra la mayor precipitación son julio, agosto y septiembre (786.24 mm).

De acuerdo con los datos proporcionados por el Observatorio Meteorológico Nacional (1975-1980), hay dos máximos de temperatura, el más elevado se tiene en mayo (9.72 °C) y durante el establecimiento de las lluvias se abate un poco la temperatura para volver a subir en agosto (9.04 °C).

La oscilación de la temperatura es isotermal, es decir, la diferencia de temperatura entre el mes más frío y el más caliente es menor de 5°C y la marcha de temperatura es de tipo Ganges; por que el mes más caliente se presenta antes del solsticio de verano (García, 1973).

HIDROLOGIA

Lo más sobresaliente en cuanto a la hidrología de Monte Alegre, es el arroyo temporal que se forma del manantial conocido como Monte Alegre, además durante la temporada de lluvias suelen existir arroyuelos que fluyen hacia el cauce principal. En El Capulín no existen cuerpos de agua importantes, llegando a formarse en la época de lluvias sólo charcos temporales (Shimada, 1972).

TOPOGRAFIA

La zona de Monte Alegre presenta un relieve montañoso con una estratigrafía de planos horizontales inclinados, colinas y valles, se

observan porciones de roca desnudas en sus picos más elevados, mientras que la zona de El Capulín es una región menos accidentada, presentándose grandes valles, con algunos afloramientos de rocas (Shimada, 1972).

GEOLOGIA Y SUELO

La historia geológica del Ajusco se remonta a los períodos del Plioceno y Pleistoceno (hace aproximadamente 5 millones de años), tiempo en el que el Valle de México fué escenario de una intensa actividad volcánica, que dió origen al surgimiento a los volcanes que forman la Sierra del Ajusco. El volcán que lleva el mismo nombre fué de los primeros en hacer erupción, continuando activo durante muchos años hasta la obstrucción de su cráter. Sin embargo la energía geológica no se había agotado, por lo cual se formaron otras bocas o volcanes secundarios, tales como el Xitle, de tiempos recientes 2400 años (Mosser, 1975).

En general, la Sierra del Ajusco es una región eminentemente volcánica, que geológicamente pertenece a la formación Tarango Superior (Castillo, 1976).

Presenta elementos Pliocénicos conocidos como andesitas, además, los suelos son derivados de cenizas volcánicas recientes, los cuales se reconocen como suelos de andosol y están formados sobre lava o materiales piroclásticos, observándose en algunas zonas un horizonte aumbrico con su capa superficial blanda de color oscuro, rica en materia orgánica y pobre en nutrientes (Shimada, 1972).

La profundidad de los suelos puede variar, los hay desde muy someros, donde la roca madre puede aflorar, hasta muy profundos y

ricos en materia orgánica, producto de un largo desarrollo (Benítez, 1986).

VEGETACION

Las zonas de estudio están dentro de un bosque de coníferas (Rzedowski, 1981), dentro de la subdivisión de los bosques de Pinus, siendo las especies dominantes en el estrato arbóreo Pinus hartwegi y Abies religiosa. Dentro de este tipo de vegetación también están presentes: Pinus leiophylla, Pinus montezumae, Pinus rudis y Pinus teocote, frecuentemente acompañados por algunas especies de encinos (Quercus) y ailos (Alnus firmifolia) de acuerdo con Benítez (1986).

El estrato arbustivo lo componen las siguientes especies: Eupatorium mairitianum, Salix paradoxa, Arctostaphyla arguta, Senecio barba-johannis, Eupatorium glabratum, Senecio anquilifolius y Fuchsia microphyla, Baccharis conferta, Senecio salignus, Senecio cinerarioides, Cincium ehrenbergii y Eryngium columnare.

Dentro del estrato herbáceo se encuentran entre otras: Archemilla promilla, Pernetia ciliata, Baccharis multiflora, Eupatorium saltivari, E. glabratum, Festuca amplissima, Eryngium protasflerum, Didinea mexicana, Brachipodium mexicana, Penstemon roseus, Commelina alpestris, Begonia gracilis y Gnaphalium oxyphyllum (Castillo, 1976; Benítez, 1986).

MATERIAL Y METODOS

REPRODUCCION

Para la obtención del ciclo reproductor se colectaron de 10 a 15 especímenes mensualmente de Sceloporus grammicus desde enero de 1984 hasta enero de 1985 (aproximadamente la misma proporción de machos y hembras), de cada una de las poblaciones localizadas en de Monte Alegre, Parque Nacional Ajusco, D.F.(MA) y en la región de El Capulín, Ajusco, Edo de México (CA).

Los parámetros obtenidos de los machos fueron:

- a) longitud hocico-cloaca
- b) volumen testicular, de acuerdo al método de Jones (1970), de acuerdo con la fórmula:

$$V. T. = 4/3 \pi (a^2 b)$$

En donde V. T. = volumen testicular, a = 1/2 diámetro testicular menor y b = 1/2 del diámetro testicular mayor.

- c) Índice Somático Testicular mediante la fórmula:

$$IST = (V. T. \times 100) / LHC$$

En donde IST= índice somático testicular; V. T.= volumen testicular y LHC = longitud hocico-cloaca del organismo.

Los parámetros obtenidos para las hembras fueron:

- a) longitud hocico-cloaca;
- b) diámetro del folículo ovárico mayor, mediante la fórmula:

$$V = 4/3 \pi a^3$$

En donde V. F.= volumen folicular; a = 1/2 del diámetro.

- c) Índice Somático Folicular mediante la fórmula:

$$ISF = (V. F. 100) / LHC$$

En donde ISF = índice somático folicular, V. F. = volumen del folículo ovárico mayor y LHC = longitud hocico-cloaca.

d) número de huevos oviductales

e) presencia del cuerpo lúteo en el ovario.

f) categorización de los estadios de desarrollo embrionario durante el periodo gestacional de acuerdo a la tabla de Dufaure y Hubert (1961).

Los valores individuales fueron calculados para cada espécimen y se obtuvieron los promedios y los errores estándar mensualmente para cada sexo de cada población .

Las diferencias estadísticas se obtuvieron mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA) y una prueba de ránkos múltiples de Tukey, utilizando una computadora Burrowghs. 7800, utilizando el paquete estadístico SPSS.

Se obtuvo el coeficiente producto-momento de Pearson para la relación entre la longitud hocico-cloaca de la hembra y el número de huevos en oviducto para cada población siguiendo el método de Bruning y Kintz (1977).

Utilizando los datos de temperatura media y precipitación pluvial promedio de cada mes de la estación meteorológica de Monte Alegre (Obs. Met. Ast Nal., 1975-1980) y la cantidad de horas luz promedio mensual para la ciudad de México (An. Obs. Met. Nal., 1986), se asociaron los índices somáticos durante la reactivación gonadal de cada sexo de cada población con las variaciones de temperatura, precipitación pluvial y fotoperíodo. Para evaluar estadísticamente la dependencia de la respuesta gonadal se calculó el coeficiente de determinación de cada factor ambiental con cada sexo, aplicándose posteriormente una prueba de Fisher, utilizando el paquete estadístico STATGRAPHICS, para tratar de inferir el o los factores ambientales

que pudieran tener mayor influencia en este evento reproductivo.

TIPOLOGIA

Se utilizaron los mismos ejemplares de Sceloporus grammicus que se colectaron para el estudio de reproducción, resultando en buenas condiciones para efectuar los conteos y mediciones para la localidad de Monte Alegre 45 machos y 57 hembras y para El Capulín 53 machos y 60 hembras. Para la colecta se golpearon con ligas o se capturaron manualmente, aprovechando las horas soleadas del día o buscándolas debajo de cortezas en días nublados o lluviosos.

Los ejemplares fueron fijados en formol bufferizado al 10% y transportados al laboratorio para su estudio.

La selección de los caracteres morfológicos a estudiar se hizo con base en los caracteres que Sites (1982), encontró que presentaban mayor variabilidad, así como los que Lara (1983), consideró más importantes para la descripción de S. anahuacus y S. palaciosi.

Los caracteres morfométricos (Figs. 3 y 4), la abreviación utilizada y su definición son:

1) Longitud hocico-cloaca (LHC). De la punta del hocico al margen anterior de la cloaca.

2) Longitud de la cabeza (LCa). De la punta del hocico a la parte posterior de la escama interparietal.

3) Ancho de la cabeza (ACa). En la parte anterior de la abertura ótica.

4) Longitud femoral (LFe). De la ingle a la rodilla.

5) Longitud tibial (LTi). De la rodilla al talón.

Se utilizaron proporciones de estas medidas, dividiéndolas entre la longitud hocico-cloaca con el objeto de no obtener sesgos (por

efecto de la talla del organismo) en la comparación de estos caracteres, conservando la misma abreviación después de esta operación.

Los caracteres merísticos (Figs. 3 y 4), la abreviación utilizada y su definición son:

1) Escamas dorsales (EDO). Es el número de escamas dorsales que existen por la línea media desde el margen posterior de la escama interparietal hasta la base de la cola.

2) Escamas alrededor del cuerpo (EAC). Es el número de escamas existentes alrededor del cuerpo a la altura del centro de las patas anteriores y posteriores.

3) Escamas ventrales (EVE). Es el número de escamas existentes desde la parte anterior de la inserción de las patas anteriores hasta el margen anterior de la cloaca.

4) Poros femorales (PFe). Número de poros femorales de cada pata.

5) Número de escamas internasales (NI). Número de escamas existentes entre las postrostrales y la frontonasal media.

Los caracteres multiestado, la abreviación y su definición son:

1) Número de franjas dorsales (NFD). Franjas oscuras transversales que se encuentran entre la cabeza y la inserción de las patas.

2) Escama frontal anterior y frontonasal media en contacto o separada.

Para establecer las diferencias estadísticas significativas entre las dos poblaciones se analizaron ambos sexos por separado dado que algunas de las variables son sexualmente dimórficas (Sites, 1982; Nieto, 1987). Primeramente se comprobaron los supuestos del Análisis de Varianza, definidos por la normalidad y homogeneidad de varianzas

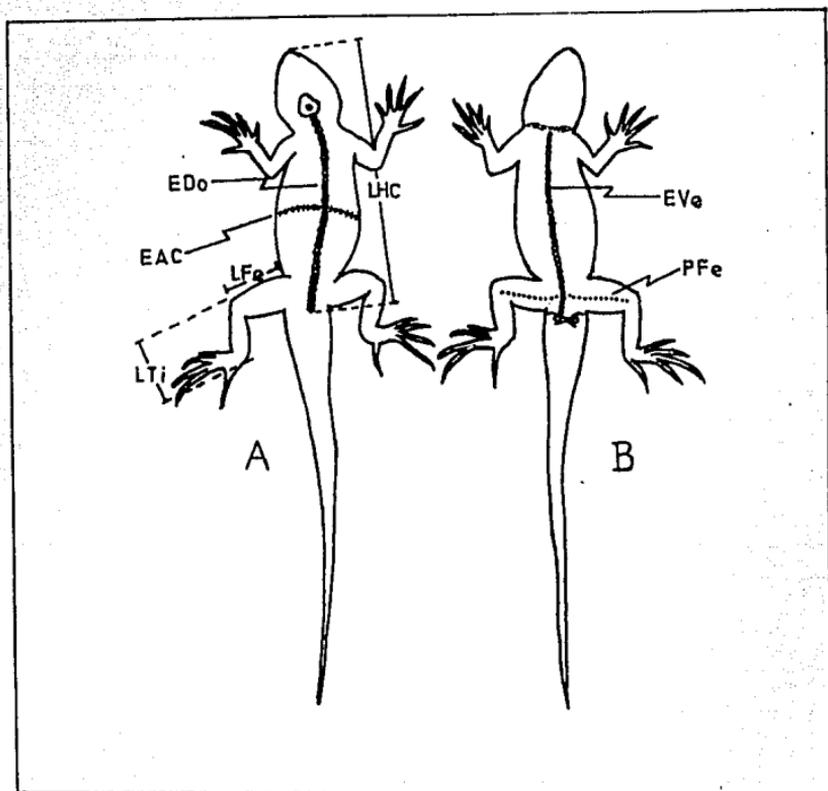


Fig. 3. Esquema de un lacertilio que muestra los caracteres de morfometría y folioidosis utilizadas en el estudio

A: vista dorsal; B: vista ventral; LHC: longitud hocico-cloaca; LFe: longitud femoral; LTi: longitud tibial; EDo: escamas dorsales; EAC: escamas alrededor del cuerpo; EVE: escamas ventrales; PFe: poros femorales.

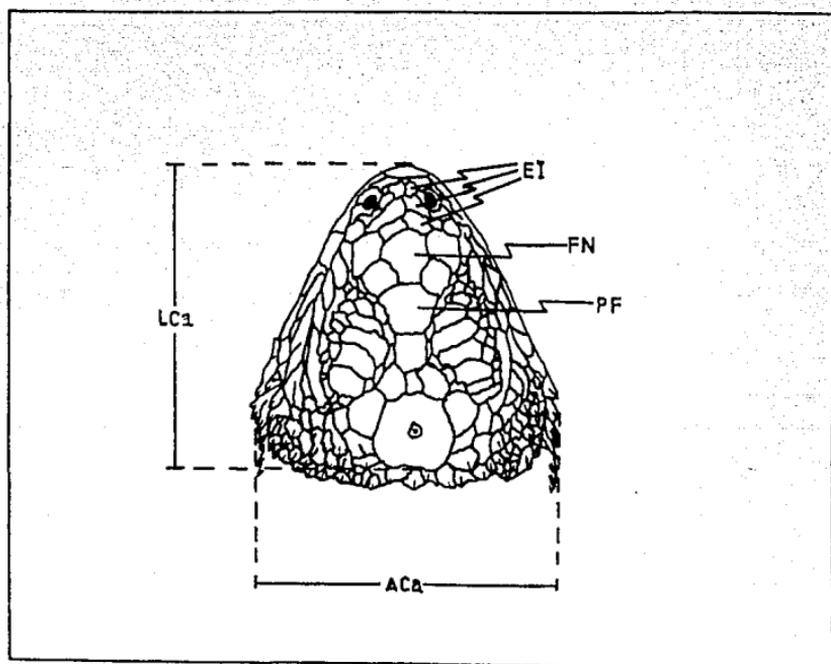


Fig. 4. Esquema de la cabeza de *Sceloporus grammicus* que muestra los caracteres de morfometría y folidosis utilizados en el estudio. LCa: longitud de la cabeza; ACa: ancho de la cabeza; EI: escamas internas; FN: escama frontonasal; PF: escama prefrontal.

de los grupos de datos (Daniel, 1892), considerando que no existen problemas de independencia puesto que cada dato proviene de un espécimen diferente. Posteriormente se aplicó el Análisis de Varianza y finalmente una prueba de rangos múltiples utilizando el paquete estadístico SPSS (Nie, 1975).

Por último se sometieron las variables merísticas a un análisis multivariado de funciones canónicas discriminantes que analiza todas los caracteres y crea un cuadro de predicción de grupos con base en las dos funciones canónicas discriminantes más significativas.

Una de las variables que se le ha dado una gran importancia dentro de la taxonomía del grupo es el número de escamas dorsales (Smith, 1939; Lara, 1983), por lo cual se decidió profundizar en su estudio por medio de un diagrama de tallo y hoja (Vellman y Hoglin, 1981), que está diseñado para lotes pequeños de datos, permite la visualización de su distribución y muestra patrones ocultos internos.

ALOENZIMAS

El procesamiento electroforético de los tejidos de los saurios se hizo de acuerdo a Hanken y Bowen (1977), esto es, se sacrificaron con nembutal (dilución en agua de 3:7, con dosis de 0.5 ml para lagartijas menores de 47mm de LHC y de 0.1 ml para el resto) 20 ejemplares de Monte Alegre y 21 de El Capulín en octubre de 1985. Los tejidos procesados fueron: hígado, intestino, músculo del muslo izquierdo, estómago y pulmones. Los tejidos fueron colocados en frascos viales y congelados a -70°C en un refrigerador Revco para evitar la desnaturalización de las proteínas, se homogenizaron y posteriormente se centrifugaron a 15 000 rpm a 0°C durante 40 minutos.

Los procedimientos de tinción histoquímica utilizados se basaron Harris y Hopkinson (1976), utilizando diferentes combinaciones de tejido y buffer de acuerdo con la especificidad de la enzima a obtener, mismos que se enlistan en la tabla 1.

Los alelos se designaron alfabéticamente en orden de movilidad decreciente de las aloenzimas de acuerdo al Comité de Nomenclatura de la Union Internacional de Bioquímicos 1984.

El análisis estadístico de los loci resueltos se realizó de acuerdo al programa BIOSIS-I según Swofford y Selander (1981), el cual calculó con base en las frecuencias alélicas, las medidas de variabilidad genética: a)heterocigocidad promedio por locus por conteo directo (H); b)promedio de alelos por locus (A); y c)porcentaje de loci polimorficos (95%). Además de realizar una prueba de chi-cuadrada con el objeto de definir si las frecuencias alélicas están acordes con el equilibrio de Hardy-Weinberg para evaluar apareamiento al azar. Otro dato obtenido fué el coeficiente de similitud y distancia genética de Nei (1972, 1978) y de Rogers (1972).

Los registros de los geles y las fotografías de los mismos están depositados en el Museum of Vertebrate Zoology de la Universidad de California, en Berkeley.

RESULTADOS

REPRODUCCION

Machos

El patrón reproductor se muestra en la Fig. 5, las variaciones en el índice somático testicular (Cuadro 1), muestran cambios significativos durante el ciclo anual, tanto para la población de Monte Alegre ($F<10,41>=17.26$, $p=0.0000$), como para El Capulín ($F<10,45>=14.22$, $p=0.0000$).

La población de Monte Alegre presenta la fase de inactividad reproductiva durante los meses de septiembre a marzo, mientras que la población de El Capulín la presenta de octubre a enero (Fig. 5).

La fase de reactivación testicular es iniciada más tempranamente por los machos de El Capulín, observándose desde mediados de febrero hasta fines de abril, mientras que para los machos de Monte Alegre, esta fase ocurre hasta abril.

La máxima actividad reproductora ocurre durante el mes de junio para ambas poblaciones, siendo ligeramente más tardío para Monte Alegre.

La regresión gonadal ocurre durante los meses de verano en ambas poblaciones, evidenciándose porque de julio a septiembre los índices decrecen significativamente, por lo que al inicio del otoño (octubre) ya están en sus niveles de inactividad.

REGULACION AMBIENTAL DEL CICLO. Las relaciones entre el índice somático testicular y las variaciones medioambientales muestran relación con la temperatura, la precipitación pluvial y con el fotoperíodo como puede observarse en el cuadro 2 y en las figuras 6 y 7.

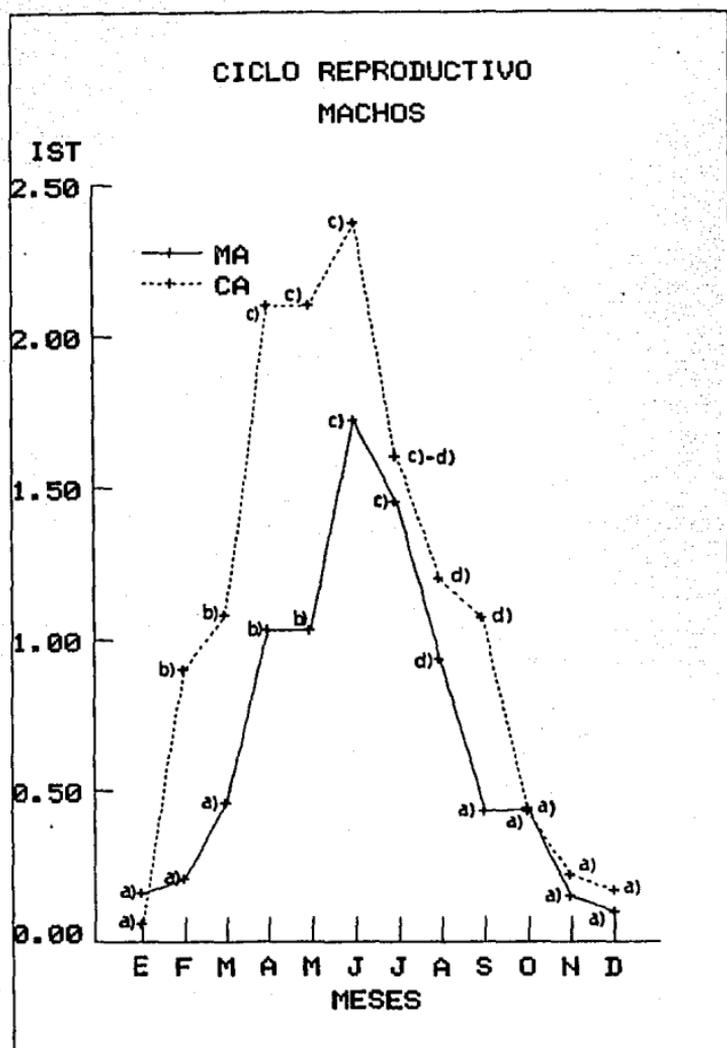


Fig. 5. Variación del índice somático testicular a lo largo del año. De acuerdo con la prueba de rangos múltiples, los cambios significativos corresponden a: a) fase de inactividad testicular; b) fase de reactivación testicular; c) máxima actividad testicular y d) regresión testicular.

CUADRO 1. Valores del índice somático testicular de las poblaciones de Monte Alegre (MA) y El Capulín (CA) utilizados para la obtención del ciclo reproductor de los machos

| | | N | X | DS | R |
|------|----|---|------|------|-----------|
| Ene | CA | 4 | 0.06 | 0.03 | 0.01-0.09 |
| | MA | 8 | 0.16 | 0.05 | 0.14-0.17 |
| Feb | CA | 6 | 0.90 | 0.52 | 0.03-1.62 |
| | MA | 7 | 0.21 | 0.09 | 0.05-0.35 |
| Mar | CA | 6 | 1.08 | 0.33 | 0.65-1.63 |
| | MA | 6 | 0.46 | 0.27 | 0.21-0.90 |
| Abr | CA | 6 | 2.10 | 0.71 | 1.30-3.33 |
| | MA | 4 | 1.03 | 0.13 | 0.90-1.18 |
| May | CA | 7 | 2.3 | 1.20 | 0.95-2.80 |
| | MA | 5 | 2.15 | 0.21 | 0.87-2.63 |
| Jun | CA | 5 | 2.37 | 0.61 | 1.52-2.97 |
| | MA | 5 | 1.72 | 0.56 | 0.95-2.39 |
| Jul | CA | 6 | 1.60 | 0.69 | 0.79-2.4 |
| | MA | 4 | 1.45 | 0.39 | 1.04-1.96 |
| Ago | CA | 5 | 1.25 | 0.35 | 0.87-1.74 |
| | MA | 5 | 0.93 | 0.50 | 0.45-1.59 |
| Sept | CA | 4 | 1.07 | 0.29 | 0.65-1.30 |
| | MA | 4 | 0.43 | 0.22 | 0.23-0.75 |
| Oct | CA | 6 | 0.43 | 0.12 | 0.30-0.63 |
| | MA | 4 | 0.44 | 0.08 | 0.37-0.56 |
| Nov | CA | 4 | 0.22 | 0.10 | 0.09-0.33 |
| | MA | 5 | 0.15 | 0.06 | 0.11-0.26 |
| Dic | CA | 4 | 0.17 | 0.10 | 0.11-0.34 |
| | MA | 4 | 0.10 | 0.53 | 0.04-0.15 |

N número de ejemplares; X: media; DS: desviación estandar; ES: error estandar; R: intervalo de variación

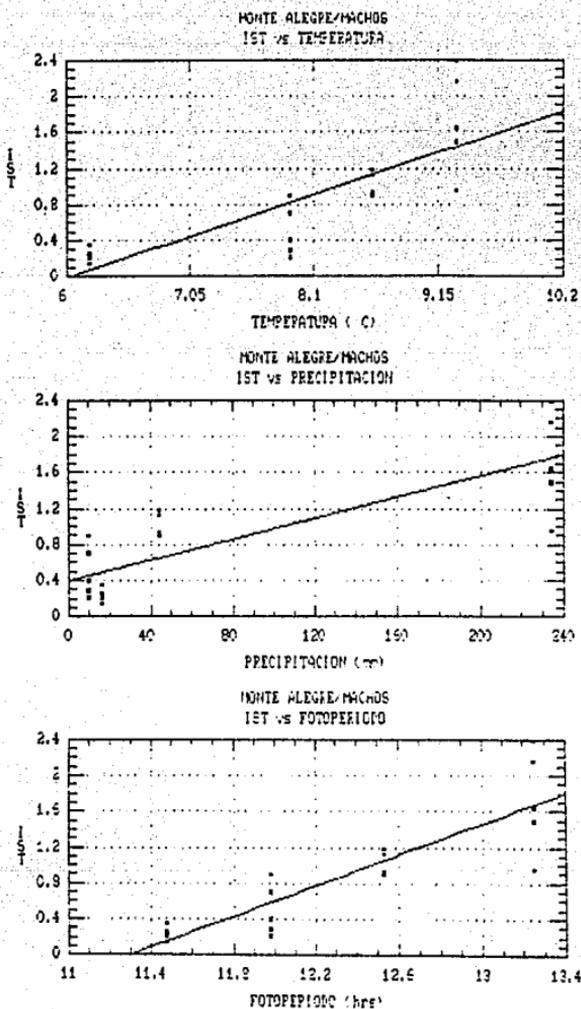


Fig. 6. Correlación entre los parámetros ambientales (temperatura media, precipitación y fotoperíodo) y el índice somático testicular (IST) durante la fase de reactivación de los machos de Monte Alegre.

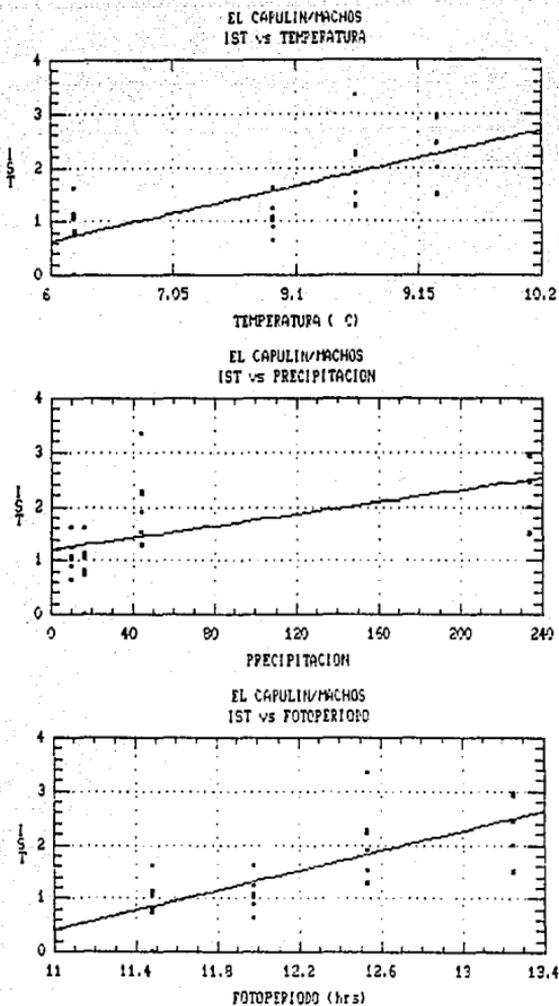


Fig. 7. Correlación entre los parámetros ambientales (temperatura media, precipitación y fotoperiodo) y el índice somático testicular (IST) durante la fase de reactivación de los machos de El Capulín.

CUADRO 2. Relación entre la actividad gonadal de los machos y la temperatura, precipitación pluvial y fotoperíodo para las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín

MONTE ALEGRE

| | TEMPERATURA | PRECIPITACION | FOTOPERIODO |
|----------|----------------|-----------------|---------------|
| Ecuación | $y=0.44x-2.26$ | $y=0.005x+0.39$ | $y=0.86x-9.7$ |
| r | 0.80 | 0.83 | 0.88 |
| F(1,19) | 34.29 | 42.62 | 69.11 |
| P | ≤ 0.05 | ≤ 0.05 | ≤ 0.05 |

EL CAPULIN

| | TEMPERATURA | PRECIPITACION | FOTOPERIODO |
|----------|----------------|----------------|---------------|
| Ecuación | $y=0.48x-2.28$ | $y=0.005x+1.2$ | $y=0.92x-9.7$ |
| r | 0.68 | 0.59 | 0.73 |
| F(1,21) | 18.80 | 11.27 | 24.52 |
| P | ≤ 0.05 | ≤ 0.05 | ≤ 0.05 |

Ecuación= ecuación que relaciona las dos variables de acuerdo con la ecuación general de la recta $y=mx+b$; r= coeficiente de correlación; F= prueba de Fisher, con los grados de libertad entre parentesis; p= probabilidad a la cual es válida la prueba.

Hembras

El patrón reproductivo se muestra en la Fig. 8, las variaciones en el índice somático folicular (Cuadro 3), muestran cambios significativos durante el ciclo reproductor en la población de Monte Alegre ($F(10.45)=40.64$, $p=0.0000$) y en la población de El Capulín ($F(10.45)=40.64$, $p=0.0000$).

El patrón de ambas poblaciones es similar (fig.3), ocurriendo la fase de inactividad ovárica de noviembre a junio. La etapa vitelogénica es en los meses de julio a septiembre, por lo cual es notable el incremento del índice somático folicular durante estos meses. Los folículos preovulatorios se observan en el mes de octubre, alcanzando el índice somático folicular sus valores más altos (Monte Alegre $\bar{x}=20.55$; El Capulín $\bar{x}=24.1$), por lo que el mes siguiente ocurre la ovulación.

En el mes de noviembre ocurre la ovulación y a la vez la fase de regresión, por lo cual se observa un marcado decremento del índice somático folicular en ambas poblaciones.

DESARROLLO EMBRIONARIO. Los ovocitos son captados por el oviducto en noviembre y en este mismo mes son fecundados, permaneciendo ahí hasta el mes de abril cuando ocurre el nacimiento, después de un período de gestación de 6 meses.

Los estadios de desarrollo encontrados a lo largo de la gestación muestran que en la población de El Capulín se presenta una diapausa embrionaria en noviembre y diciembre, mientras que en Monte Alegre la diapausa se presenta solo en diciembre y en los últimos tres meses el avance se presenta prácticamente igual en ambas poblaciones como lo podemos observar en el cuadro 4.

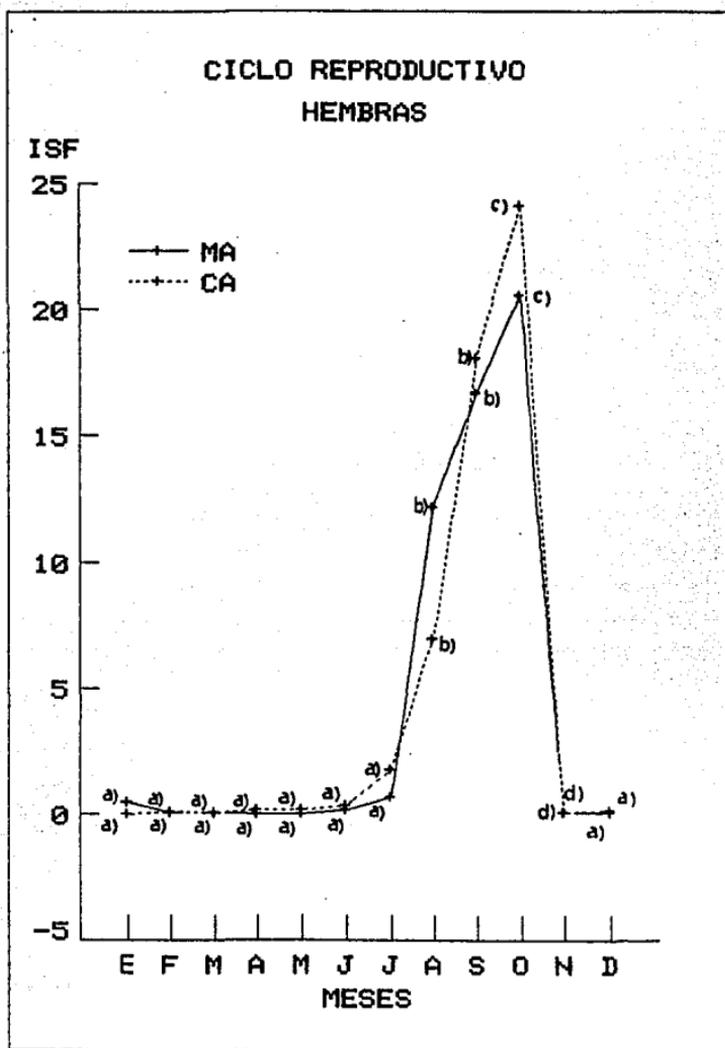


Fig. 8. Variación del índice somático folicular a lo largo del año. De acuerdo con la prueba de rangos múltiples, los cambios significativos corresponden a: a) fase previtelogénica; b) fase vitelogénica; c) fase de máxima actividad o preovulatoria y d) fase de regresión.

CUADRO 3. Valores del índice somático folicular de las poblaciones de Monte Alegre (MA) y El Capulín (CA) utilizados para la obtención del ciclo reproductor de las hembras.

| | | N | X | DS | R |
|------|----|---|------|------|-----------|
| Ene | CA | 7 | 0.01 | 0.03 | |
| | MA | 9 | 0.35 | 0.06 | 0.02-1.95 |
| Feb | CA | 6 | 0.90 | 0.52 | 0.03-1.62 |
| | MA | 4 | 0.12 | 0.08 | 0.03-0.26 |
| Mar | CA | 6 | 1.08 | 0.33 | 0.65-1.63 |
| | MA | 4 | 0.13 | 0.06 | 0.21-0.53 |
| Abr | CA | 6 | 2.10 | 0.71 | 1.30-3.33 |
| | MA | 5 | 0.08 | 0.09 | 0.07-0.09 |
| May | CA | 7 | 2.3 | 1.20 | 0.95-2.80 |
| | MA | 5 | 2.15 | 0.21 | 0.87-2.63 |
| Jun | CA | 5 | 2.37 | 0.61 | 1.52-2.97 |
| | MA | 4 | 0.17 | 0.12 | 0.09-0.31 |
| Jul | CA | 6 | 1.60 | 0.69 | 0.79-2.4 |
| | MA | 5 | 0.68 | 0.10 | 0.60-0.87 |
| Ago | CA | 5 | 1.25 | 0.35 | 0.87-1.74 |
| | MA | 5 | 12.1 | 8.60 | 3.90-23.5 |
| Sept | CA | 4 | 1.07 | 0.29 | 0.65-1.30 |
| | MA | 4 | 16.6 | 8.08 | 10.9-28.1 |
| Oct | CA | 6 | 0.43 | 0.12 | 0.30-0.63 |
| | MA | 4 | 20.5 | 6.56 | 12.7-28.2 |
| Nov | CA | 4 | 0.22 | 0.10 | 0.09-0.33 |
| | MA | 4 | 0.07 | 0.05 | 0.05-0.13 |
| Dic | CA | 4 | 0.17 | 0.10 | 0.11-0.34 |
| | MA | 8 | 0.06 | 0.05 | 0.05-0.13 |

N número de ejemplares; X: media; DS: desviación estandar; ES: error estandar; R: intervalo de variación

CUADRO 4. Estadios de desarrollo embrionario observados a lo largo de la gestación en las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín.

| POBLACION | ESTADIO DE DESARROLLO | | | | | |
|-----------|-----------------------|-----------|-------|---------|-------|-------|
| | Noviembre | Diciembre | Enero | Febrero | Marzo | Abril |
| M. Alegre | 1-4 | 23-34 | 25-36 | 33-35 | 39-40 | 40 |
| Capulín | 2-3 | 3-7 | 29-30 | 33-36 | 39-40 | 40 |

Los estadios de desarrollo embrionario fueron categorizados de acuerdo al cuadro de desarrollo para la lagartija vivípara Lacerta vivipara de Dufaure y Hubert (1961).

El cuerpo luteo estuvo presente en los meses de noviembre a mayo, esto es, hasta un mes después del período gestacional.

TAMARO DE LA CAMADA. El número de embriones por hembra fué de 2 a 6 para ambas poblaciones, siendo el promedio de embriones por hembra de 3.51 para Monte Alegre y de 3.72 para El Capulín.

La talla de hembras a la cual se incorporan a la población reproductiva es de 37.9 mm para Monte Alegre y de 38.6 mm para El Capulín.

Existe una correlación directa entre el tamaño de la hembra y el número de embriones en oviducto (Fig. 9) para la población de Monte Alegre ($y=0.17x-4.46$, $r=0.62$, $p\leq 0.05$) y para la de El Capulín ($Y=0.25X-7.8$, $r=0.76$, $p\leq 0.05$).

REGULACION AMBIENTAL DEL CICLO. La actividad folicular parece ser más afectada por la variación en la temperatura y la precipitación del medio, como lo revela el cuadro 5 y las figuras 10 y 11.

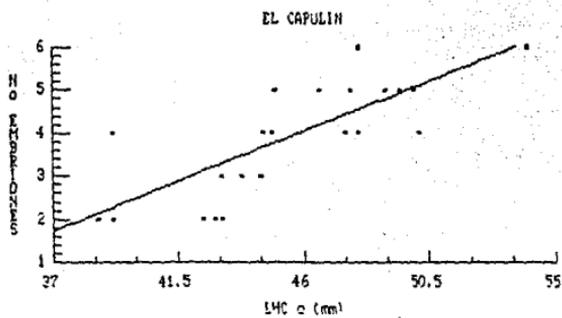
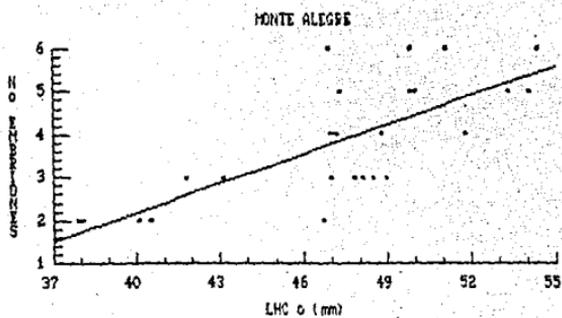


Fig. 9. Correlación entre la longitud hocico-cloaca de la hembra y el número de embriones en las poblaciones de Monte Alegre y El Capulin del complejo Sceloporus grammicus.

CUADRO 5. Relaciones entre la reactivación gonadal de las hembras y la temperatura, precipitación pluvial y fotoperiodo para las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín.

MONTE ALEGRE

| | TEMPERATURA | PRECIPITACION | FOTOPERIODO |
|----------|-------------------|---------------------|--------------------|
| Ecuación | $y = -20.4x + 18$ | $y = -15.61x + 206$ | $y = -0.156x + 30$ |
| r | -0.90 | -0.97 | -0.43 |
| F(1,11) | 29.66 | 116.89 | 2.31 |
| P | ≤ 0.05 | ≤ 0.05 | ≤ 0.01 |

EL CAPULIN

| | TEMPERATURA | PRECIPITACION | FOTOPERIODO |
|----------|---------------------|---------------------|------------------|
| Ecuación | $y = -15.62x + 149$ | $y = -0.05x + 28.7$ | $y = -15x + 211$ |
| r | -0.76 | -0.94 | -0.75 |
| F(1,12) | 17.35 | 8.7 | 16.10 |
| P | ≤ 0.05 | ≤ 0.05 | ≤ 0.05 |

Ecuación= ecuación que relaciona las dos variables de acuerdo con la ecuación general de la recta $y=mx+b$; r= coeficiente de correlación; F= prueba de Fisher, con los grados de libertad entre parentesis; p= probabilidad a la cual es válida la prueba.

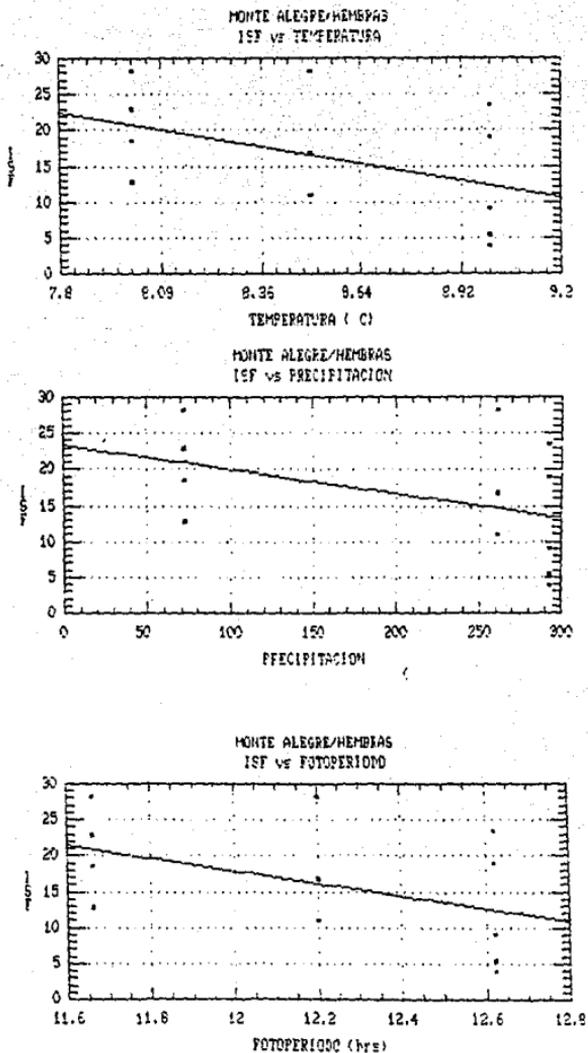


Fig. 10. Correlación entre los parámetros ambientales (temperatura media, precipitación y fotoperíodo) y el índice somático folicular (ISF) durante la fase de reactivación de las hembras de Monte Alegre.

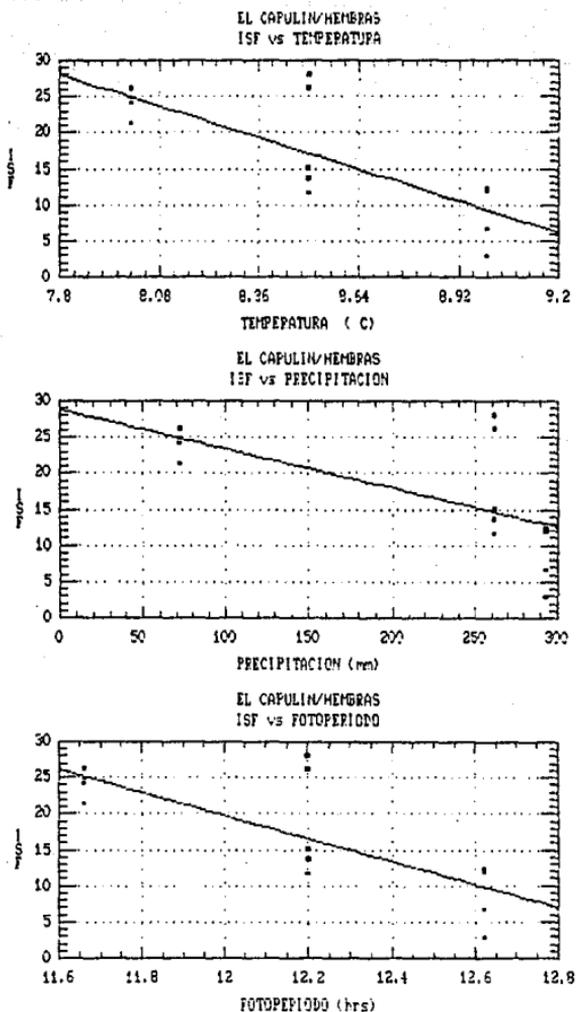


Fig. 11. Correlación entre los parámetros ambientales (temperatura media, precipitación y fotoperíodo) y el índice somático folicular (ISF) durante la fase de reactivación de las hembras de Monte Alegre.

Es importante notar que las correlaciones son inversamente proporcionales, a diferencia de lo que sucede con los machos, en los que las correlaciones fueron directamente proporcionales

TIPOLOGIA

El cuadro 6 y 7 muestran las características de las variables morfométricas y merísticas obtenidas de los ejemplares colectados en Monte Alegre y El Capulín.

El análisis univariado (cuadros 8 y 9), mostró que no hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$), en cuatro de los caracteres merísticos comparados: escamas dorsales (EDo), escamas a medio cuerpo (EMC), poros femorales del lado derecho (PFD), y escamas ventrales (EVe), separándose solamente los machos de Monte Alegre en el número de poros femorales (PFfe), del muslo izquierdo y en el número de escamas internasales (NI), y solamente un carácter comparado (PFfe del muslo derecho), separó ambas poblaciones, esto ocurrió tanto en machos como en hembras.

El análisis de las características morfométricas (Cuadro 9), no separa ambas poblaciones, sin embargo apunta hacia el dimorfismo sexual, ocurriendo esto en el ancho de la cabeza (ACa), longitud femoral (LFe), y longitud tibial (LTi), esto es, que los machos muestran siempre caracteres proporcionales mayores que las hembras en ambas poblaciones, mientras que la longitud de la cabeza (LCa) separó solamente a las hembras de Monte Alegre, que mostraron una proporción más pequeña, no así los machos que se agruparon, según la prueba de Tukey dentro de el mismo grupo que formaron machos y hembras de El Capulín.

CUADRO 6. Caracteres merísticos de las poblaciones de Monte Alegre (MA) y El Capulín (CA), utilizados en el ANDEVA.

| | VARIABLE | EDo | EMC | PFel | PFed | EVe |
|----|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| N | MA MACHOS | 45 | 45 | 45 | 45 | 45 |
| | HEMBRAS | 57 | 55 | 55 | 57 | 56 |
| | CA MACHOS | 53 | 51 | 53 | 53 | 52 |
| | HEMBRAS | 60 | 60 | 60 | 60 | 60 |
| X | MA MACHOS | 76.62 | 71.15 | 14.91 | 15.15 | 54.82 |
| | HEMBRAS | 76.01 | 71.30 | 14.27 | 14.67 | 54.46 |
| | CA MACHOS | 75.52 | 71.92 | 14.26 | 14.52 | 54.55 |
| | HEMBRAS | 76.06 | 71.36 | 14.16 | 14.56 | 54.88 |
| DS | MA MACHOS | 3.80 | 3.93 | 1.411 | 1.313 | 3.815 |
| | HEMBRAS | 3.80 | 3.96 | 1.631 | 1.633 | 3.653 |
| | CA MACHOS | 8.24 | 4.16 | 1.360 | 1.309 | 2.913 |
| | HEMBRAS | 3.60 | 4.03 | 1.342 | 1.280 | 3.636 |
| ES | MA MACHOS | 0.56 | 0.586 | 0.210 | 0.195 | 0.568 |
| | HEMBRAS | 0.50 | 0.534 | 0.220 | 0.220 | 0.488 |
| | CA MACHOS | 1.13 | 0.583 | 0.186 | 0.179 | 0.404 |
| | HEMBRAS | 0.46 | 0.523 | 0.173 | 0.165 | 0.469 |
| R | MA MACHOS | 68-85 | 61-79 | 12-18 | 13-18 | 47-64 |
| | HEMBRAS | 66-85 | 64-80 | 11-17 | 12-19 | 47-62 |
| | CA MACHOS | 61-87 | 64-81 | 11-18 | 12-17 | 48-60 |
| | HEMBRAS | 67-83 | 63-83 | 12-18 | 12-18 | 46-64 |

N : número de ejemplares; X: media; DS: desviación estandar; ES: error estandar; R: intervalo de variación; EDO: escamas dorsales; EMC: escamas a medio cuerpo; PFeI: poros femorales del lado izquierdo; PFeD: poros femorales del lado derecho; EVE: escamas ventrales.

CUADRO 7. Caracteres morfométricos de las poblaciones de Monte Alegre (MA) y El Capulín (CA), utilizados en el ANDEVA.

| | VARIABLE | LHC | LCa | ACa | LF _e | LT _i |
|----|-----------|-------|-----------|-----------|-----------------|-----------------|
| N | MA MACHOS | 46 | 45 | 45 | 45 | 45 |
| | HEMBRAS | 54 | 57 | 57 | 57 | 57 |
| | CA MACHOS | 57 | 53 | 53 | 53 | 53 |
| | HEMBRAS | 60 | 60 | 60 | 60 | 60 |
| X | MA MACHOS | 48.01 | 0.219 | 0.213 | 0.204 | 0.223 |
| | HEMBRAS | 48.83 | 0.210 | 0.198 | 0.189 | 0.208 |
| | CA MACHOS | 47.36 | 0.218 | 0.212 | 0.200 | 0.222 |
| | HEMBRAS | 44.51 | 0.216 | 0.204 | 0.186 | 0.203 |
| DS | MA MACHOS | 6.12 | 0.012 | 0.013 | 0.014 | 0.036 |
| | HEMBRAS | 4.98 | 0.012 | 0.012 | 0.014 | 0.014 |
| | CA MACHOS | 4.63 | 0.013 | 0.012 | 0.012 | 0.019 |
| | HEMBRAS | 4.71 | 0.012 | 0.010 | 0.015 | 0.030 |
| ES | MA MACHOS | 0.90 | 0.001 | 0.002 | 0.002 | 0.005 |
| | HEMBRAS | 0.67 | 0.001 | 0.001 | 0.001 | 0.001 |
| | CA MACHOS | 0.61 | 0.001 | 0.001 | 0.001 | 0.002 |
| | HEMBRAS | 0.60 | 0.001 | 0.001 | 0.002 | 0.003 |
| R | MA MACHOS | 35-59 | 0.19-0.25 | 0.17-0.25 | 0.16-0.22 | 0.17-0.24 |
| | HEMBRAS | 33-57 | 0.18-0.25 | 0.16-0.23 | 0.15-0.21 | 0.17-0.26 |
| | CA MACHOS | 35-58 | 0.19-0.27 | 0.16-0.25 | 0.16-0.22 | 0.17-0.32 |
| | HEMBRAS | 34-54 | 0.19-0.24 | 0.18-0.22 | 0.15-0.23 | 0.17-0.23 |

N: número de ejemplares; X: media; DS: desviación estandar; ES: error estandar; R: intervalo de variación; LHC: longitud hocico-cloaca; LCa: longitud de la cabeza; ACa: ancho de la cabeza; LF_e: longitud femoral; LT_i: longitud tibial.

CUADRO 8. Resumen de los resultados de las pruebas de normalidad y homoscedasticidad de las variables merísticas y morfométricas utilizadas para el ANDEVA de machos y hembras de las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín.

| | CHI | NORMALIDAD | | | HOMOSCEDASTICIDAD | |
|------|-------|------------|------|------|--------------------|-------|
| | | GL | Dmax | NS | Prueba de Bartlett | p |
| LHC | 27.82 | 19 | 0.06 | 0.17 | 1.00 | ≤0.05 |
| LCa | 13.79 | 14 | 0.05 | 0.99 | 1.00 | ≤0.05 |
| ACa | 15.45 | 17 | 0.03 | 1.00 | 1.00 | ≤0.05 |
| LFe | 21.65 | 15 | 0.07 | 0.21 | 1.00 | ≤0.05 |
| LTi | 19.65 | 15 | 0.05 | 0.99 | 1.00 | ≤0.05 |
| EDo | 23.77 | 13 | 0.08 | 0.08 | 1.01 | ≤0.05 |
| EMC | 58.41 | 15 | 0.07 | 0.20 | 1.14 | ≤0.05 |
| PFeI | 502.0 | 17 | 0.16 | 1.53 | 1.01 | ≤0.05 |
| PFeD | 519.8 | 16 | 0.15 | 9.25 | 1.01 | ≤0.05 |
| EVe | 142.8 | 17 | 0.08 | 0.08 | 1.00 | ≤0.05 |

Estadígrafos: CHI: bondad de la prueba de CHI². De la prueba de Kolmogorov-Smirnov: GL: grados de libertad; D max: distancia máxima; NS: Nivel de significado. Prueba de Bartlett con valores muy cercanos a 1, lo que indica que no ha violación a la homoscedasticidad, p= valor de probabilidad a la cual es válida la prueba.

Caractéres: EDo: escamas dorsales; EMC: escamas a medio cuerpo; PFeI: poros femorales del lado izquierdo; PFeD: poros femorales del lado derecho; EVe: escamas ventrales. LHC: longitud hocico-cloaca; LCa: longitud de la cabeza; ACa: ancho de la cabeza; LFe: longitud femoral; LTi: longitud tibial.

CUADRO 9. Resumen de los resultados del análisis estadístico univariado (ANDEVA) de caracteres merísticos y morfométricos para la comparación de las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín.

| | GL | | | SC | | | CM | | Fexp | p |
|-----|----|-----|-----|--------|-------|-------|--------|--------|-------|--------|
| | EG | DG | TOT | EG | DG | TOT | EG | DG | EG | EG |
| EDo | 3 | 211 | 214 | 29.20 | 5760 | 5789 | 9.73 | 27.30 | 0.35 | 0.784 |
| EMC | 3 | 207 | 210 | 16.73 | 3361 | 3378 | 5.57 | 16.23 | 0.34 | 0.793 |
| PFI | 3 | 209 | 212 | 16.76 | 435 | 451 | 5.58 | 2.082 | 2.68 | 0.047 |
| PFD | 3 | 209 | 212 | 11.99 | 405 | 417 | 3.99 | 1.99 | 2.05 | 0.106 |
| EVe | 3 | 209 | 212 | 6.77 | 2587 | 2594 | 2.25 | 12.38 | 0.18 | 0.0908 |
| LHC | 3 | 213 | 216 | 607 | 5521 | 6128 | 202.3 | 25.92 | 7.80 | 0.0001 |
| LCa | 3 | 211 | 214 | 0.0028 | 0.035 | 0.038 | 0.0009 | 0.0002 | 5.49 | 0.0012 |
| ACa | 3 | 211 | 214 | 0.0076 | 0.031 | 0.038 | 0.0025 | 0.0001 | 16.97 | 0.0000 |
| LFe | 3 | 211 | 214 | 0.0110 | 0.041 | 0.052 | 0.0037 | 0.0002 | 18.41 | 0.0000 |
| LTi | 3 | 211 | 214 | 0.015 | 0.14 | 0.15 | 0.0052 | 0.007 | 7.72 | 0.0001 |

Estadígrafos: GL: grados de libertad; EG: entre grupos; DG: dentro de los grupos; TOT: total; SC: suma de cuadrados; CM: cuadrados medios; Fexp: F experimental; p: probabilidad a la cual deja de ser válida la prueba.

Caractéres: EDo: escamas dorsales; EMC: escamas a medio cuerpo; PFI: poros femorales del lado izquierdo; PFD: poros femorales del lado derecho; EVE: escamas ventrales. LHC: longitud hocico-cloaca; LCa: longitud de la cabeza; ACa: ancho de la cabeza; LFe: longitud femoral; LTi: longitud tibial.

CUADRO 10. Resultados del análisis multivariado discriminante. Notese que los resultados indican que los machos están más definidos morfológicamente que las hembras.

| GRUPO ACTUAL | No. DE CASOS | PREDICCIÓN DE GRUPOS | | | |
|--------------|--------------|----------------------|-------------|-----------|-------------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| MACHOS MA | 46 | 29 63.0% | 8 17.4% | 2 4.3% | 7 15.2% |
| MACHOS CA | 54 | 28 51.9% | 12 22.2% | 1 1.9% | 13 24.1% |
| HEMBRAS MA | 57 | 25 43.9% | 5 8.8% | 5 8.8% | 22 38.6% |
| HEMBRAS CA | 60 | 24 40.0% | 12 20.0% | 1 1.7% | 23 38.3% |

Las funciones canónicas fueron construidas tomando como discriminante canónica 1 los poros femorales del lado izquierdo y discriminante canónica 2 las escamas ventrales.

Las variables multiestado (NFD y FA-FN) no mostraron grado de diferencia al comparar ambas poblaciones.

Los diagramas de tallo y hoja de las escamas dorsales se muestran en la figura 12 y 13, en ellas se puede observar que el intervalo de valores se mantiene sin grandes cambios, excepto en los machos de El Capulín, que tiene un rango mayor, también se observan posibles valores extremos en todos los casos, esto es por el efecto de los huecos (ausencia de valores intermedios), algunos morfos se desprenden del patrón general. La tendencia hacia la mayor concentración se conserva en dos puntos (74-75 y 79-81), observándose una distribución bimodal en el patrón general de comportamiento.

El análisis discriminante muestra que los caracteres de mayor utilidad para la separación de los grupos son los poros femorales y las escamas ventrales. Asimismo muestra que los machos son el sexo más definido morfológicamente, por que las hembras tienen un menor porcentaje de predictibilidad con su mismo sexo (Cuadro 10).

ALQENZIMAS

Se resolvieron 27 loci, de los cuales 13 fueron monomórficos, esto es, los loci que mostraron solo un alelo incluyeron ICD 1, GPI, HDH 2, F ADH, LDH 2, CK 1, CK 2, EST 3, SOD, MDH 1, ACN 1, ACN 2 Y EAP (Cuadro 11).

Los loci que resultaron polimórficos, esto es, los que presentaron más de un alelo, se muestran en la Cuadro 12.

En dos loci (GOT1 Y LDH1), las poblaciones tienden a tener diferentes frecuencias alélicas, es decir, están cercanamente fijas a un electromorfo con un solo alelo de expresión y que es menos

CUADRO 11. Enzimas resueltas para el estudio electroforético de las poblaciones de El Capulín y Monte Alegre.

| LOCUS | SOLUCION AMORTIGUADORA |
|-------|---|
| 6GPD | Tris-Citrato, pH=7, 180 Volts, 3 Hrs. |
| GOT | Tris-Citrato, pH=8, 130 Volts, 4 Hrs. |
| LDH | LIOH, pH=8.1, 300 Volts, 3 Hrs. |
| MPI | Tris-Citrato, pH=8, 130 Volts, 4 Hrs. |
| αGPD | Tris-Citrato, pH=8, 130 Volts, 4 Hrs. |
| HADH | Tris-Citrato, pH=7, 180 Volts, 3 Hrs. |
| LA | LIOH, pH=8.1, 300 Volts, 3 Hrs. |
| EST | LIOH, pH=8.1, 300 Volts, 3 Hrs. |
| PGM | Tris-Citrato, pH=8, 130 Volts, 4 Hrs. |
| ICD | Tris-Citrato, pH=8, 130 Volts, 4 Hrs. |
| ADH | Tris-Citrato, pH=7, 180 Volts, 3 Hrs. |
| CK | Poulik, pH=8.7, 250 Volts, 3 Hrs |
| LGG | LIOH, pH=8.1, 300 Volts, 3 Hrs. |
| SOD | LIOH, pH=8.1, 300 Volts, 3 Hrs. |
| AB | LIOH, pH=8.1, 300 Volts, 3 Hrs. |
| SDH | LIOH, pH=8.1, 300 Volts, 3 Hrs. |
| MDH | Tris-Citrato, pH=8, 130 Volts, 4 Hrs. |
| ACN | Tris-Citrato, pH=8, 130 Volts, 4 Hrs. Poulik, pH=8.7, 250 Volts, 3 Hrs |
| EAP | Tris-Citrato, pH=7, 180 Volts, 3 Hrs. |

CUADRO 12. Electromorfos de las enzimas de 8 loci polimórficos en dos muestras del complejo Sceloporus grammicus del Ajusco.

| ENZIMA | Número de la Comisión de Enzimas | ELECTROMORFO | | |
|---|--|--------------|------------|--------------|
| | | | EL CAPULIN | MONTE ALEGRE |
| Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (6-GPD) | 1.1.1.4.9 | a | 0.0 | 0.025 |
| | | b | 0.0 | 0.975 |
| | | c | 0.976 | 0.0 |
| | | d | 0.024 | 0.0 |
| Glutamato oxalato transaminasa (GOT) | 2.6.1.1. | a | 1.0 | 0.175 |
| | | b | 0.0 | 0.825 |
| Lactato deshidrogenasa (LDH) | 1.1.1.27 | a | 0.0 | 0.850 |
| | | b | 1.0 | 0.150 |
| Manosa fosfato isomerasa (MPI) | 5.3.1.8. | a | 0.048 | 0.0 |
| | | b | 0.952 | 1.0 |
| α -Glicerofosfato deshidrogenasa α -GPD | 1.1.1.8 | a | 0.119 | 0.075 |
| | | b | 0.881 | 0.925 |
| Alcohol deshidrogenasa (HADH) | 1.1.1.1. | a | 0.143 | 0.050 |
| | | b | 0.857 | 0.950 |
| Leucina aminopeptidasa (LA) | | a | 0.976 | 1.0 |
| | | b | 0.024 | 0.0 |
| Esterasa (EST) | 3.1.1.1. | a | 0.952 | 0.475 |
| | | b | 0.024 | 0.425 |
| | | c | 0.024 | 0.100 |

frecuente en la otra población. En el loci δ pgd (fosfogluconato deshidrogenasa) las poblaciones tienen frecuencias alélicas totalmente diferentes, en este caso se observan alelos, que fueron designados como AB, BB (de Monte Alegre) y CC, CD (de El Capulín), presentándose la primera y la cuarta de ellas solo en un ejemplar de una muestra total de 21. Los demás loci polimórficos pueden agruparse en dos categorías.

La primera de ellas, que presenta tendencia hacia la fijación de un alelo, con electromórfos alternos menos frecuentes, como es el caso de la Manosa fosfato isomerasa (MPI), α -glicerofosfato deshidrogenasa (α -GPD), Alcohol deshidrogenasa (ADH1), Leucina aminopeptidasa (LA), y Esterasa-2 (EST2), en estas enzimas las frecuencias alternas son representadas por pocos individuos, por lo cual hay una tendencia a expresarse como monomórficas.

El otro grupo de enzimas presentan mayor variación debido a que el número de individuos para cada alelo esta repartido más equitativamente en las distintos electromorfos, como ocurre en Fosfoglucomutasa-1 (PGM1), Fosfoglucomutasa-2 (PGM2) y Esterasa-1 (EST1).

La variabilidad genética de las poblaciones fué calculada a partir del número promedio de alelos por locus (A), el porcentaje de loci polimórficos (P) y promedio de heterocigosidad por locus por cuenta directa (\bar{H}), arrojando los datos que se presentaban en el Cuadro 13.

Como se observa en los datos anteriores, el número de alelos por locus resultó ser el mismo en ambas poblaciones.

El porcentaje de loci polimórficos es mucho mayor en la localidad de Monte Alegre (33.3) que en El Capulín (18.52). La heterocigosidad

es ligeramente mas baja en Monte Alegre que en El Capuín.

De los 14 locus resueltos, 7 de ellos (50%) presentan una heterogeneidad estadísticamente significativa, debido a la variación entre ambas poblaciones, lo cual indica que ambas están genéticamente diferenciadas.

Los índices de Nei (1978) y de Rogers (1972), mostraron la distancia genética entre las poblaciones y se calcularon a partir de las frecuencias alélicas obteniéndose 0.11 (Nei) y 0.146 (Rogers), por lo que de acuerdo a la escala de Ayala (1975), quedarían consideradas como especies hermanas o subespecies.

CUADRO 13. Variabilidad genética de las poblaciones de Monte Alegre (MA) y El Capuín (CA).

| localidad | \bar{A} | P | \bar{H} |
|-----------|------------|-------|-----------|
| MA. | 1.56(0.13) | 33.3 | 0.062 |
| CA | 1.56(0.17) | 18.52 | 0.075 |

\bar{A} = número promedio de alelos por locus, P= porcentaje de loci polimórficos y \bar{H} = promedio de heterozigosidad por locus por cuenta directa.

DISCUSION

REPRODUCCION

Las poblaciones del complejo Sceloporus grammicus de Monte Alegre y El Capulín presentan un patrón reproductivo similar, observándose las principales fases durante la misma época, con lo anterior se descarta la posibilidad de un aislamiento reproductor por diferencias de la estacionalidad en la época reproductora. El patrón reproductor es estacional desfasado, definiéndose por que la mayor actividad testicular de los machos ocurre durante los meses de mayo-julio, mientras que las hembras presentan la ovulación en el mes de noviembre, sospechando que exista almacenamiento de esperma en el tracto reproductor femenino durante el desfasamiento, debido a que se observaron cópulas alrededor del mes de julio (Fig. 14).

Este patrón es esencialmente igual al que presentan las poblaciones sureñas de Sceloporus vivíparos, como S. malachiticus, (Marion y Sexton, 1971), S. formosus (Guillette y Sullivan, 1985), S. mucronatus (Méndez *et al.*, 1988) así como otras poblaciones de S. grammicus (Guillette y Casas, 1980; Martínez, 1985) y de acuerdo a Casas *et al.* (1987), corresponde al patrón reproductivo de montaña.

ADAPTACION DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA AL AMBIENTE. El ambiente en el que habitan las poblaciones estudiadas presenta épocas bien definidas de sequía y lluvias a lo largo del año (García, 1973), siendo la segunda de éstas considerada la más favorable, por los recursos alimenticios que genera (Gutiérrez y Sánchez, 1986).

Considerando en primer término que la estrategia adaptativa del

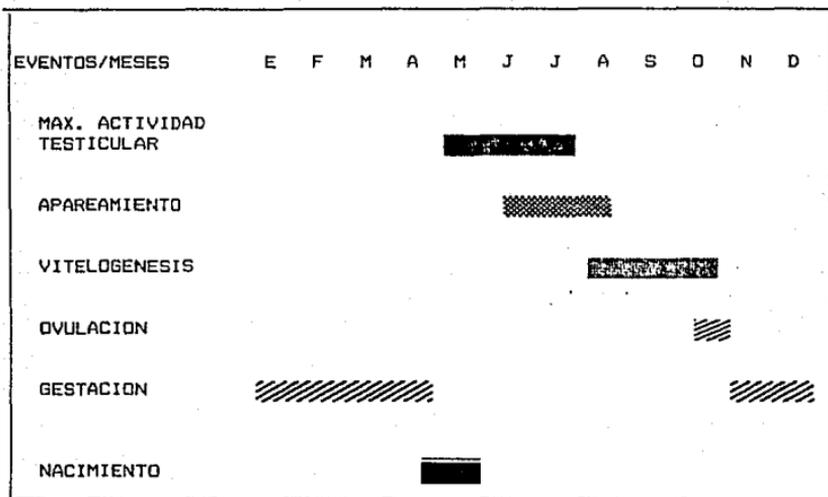


Fig. 14. Representación esquemática de los principales eventos del ciclo reproductor de las poblaciones de Sceloporus grammicus de Monte Alegre y El Capulín

patrón reproductivo está definido por la época de nacimiento, observamos que esto ocurre en la época más favorable del año, considerando que en el mes de nacimiento (mayo), empieza la temporada lluviosa, por lo que también se incrementa el alimento disponible (Gutiérrez y Sánchez, 1986), mismo que es considerado uno de los recursos más importantes para la sobrevivencia de las crías (Goldberg, 1972; Guillette y Bearce, 1986).

El aprovechamiento de la época favorable (período de lluvias), da como resultado que tanto las crías como las hembras pueden alimentarse, las primeras pueden canalizar la energía en el crecimiento, mientras que las últimas se reponen del período gestacional, que ocurre durante los meses secos (noviembre-abril) y canalizar dicha energía en la producción de folículos vitelogénicos que se observan durante agosto, septiembre y octubre y en la generación de cuerpos grasos, al igual que ocurre en otras poblaciones del mismo complejo (Guillette y Casas, 1981; Ortega y Barbault, 1984; Guillette y Bearce, 1986).

La época de gestación es de 6 meses (noviembre-abril), por lo que puede considerarse larga, y una de las desventajas es que durante la preñez la capacidad de escape se reduce, quedando las hembras más expuestas a la depredación (Shine, 1980). Sin embargo, el comportamiento de forrageo se reduce por que los embriones ocupan gran parte de la cavidad abdominal (Guillette y Bearce, 1986), además de que la progesterona parece inhibir el apetito (Feria, 1986). De esta manera la baja actividad puede conferir una mayor sobrevivencia a las hembras por exponerse menos a los depredadores (Guillette y Bearce, 1986).

Adaptaciones locales. Casas et al. (1987), al estudiar los ciclos

reproductores descritos del complejo Sceloporus grammicus encuentran dos patrones reproductivos, y es precisamente con poblaciones situadas dentro de la distribución de los citotipos S (de la parte baja: Pedregal de San Angel, D. F.; de la parte alta: La Cantimplora, Ajusco, D. F., Monte Alegre, Ajusco, D. F. y El Capulín, Ajusco, Edo. de Méx.) donde encuentran que existen diferencias marcadas en la temporada de actividad reproductora de los machos, definiendo que en las poblaciones del Altiplano la actividad gonadal ocurre durante el otoño y en las poblaciones de montaña se presenta durante la primavera. Los autores refieren que estos patrones no son exclusivos del grupo grammicus, si no que también ocurren en todas las especies de Sceloporus vivíparos de las cuales se tienen datos acerca de su patrón reproductivo.

Los ciclos reproductivos no están fijados genéticamente (Jameson, 1981), sin embargo, esta variación podría estar influyendo en el aislamiento de las poblaciones que presentan el citotipo S (del altiplano y de montaña), propiciado por una diferenciación en cuanto a la época de actividad reproductora de los machos.

Por otra parte, las hembras no presentan diferencias temporales por cuanto a la actividad reproductiva; sin embargo, la época de cópula también se encuentra desfasada. De acuerdo con la máxima época de actividad reproductora de los machos, en las poblaciones de altitud baja, el apareamiento ocurre durante el otoño, mientras que en las de altitud alta las cópulas se observaron durante el verano.

La interacción de los estímulos ambientales, hormonales y conductuales es importante para que la respuesta de la hembra se efectúe, siendo un estímulo importante el comportamiento del macho, i. e. la conducta sexual de apareamiento (Crews, 1978), lo cual, en

aparición es otra limitación a salvar para que el flujo genético pueda establecerse entre las poblaciones de altitud alta y baja a través de las hembras a pesar de las limitaciones impuestas por las diferencias en la época de actividad reproductiva.

REGULACION DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTORA. Los principales factores que estimulan la reactivación gonadal de los reptiles son la temperatura, el fotoperíodo y la precipitación pluvial (Duvall et al., 1982). Para la población de Sceloporus grammicus de Zoquiapan, México estudiada por Guillette y Casas (1980), se consideró la posibilidad de que ambos sexos respondieran a diferentes estímulos ambientales, o que respondieran de diferente manera, puesto que la fase de reactivación gonadal ocurre en diferentes épocas del año.

En las poblaciones del complejo Sceloporus grammicus de Monte Alegre y El Capuín, motivo del presente estudio, la respuesta de ambos sexos fué también diferencial, mostrando un patrón semejante al del estudio previamente referido, sin embargo resulta difícil pensar que siendo organismos de la misma población, i. e. con las mismas hormonas que desaten los mecanismos de respuesta, puedan responder de diferente manera, por lo cual una explicación al desfase puede ser la que a continuación se menciona.

Jones (1981) considera que la luz estimuladora de la actividad reproductiva se presenta dos veces al año, siendo el sistema de coincidencia interno el que juega un papel importante en la elección de la época de actividad. Esto puede hacerse extensivo para la variación de la temperatura a lo largo el año, que es considerado un estimulador importante de los organismos ectotérmicos (Duvall et al., 1982). Con base en lo anterior Casas et al. (1987), proponen que hay

dos fases de estímulo, la primera de ellas ocurre entre primavera y verano y la segunda entre verano y otoño.

En la primera fase de estímulo se manifiesta la respuesta de los machos de las poblaciones estudiadas (Fig. 15), por lo que tienen su actividad de abril a julio, como sucede en una gran parte de los lacertilios (Licht, 1984), presentandose en el estudio correlaciones positivas con los estímulos ambientales.

En las hembras el efecto de ésta primera fase de estimulación es diferente (Fig. 16), permitiendoles parir al principio de ésta época, ya que, están preñadas durante el lapso noviembre-abril, por lo que el incremento de temperatura que se presenta de enero a mayo puede actuar como un importante acelerador del desarrollo embrionario (Casas, et al., 1987), encontrandose durante este estudio un aceleramiento del desarrollo embrionario y desaparición de la diapausa embrionaria.

Además las hembras recién paridas están energéticamente muy desgastadas, considerando que han invertido gran parte de sus reservas grasas en la sobrevivencia invernal y en la gestación, por lo cual necesitan recuperarse y esto solo lo pueden hacer durante la época de lluvias (Villagrán et al., en manuscrito), que propicia mayor disponibilidad de alimento en el medio, ya que durante el verano el alimento es más abundante y diverso (Gutiérrez y Sánchez, 1986), mismo que es considerado un importante promotor de la reproducción en los lacertilios de áreas templadas (Licht, 1984).

Lo anterior es apoyado por los estudios que demuestran que la retención de lípidos en cuerpos grasos es muy importante para el desarrollo folicular, i. e. vitelogénesis, pues se ha observado una relación inversa entre ambos eventos (Hahn y Tinkle, 1965; Telford, 1970; Goldberg, 1972; Derickson, 1974; Newlin, 1976; Guillette y

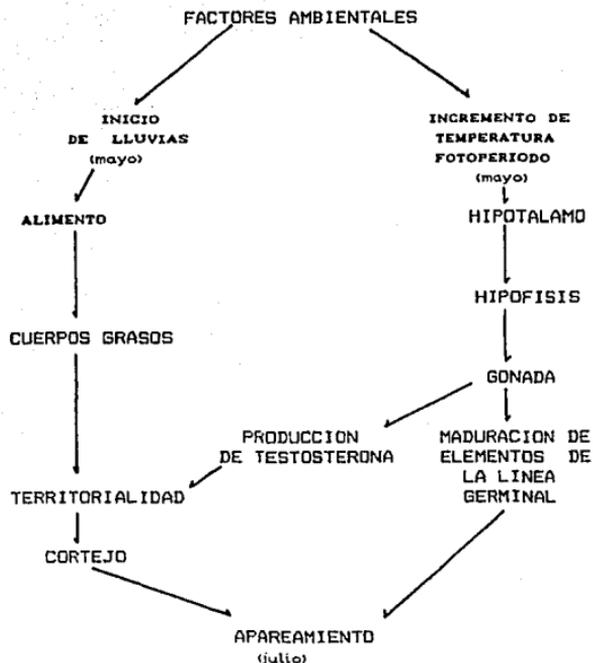


Fig. 15. Regulación del ciclo reproductor de los machos. La primera fase de estímulo se presenta alrededor del mes de mayo, por lo que la respuesta de los machos de las poblaciones estudiadas tienen su actividad de abril a julio, como sucede en una gran parte de los lacertilios.

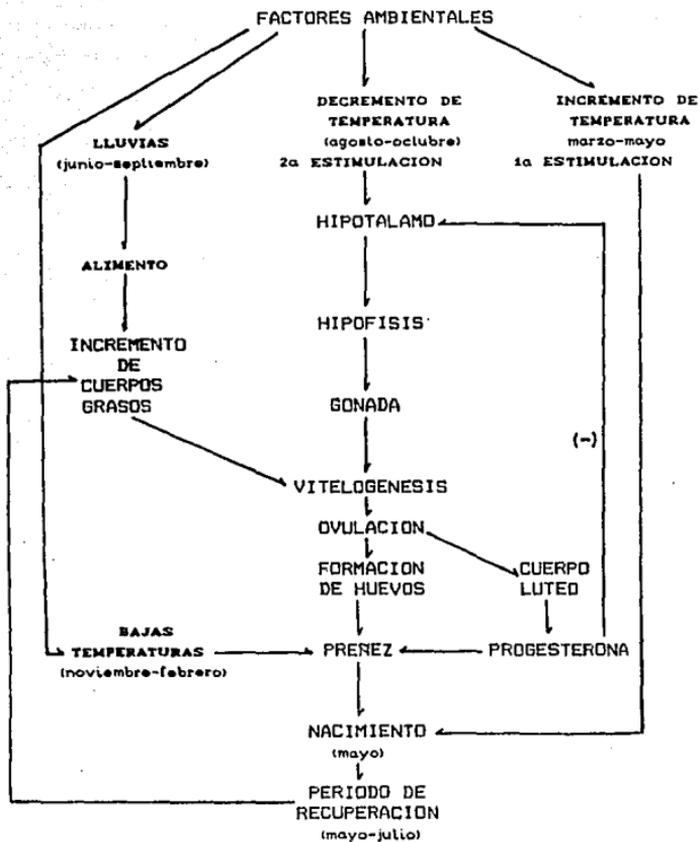


Fig. 16. Regulación del ciclo reproductor de las hembras. La respuesta a la primera fase de estimulación es diferente a la de los machos, por el efecto de la preñez que ocurre durante el lapso noviembre-abril, que inhibe la respuesta del ovario por la secreción de progesterona, además de que necesitan recuperarse energéticamente por medio de la ingestión de alimento para generar cuerpos grasos y folículos vitelogénicos, lo que ocurre durante la segunda fase de estimulación (agosto-octubre), por lo que el efecto de la primera fase de estimulación es actuar como un acelerador del desarrollo embrionario, efectuándose el parto en mayo.

Casas, 1981), i. e. justamente antes de la vitelogénesis existe una talla máxima de cuerpos grasos, que se ve significativamente reducida al ocurrir el período vitelogénico, quedando al final del mismo solo un remanente.

En los meses de julio a octubre (verano-otoño) debe presentarse la segunda fase de estimulación reproductiva (Jones, 1980; Casas *et al.*, 1987), puesto que tanto la temperatura como el fotoperíodo toman nuevamente los mismos valores que durante los meses de marzo a julio (Fig. 16), es por esto que las correlaciones entre el incremento gonadal y las fluctuaciones ambientales en las hembras aparecen con valores inversamente proporcionales.

Debido a esto, es factible pensar que existen los mismos estímulos para ambos sexos, pero el sistema interno está condicionando la respuesta, apoyándose en el hecho de que las correlaciones más altas con los estímulos ambientales obtenidas tanto para machos como para hembras, pero la correlación fué positiva y negativa respectivamente para cada uno de los sexos, esto es, que los machos responden al incremento del estímulo, mientras que las hembras lo hacen con el decremento, no por una capacidad diferencial de respuesta, sino por que están siendo condicionados por la parte fisiológica y energética, de aquí que los machos pueden responder antes que las hembras a los mismos estímulos.

DESARROLLO EMBRIONARIO. El período de gestación es de seis meses en las poblaciones estudiadas, abarcando los meses de invierno y principios de primavera (noviembre-abril). En ambas poblaciones se observó el fenómeno de la diapausa embrionaria durante los primeros meses invernales, que es una respuesta propiciada por una condición de

stress por las bajas temperaturas ambientales, que retardan el desarrollo embrionario (Guillette, 1985).

El parto ocurre a fines de abril o principios de mayo, esto es, cuando se presentan las temperaturas más altas en la zona, mismas que han sido consideradas promotoras del aceleramiento en el desarrollo embrionario, además de que se presenta el inicio de lluvias, que se han considerado muy importantes por el incremento en el recurso alimenticio disponible, lo cual es muy importante para la sobrevivencia de las crías (Casas et al., 1987).

El cuerpo luteo estuvo presente hasta un mes después de ocurrido el parto. Se ha observado que ésta estructura es de gran importancia por que influye endocrinológicamente en la retención de los embriones, principalmente al inicio de la gestación (Jones y Guillette, 1982). Sin embargo, la presencia de este cuerpo persiste a lo largo de la gestación, aunque su función secretora parece diferir entre las especies, ya que la luteotomía puede causar reabsorción embrionaria, muerte del neonato o retraso del parto (Jones y Guillette, op. cit.).

TIPOLOGIA

El concepto tipológico de especie se basa principalmente en el grado de diferencias de las formas (Cain, 1954), siendo una importante herramienta en la determinación de las especies, aún cuando se ha hecho evidente que este criterio debe ser usado junto con otras evidencias para definir cuales poblaciones merecen ser consideradas dentro de lo que se puede delimitar como una especie biológica (Mayr,

COMPARACION INTERPOBLACIONAL. Los análisis que resultaron de la comparación interpoblacional de los caracteres merísticos y morfométricos definen que solo un carácter (poros femorales del muslo derecho), es diferente estadísticamente, para separar ambas poblaciones, por lo que se elimina la posibilidad de que estas poblaciones puedan ser diferenciadas desde un punto de vista morfológico.

El análisis canónico discriminante también agrupa las poblaciones estudiadas, denotando una alta afinidad morfológica. Esto concuerda con lo observado por Casas et al (1985), en su estudio hecho a lo largo del Eje Neovolcánico Transversal (Veracruz-Michoacán), en donde, con base en características morfológicas, dividen las poblaciones en dos grandes grupos: los de baja altitud (2000-2400 msnm.) y los de gran altitud (2400-4000 msnm.). Este estudio es reafirmado por Gadsden (1987), y Arévalo (1988), incluyendo factores cariológicos y alozimáticos para apoyar sus conclusiones. Los resultados arrojados por las poblaciones que fueron motivo del presente estudio, desde el punto de vista morfológico, pueden considerarse que no se contraponen a la existencia de una agrupación de las poblaciones de grandes altitudes (3200 y 3400 msnm para MA y CA respectivamente).

Por lo anteriormente referido, las poblaciones del complejo Sceloporus grammicus motivo de este estudio y referidas por Lara (1983), como pertenecientes a 2 especies diferentes no presentan diferencias morfológicas suficientes para poderlas considerar como especies distintas, ya que existe un amplio intervalo de sobreposición en los caracteres morfológicos comparados.

VARIACION INTERPOBLACIONAL. Las explicaciones alternativas a la variación observada en las escamas dorsales son numerosas, considerando que la expresión de las características morfológicas están en función de la selección natural (Fox, 1975).

El cambio de expresión de las variables merísticas de una población no es debido a la ontogenia propia de los organismos, porque no existe surgimiento o desaparición de nuevas escamas (en el caso de los reptiles) a lo largo de la vida, por lo cual se ha considerado a estas variables ideales para estudios de selección natural (Fox, 1975). Una de las explicaciones más parsimoniosas es que el medio ambiente puede tener influencia en la expresión fenotípica, por que el tamaño de escamas de un lacertilio es inversamente proporcional a su número, y en apariencia son importantes en la regulación del calor y en el intercambio de humedad (Hellmich, 1951; Soulé, 1966; Soulé y Kerfoot, 1972), por lo que el medio ambiente puede tener una influencia importante en la expresión fenotípica, i. e. en el número de escamas de los lacertilios.

La variación observada en las escamas dorsales está en función del tipo de selección que está actuando, pudiendo ser de tipo disruptivo, o sea que hay una selección negativa en el morfo intermedio de la distribución observada en los diagramas de tallo y hoja. Este comportamiento podrá ser normalizado ("limado") en generaciones futuras, si es debido a la plasticidad de la expresión morfológica de las poblaciones (Fox, 1975).

De otra forma, si la variación descrita no es debida a una característica propia de la población, la morfología de la misma estaría cambiando, ya sea por un cambio ambiental (Kettlewell, 1958), o bien por el flujo genético entre poblaciones con diferencias

morfológicas (Futuyma, 1986), lo cual en este estudio no es una posibilidad viable dado que los datos alozimáticos muestran que las poblaciones no se encuentran subestructuradas, contraponiéndose a los datos encontrados por Arevalo (1988), pero es conveniente observar que los resultados arrojados de su estudio es necesario tomarlos con cautela, por que trabajó solamente con las enzimas que tienden a diferenciar las poblaciones, lo cual puede sesgar fuertemente los datos referentes a la estructuración de las poblaciones.

Dado que la selección natural y posiblemente la selección sexual promoven cambios en la expresión fenotípica de las poblaciones, la toma de los valores tradicionales para la comparación morfológica (i. e. valor promedio, desviación standard e intervalo de variación) puede ocultar el patrón de variabilidad y el grado de sobreposición de cualesquiera de los caracteres tipológicos poblacionales que se deseen comparar, por lo cual Lara (1983), pudo aseverar prematuramente que las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín presentan morfos diferentes, ya que la expresión morfológica no es estática y puede cambiar a lo largo de las generaciones debido a factores propios de la plasticidad en la expresión morfológica poblacional (Fox, 1978).

A lo largo de los estudios con S. grammicus se ha observado que ambos sexos se manifiestan de una manera diferente en la expresión morfológica, o sea que los machos están mejor definidos que las hembras interpopulacionalmente, lo cual puede observarse en los fenogramas realizados por Sites (1982), Gadsden, (1987) y por Arevalo (1988). Sin embargo poca atención ha recibido este hecho, que vuelve a observarse en el presente estudio. Una explicación viable es que los machos son el sexo que presenta mayores presiones de selección, lo cual va a repercutir también en la expresión morfológica y a través de

las generaciones quedarán diferenciadas estas características.

La presión de selección sobre los machos está fundamentada en que los Sceloporus son lacertilios territoriales y típicamente varias hembras viven en el territorio del macho, ya que la poligamia es una estrategia reproductiva común en una gran parte de las lagartijas (Stamps, 1983), y de acuerdo con observaciones preliminares del autor, las poblaciones motivo del presente estudio no escapan a esta generalidad.

En las lagartijas territoriales las hembras se aparean repetidamente, aunque usualmente esto ocurre con el mismo macho (Rand, 1967), por lo cual resulta importante mantener un territorio adecuado.

Usualmente se considera la proporción de sexos como una variable de la selección sexual (Stamps, *op. cit.*), sin embargo la proporción de sexos operacional es una medida que se ha considerado como un componente importante en la intensidad de la selección sexual (Arak, 1983; Davies y Halliday 1979). Dentro de las mismas observaciones preliminares referidas anteriormente se obtuvo que en las poblaciones del complejo grammicus la proporción operacional de sexos se dispara, llegando casi a un macho por dos o tres hembras, siendo que en otras especies de Sceloporus la proporción se mantiene cercana a 1:1 (S. graciosus 1.0, 0.71; S. magister 0.83; S. occidentalis 0.67; S. olivaceus 0.74; S. undulatus 1.2, 0.71; S. virgatus 0.74) según la recopilación hecha por Stamps (*op. cit.*).

En animales donde hay muy poco o no hay cuidado paternal, se ha sugerido que, debido a la intensa competencia de machos por parejas, se promueven altas tasas de mortalidad en machos (Trivers, 1972).

De acuerdo con Stamps (*op. cit.*), una de las razones de mortalidad es debida a que los machos tienen altas tasas de actividad

en la época de apareamiento, ya sea para cortejar a las hembras o para defender el territorio, por lo que se incrementa la probabilidad de depredación durante ésta época. La segunda razón es por que el comportamiento territorial llega a ser de consecuencias para el macho perdedor. Debido a que la proporción operacional de sexos está sesgada en favor de las hembras, se promueve el éxito reproductivo diferencial entre ambos sexos. Fundamentandose en que solo aquellos organismos que se reproducen contribuyen con su genotipo y fenotipo a la siguiente generación (Fox, 1978), debe considerarse que las hembras presentan menores presiones de selección que los machos.

Bajo este contexto, ambos sexos podrían estar funcionando de manera diferente en la expresión morfológica y genética, por que mientras en los machos se define la direccionalidad que ha de seguir la población por las presiones de selección a las que están sujetos, en las hembras se aportaría la diversificación de las características de ambas expresiones.

ALDENZIMAS

Las enzimas que sirven como marcadoras para definir la divergencia genética de ambas poblaciones son las que muestran electromorfos diferentes, esto se debe a que las frecuencias alélicas para ciertos electromorfos están fijas o cercanamente fijas en una poblaciones. En este estudio 3 loci se presentaron con estas características: Glutamato oxalato transaminasa (GOT 1), Lactato deshidrogenasa (LDH1) y Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (6GPD). Estos loci pueden tomarse en consideración para estudios a futuro, ya que

demuestran ser de utilidad en la diferenciación genética de estas poblaciones.

Las enzimas resueltas para las poblaciones de Monte Alegre y El Capulín en este estudio que fueron utilizadas por Lara (1983) para la descripción de Sceloporus palaciosi y de Sceloporus anahuacus de la serranía del Ajusco muestran que existe diferenciación genética entre ambas. Esto concuerda con los estudios de Gadsden (1987), Arévalo (1988) y Sites et al. (1988), que observan un mayor grado de diferenciación de las poblaciones consideradas como Sceloporus palaciosi en relación al resto del grupo. Sin embargo, para poder ser concluyentes es necesario ahondar más en las características propias de estos organismos, por que no puede definirse claramente el nivel taxonómico de los grupos tomando como única referencia la escala de valores de distancias genéticas relacionadas con el nivel taxonómico que determina Ayala (1975), puesto que el flujo genético puede existir en poblaciones con altos niveles de fragmentación genética (Larson et al., 1984), además de que otras especies están separadas a pesar de que existe poca diferenciación genética (Ayala, 1975), por lo que se hace necesario discutir las tesis que han tratado de explicar la diferenciación del grupo grammicus.

ESPECIACION. Existen dos alternativas para explicar el modo de especiación del complejo grammicus, sin embargo, las evidencias de los estudios efectuados hasta la fecha no son concluyentes.

Estasipatría.

La posición saltacional o estasipátrica propuesta por Hall y Selander (1973), para este complejo define que las diferencias cariotípicas son la base fundamental para el aislamiento genético, con

lo que se promueve la formación de nuevas entidades taxonómicas.

En la sierra del Ajusco y Áreas adyacentes Arevalo (1988) y Sites et al (1988), han identificado tres grupos definidos altitudinalmente, con base en diferencias cariotípicas (Fig. 17), el primer grupo se encuentra a baja altitud con citotipo S ($2n=32$), encontrándose hasta los 2350 msnm.; el segundo grupo está en la parte intermedia con citotipo F6 ($2n=34$) y se presenta desde los 2600 hasta los 3000 msnm.; el tercero y último fué definido por Hall y Selander (1973) como P1, sin embargo Sites et al. (1988) aclaran que en realidad P1 es un polimorfismo cromosómico con frecuencia de aparición muy baja (1%), además de que este tipo de polimorfismo no es exclusivo de altitudes altas, por lo que en realidad corresponde al citotipo S ($2n=32$).

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que ambas poblaciones (Monte Alegre y El Capulín), están acordes con la teoría de Wrihth (1940), que caracteriza a una población por tener una densidad pequeña, con un porcentaje alto de endogamia y espacialmente aislada de otras poblaciones, lo cual promueve un bajo nivel de heterozigidad, pocos alelos por locus y altos valores de distancia genética entre diferentes poblaciones.

Al igual que los resultados de Gadsden (1987) y Sites et al. (1988), se encontraron pocos alelos por locus, bajos niveles de heterozigidad y distancias genéticas altas, lo cual indicaría que ambas poblaciones están diferenciadas. Sin embargo, los estudios mencionados se apegan a la tesis de evolución estasispátrica, considerando que los citotipos son la base de la separación de las poblaciones, lo cual no se observó en los resultados de este estudio, ya que ambas poblaciones se encuentran distribuidas dentro del citotipo S de montaña (Arevalo, 1988), además de que morfológicamente

ALTITUD
(msnm.)

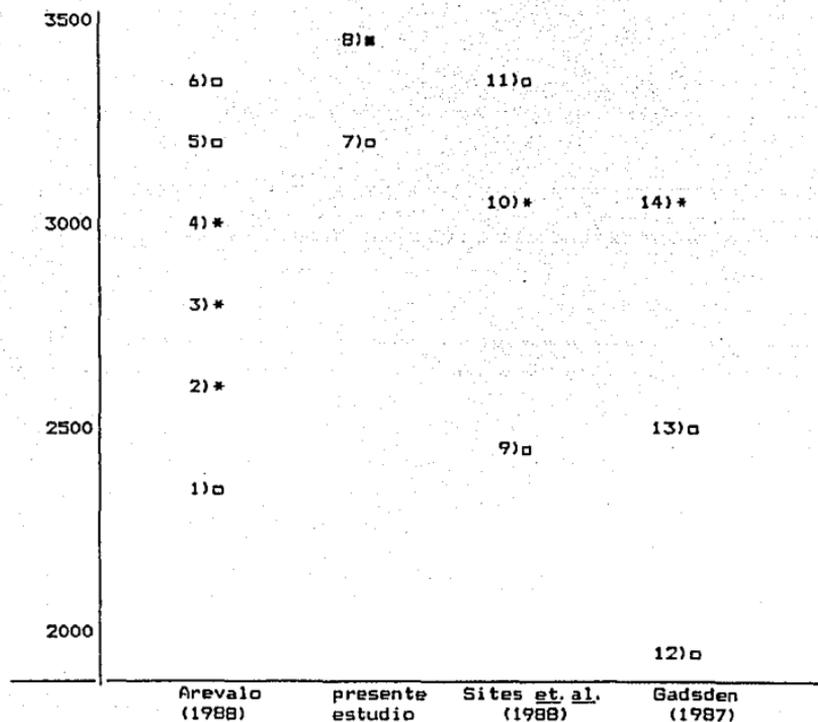


Fig. 17. Altitud de las poblaciones de Sceloporus grammicus estudiadas en la Sierra del Ajusco y en la Sierra de Tepoztlán. Las que muestran afinidad tanto alozimática como cariotípica se presentan con los mismos símbolos: □ Estandar, * fisión 6. La población 8 presenta el símbolo obscuro por ser alozimáticamente diferente de la población 7.

no pueden diferenciarse. Lo anterior nos lleva a analizar las evidencias que apoyan o rechazan los modos de especiación propuestos.

Para comprobar la validez del modelo de especiación estasisipátrico se ha considerado que existen tres componentes críticos por cumplirse de acuerdo con Patton y Sherwood (1983):

A) Efectos heteróticos negativos para un particular rearreglo o un conjunto de rearreglos. Los rearreglos que no tengan éste efecto negativo son irrelevantes para promover la fijación de reordenamientos cromosómicos. Deben existir demos de tamaño extremadamente pequeño, ausencia de flujo genético, un alto coeficiente de endogamia y una estructura social bien definida para que se cumpla este postulado, por lo que se ha considerado como un fenómeno muy raro si acaso fuese posible (Futuyma y Mayer, 1980; Templeton, 1981; Zouros, 1982).

B) La estructura poblacional y/o el régimen de selección deberán ser los adecuados como para permitir la fijación de los rearreglos cromosómicos. Los modelos de especiación cromosómica asumen fundamentalmente que las mutaciones cromosómicas son eventos únicos y por lo tanto que surgen en un solo individuo, contraponiéndose a los modelos genético-poblacionales teóricos, ya que colocan severas restricciones a la probabilidad de fijación por la negatividad del sistema heterótico para considerar tales rearreglos como promotores de diferenciación específica, ocurriendo solo ante la presencia de un tamaño poblacional lo suficientemente bajo como para poder fijar dicho cambio heterótico.

C) Mecanismos que generen rearreglos cromosómicos múltiples. Los rearreglos cromosómicos simples subdominantes no pueden ser efectivos como una barrera en el aislamiento reproductivo, debido a que el flujo genético no está estrechamente ligado al rearreglo y puede continuar

relativamente ininterrumpido, por lo cual, la evolución cromosómica requiere una secuencia de rearrreglos que sean generados y fijados simultáneamente y como resultado, la fijación y la especiación deberán ser muy rápidas para que el nuevo cariotipo persista con una selección positiva muy grande.

Estos componentes se han observado solo en forma parcial en el grupo grammicus, no obstante se han encontrado algunas evidencias en contra del aislamiento cariotípico propuesto por la corriente estasipátrica y son: a) Existen poblaciones en el Altiplano Mexicano con altos niveles de polimorfismo cromosómico, no existiendo problemas de entrecruzamiento entre los individuos con diferentes cariotipos, puesto que estas poblaciones no muestran deficiencias de heterocigotos (Porter y Sites, 1986), por lo que las diferencias cariotípicas no han demostrado ser una barrera efectiva en el aislamiento de las poblaciones; b) Se han encontrado organismos híbridos entre los citotipos estándar (S) y fisión-6 (F6) en las poblaciones de Zoquiapan (Hall y Selander, 1973) y Monte Alegre (Arevalo, 1988), lo cual nos lleva a pensar que existe el flujo entre ambos cariotipos. Sin embargo no se conoce la amplitud de la zona híbrida para poder definir si el flujo genético es limitado o extenso, aunque los valores de F_{is} reportados por Gadsden (1988) indican apareamientos al azar entre los diferentes citotipos, lo cual es una evidencia a favor de que el flujo genético puede existir entre los citotipos S y F6.

Alopatría.

De acuerdo con la propuesta de especiación alopátrica de Sites y Dixon (1981), la diversificación morfológica del grupo grammicus solo podría ocurrir cuando existe una barrera geográfica que esté separando a las poblaciones, promoviéndose de esta manera la separación a nivel

subespecífico, como sucedió con la población localizada en la Sierra de Tamaulipas, donde encontró diferencias morfológicas y alozimáticas, que lo llevaron a considerarla como una nueva subespecie para el grupo. En principio, los resultados sobre morfología encontrados en el presente estudio están acordes con esta propuesta, por que siendo ambas poblaciones parapátricas, no se encontraron diferencias morfológicas significativas.

Sin embargo, Martínez (1985), Gadsden (1987) y Arévalo (1988) al estudiar diversas poblaciones de Sceloporus grammicus en un gradiente altitudinal en la Sierra del Ajusco y en la Sierra de Tepoztlán encuentran diferencias significativas, aún cuando las poblaciones no presentan barreras geográficas entre ellas, lo cual, aunado a otros elementos de tipo reproductivo, cariológico y alozimático, parece ir en contra de la propuesta de que todo el complejo grammicus se ha diferenciado por aislamiento geográfico (Fig. 18).

Por otra parte, Nieto (1987) al estudiar la morfología de la población de Sceloporus grammicus del Nevado de Colima y compararla con poblaciones del Nevado de Toluca y de Cempoala (ambas del Edo de México), no encuentra diferenciación de magnitud considerable con respecto a las estas poblaciones y a otras del Eje Neovolcánico Transversal, para apoyar la tesis de diferenciación por aislamiento geográfico, y que de acuerdo con observaciones preliminares debería cumplirse, puesto que, la población se encuentra en el límite oeste de distribución del grupo, además de que está aislada geográficamente, condiciones que se señalan para la especiación alopátrica. Sin embargo, debe trabajarse con las enzimas que han resultado ser trazadoras de la diferenciación para poder definir el grado de diferenciación genética.

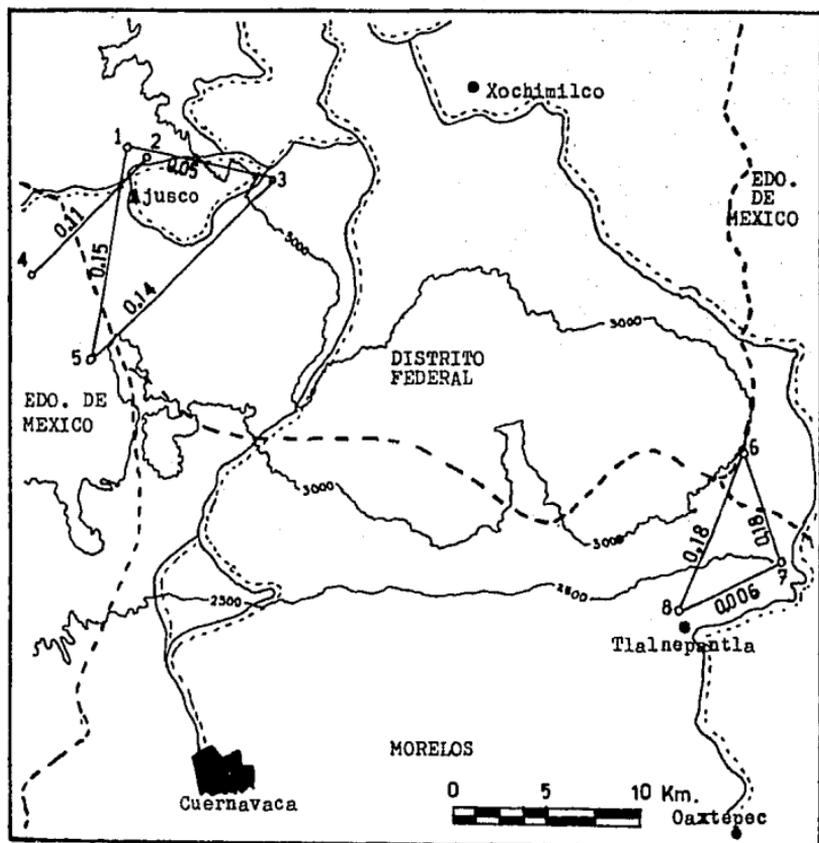


Fig. 18. Mapa del centro de México donde se muestran los sitios de estudio en la Sierra del Ajusco y en la Sierra de Tepoztlán. Las localidades y la altitud sobre el nivel del mar son: 1. Monte Alegre (3400), 2. Monte Alegre (3200), 3. San Miguel Ajusco (2450), 4. El Capulín (3400), 5. El Capulín (3050), 6. CICITEC (3000), Felipe Neri (2500), 8. Tlalneptla (2000). Sobre las líneas rectas aparecen los valores comparativos del índice de Nei (1978). Las referencias de las localidades son: 1, 3 y 5 de Sites *et. al.* (1988); 6, 7 y 8 de Gadsden, (1987); 2 y 4 del presente estudio. Notese que las diferencias genéticas más altas se presentan entre las poblaciones 4-2, 5-1, 5-3, 6-7 y 6-8.

Diferenciación del grupo grammicus en el Ajusco.

Arevalo (1988) encuentra una probable asociación entre la afinidad cariológica, morfológica y genética. Esta observación se apega a la tesis de que existe una correlación entre la evolución cromosómica, evolución morfológica y especiación, misma que se ha encontrado entre grandes grupos de vertebrados (Larson, et. al., 1984).

Sin embargo los resultados de este trabajo muestran que puede haber diferenciación genética sin cambio morfológico, lo que puede atribuirse a que los cambios ocurridos en el genoma simplemente no se manifiestan, o se observan tan sutilmente, que no tienen un fuerte impacto en la morfología; además debe considerarse que el ambiente puede proporcionar pautas para el cambio, pero rara vez se observan cambios totalmente proporcionales, ya que éste actúa sobre un sistema como un todo, habiendo elementos que pueden actuar independientemente, por lo que podrían evolucionar sin afectarse mutuamente (Wake, D. B. et al., 1983).

Lo mismo ocurre con la actividad de los genes, que no se expresan por sí mismos de una manera lineal. Ambos, ambiente y genoma actúan como perturbaciones dentro de la dinámica interna del sistema, en donde la plasticidad de éste último determinará que cambios deberán ocurrir en respuesta a las perturbaciones del ambiente (Wake, D. B. et al., op cit.). Es por esto que resulta arriesgado considerar que el cambio genético está necesariamente asociado al cambio morfológico.

Dentro de los procesos de especiación, además de la intervención de los factores extrínsecos a la población (i. e. barreras geográficas) como principales promotores de la diversificación específica (Mayr, 1978), también existen factores intrínsecos de la

estructura poblacional (i. e. potencial de dispersión y sistemas de apareamiento), que además tienen una gran importancia para apoyar los modos de especiación no alopátricos, como lo son la especiación simpátrica, estasipátrica y parapátrica (Patton, 1985).

De acuerdo con Patton (op. cit.), la base de la diferenciación poblacional está en función de su nivel de interconexión, existiendo tres tipos de estructura geográfica poblacional. El primero se caracteriza por aquellas poblaciones parapátricas que están altamente interconectadas con un flujo genético mediado por el distanciamiento espacial, lo que sucede en poblaciones que están distribuidas sobre un habitat uniforme. El segundo tipo ocurre en poblaciones con interconexión en una dimensión, condicionado el flujo en dos dimensiones a direcciones particulares; este tipo se presenta en poblacionales que se encuentran en riveras o cañones. El tercer tipo se presenta en poblaciones semiaisladas o aisladas, en donde el flujo genético puede ser normal en una dirección, severamente restringido hacia otra y escaso en una tercera dirección debido a una barrera. Puede observarse en poblaciones que se caracterizan por estar aisladas en las cimas de las montañas o bien en oasis, entendiendose que existen factores que están limitando su distribución (Fig. 19).

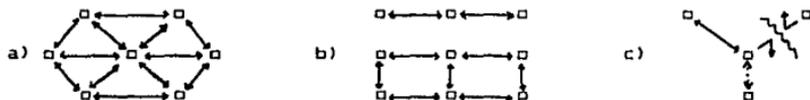


Fig. 19. Ejemplos de estructuras poblacionales geográficas. a) Poblaciones altamente interconectadas de habitat uniforme, b) Poblaciones con flujo genético canalizado a direcciones particulares, característico de riveras y c) Poblaciones aisladas o semiaisladas donde el flujo puede ser normal en una dirección, severamente restringido en otra y totalmente escaso hacia una tercera.

Las poblaciones altamente interconectadas se espera que sean genéticamente más similares a lo largo de su distribución geográfica que aquellas con problemas de interconexión. En el tercer tipo de distribución de las poblaciones (semiaisladas o aisladas) se presentan altos niveles de diferenciación genética (Patton, 1985), condición que estamos observando en el grupo grammicus en la Sierra del Ajusco y de Tepoztlán (Gadsden, 1987; Arevalo, 1988; Sites et. al., 1988; presente estudio)

Hall (1980), propuso que P1 (S de montaña) era derivado de F6 y no de S del altiplano, sin embargo Sites et al. (1988), mencionan que el resultado del análisis alozimático apunta a que las poblaciones con citotipo S son unidades monofiléticas, por lo que las poblaciones de altitudes bajas y altas son consideradas con un alto grado de afinidad. Debido a esto es factible considerar dos posibilidades en relación con las poblaciones que presentan el citotipo S (de montaña y del altiplano), de la Sierra del Ajusco y Alrededores. 1) El nivel de interconexión entre las poblaciones con citotipo S es tal que permite el flujo genético dentro del gradiente altitudinal por medio de poblaciones intermedias (Patton, 1985); o 2) Las poblaciones con citotipo F6 se separaron más tempranamente del grupo que las poblaciones con citotipo S (Larson, et. al., 1984)

Las poblaciones del Ajusco estudiadas hasta la fecha, presentan diferencias considerables, lo que nos permite decir que: a) están diferenciadas genéticamente a pesar de ser parapatricas, i. e. no existen barreras geográficas entre ellas (Gadsden, 1987; Arevalo, 1988; Sites et. al., 1988); la distribución de los citotipos no explica la diferenciación alozimática en la totalidad de los casos (por ej. en el presente estudio); dentro de los factores biológicos de

grammicus, se muestran adaptaciones locales del ciclo reproductor asociados a diferencias en el habitat (Casas et. al., 1987); se han observado asociaciones entre las variaciones alozimáticas y el tipo de vegetación correspondiente (Arevalo, op. cit.), sospechando que existen factores ecológicos involucrados (Gadsden, op. cit.).

Con base en el presente estudio y por lo anteriormente expuesto podemos considerar que la divergencia del grupo grammicus en El Ajusco puede ser promovida por el nivel de interconexión de las poblaciones (Patton, 1985), debido a la especificidad hacia el tipo de vegetación en que habitan (Arévalo, 1988), o por una menor separación espacial, asociada a una diferencia ecológica pronunciada (Gadsden, 1987), con cambios cromosómicos neutrales en el proceso de especiación (Sites y Greenbaum, 1983). Por lo que se tendría una diferenciación determinística y no estocástica, donde los factores promotores de la diversificación (tales como la mutación regulada por la selección natural), podrían estar jugando un papel importante en la diferenciación de los demos (Slatkin, 1987).

Por otra parte, la diferenciación de los demos puede que haya alcanzado niveles de especificidad (i. e. aislamiento reproductor) en las Sierras del Ajusco y de Tepoztlán.

El proceso de especiación debido a la divergencia de habitats tiene lugar cuando distintas partes de una única población reproductiva se va fraccionando, por adaptación a distintos comportamientos en un ambiente heterogéneo, en ausencia de aislamiento por distancia previo y bajo los efectos de una fuerte presión de selección disruptiva. Todo esto conlleva al surgimiento de mecanismos de aislamiento reproductivo, como consecuencia final de una situación polimórfica, definida por apareamientos no al azar (Reig, 1983). En

este tipo de especiación Templeton (citado por Reig, 1983) demostró que la cantidad de diferenciación genética no está totalmente correlacionada con la divergencia adaptativa, sino que depende de la estructura original de las poblaciones.

Por lo anteriormente expuesto, para poder decidir si existe diferenciación a nivel poblacional o a nivel específico es necesario estudiar factores relacionados con la dinámica poblacional, evaluando el nivel de interconexión de las poblaciones (Patton, 1985) enfocándose principalmente a las poblaciones parapátricas y zonas de hibridación, con el objeto de evaluar la cantidad de flujo genético que existe entre poblaciones con diferentes morfos, cariotipos y/o enzimas (Hewitt, 1988), ya que solo mediante estos estudios se podrá entender él o los procesos que están influyendo en la diferenciación del grupo grammicus.

LITERATURA CITADA

- Anuario del Observatorio Meteorológico Nacional. 1986. Instituto de Astronomía, U. N. A. M.
- Arak, A. 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In. Mate choice. Ed. P. Bateson. Cambridge University Press, Cambridge. pp 181-210.
- Arevalo, M. E.. 1988. Variación entre diferentes poblaciones de Sceloporus grammicus (Reptilia: Iguanidae) en un gradiente altitudinal en la Sierra de Ajusco, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Ayala, F. J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.* 8:1-78.
- Benítez, B. G. 1986, Arboles y flores del Ajusco. Instituto de Ecología, Mus. Hist. Nat. México.
- Bezy, R. L. and J. W. Sites Jr. 1987. A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family xantusiidae. *Herpetologica* 43(3):280-296.
- Bruning, J. L., and B. Kintz. 1977. Computational Handbook of Statistics, 2nd. ed. Scoot Foresman and Co., Glenview, Illinois.
- Cain, A. J. 1954. Animal species and their evolution. Nueva York: Harper & Row Publishers, Inc.
- Carson, H. L. 1975. The genetic of speciation at the diploid level. *Amer. Nat.* 109:83-92.
- Casas-Andreu, G., A. Ramírez, F. Méndez, E. Arévalo y R. Martínez. 1985. Observaciones sobre Sceloporus grammicus microlepidotus (Lacertilia: Iguanidea) provenientes de diferentes localidades del Eje Neovolcánico Central de México. Mem. VIII Congr. Nal. de Zoología, Saltillo, Coahuila, México.
- Casas-Andreu, G., F. R. Méndez-de la C. y T. Reyna-T. 1987. Los ciclo reproductivos de Sceloporus grammicus y su relación con los de otros Sceloporus vivíparos de Centro y Norte América. Joint Annual Meeting SSAR, HL y CHN

- Castillo, T. Z. I. 1976. Algunos aspectos del impacto ambiental en el Parque Nacional del Ajusco. Tesis Fac. de Ciencias UNAM. México.
- Crews, D. 1978. Integration of internal and external stimuli in the regulation of lizard reproduction. in Behavior and Neurology of Lizards. Eds. N. Greenberg y P. D. MacLean. USA. Curts, G. J. 1984. El diagrama de tallo y hoja. Biologica:7-12.
- Davis, N. R. y T. R. Halliday. 1979. Competitive mate searching in male common toads, Bufo bufo. Anim. Behav. 27:1253-1267.
- Derickson, W. K. 1974. Lipid deposition and utilization in the sagebrush lizard, Sceloporus graciosus: it's significance for reproduction and maintenance. Comp. Biochem. Physiol. 49:267-272.
- Dufaure, J. P. et J. Hubert. 1961. Table de développement du lézard vivipare: Lacerta (Zootoca) vivipara Jaquin. Arch. Anat. Microscop. Morphol. Exp. 58:309-328.
- Duvall, D.; L. J. Guillette, Jr.; and R. E. Jones. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. In C. Gans and F. H. Pough eds. Biology of the Reptilia, Vol. 13D. Pp. 201-231. Academic Press, New York.
- Feria-O, M. 1986. Contribución al conocimiento del ciclo de vida de Sceloporus torquatus torquatus (Lacertilia, Iguanidae). México. Tesis de Licenciatura, UNAM- ENEP Zaragoza, México. Pp 54.
- Fox, S. F. 1975. Natural selection on morphological phenotypes of the lizard Uta stansburiana. Evolution 29(1):95-107.
- _____ 1978. Natural selection on behavioral phenotypes of the lizard Uta stansburiana. Ecology 59(4):834-847.
- Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary Biology. 2a. ed. Ed. Sinaver Ass. Sunderland, Massachusetts USA.
- _____ and G. C. Mayer. 1980. Non-allopatric speciation in animals. Syst. Zool. 29:234-271.
- Gadsden, E. H. 1987. Comparación altitudinal de algunos caracteres del complejo Sceloporus grammicus (Sauria, Iguanidea) en la Sierra de Tepoztlán, Morelos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

García, E. 1968. Los climas del Valle de México (Serie de sobretiros No. 6), Colegio de Postgraduados de la Esc. Nal. de Agricultura, Chapingo. México, D. F.

_____ 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática Köpen. Instituto de Geografía, U.N.A.M., México. 252 pp.

Goldberg, S. R. 1972. Seasonal weight and cytological changes in fat bodies and liver of the iguanid lizard Sceloporus jarrovi Cope. *Copeia* 1972:227-232.

Guillette, L. J. Jr. 1985. The evolution of egg retention in lizards: a physiological model. in *Biology of Australian frogs and reptiles*. ed. G. Grigg, R. Shine and H. Ehmann. Royal ociety of New South Wales.

_____ and D. A. Bearce. 1986. Reproductive and fatbody cycles in the lizard, Sceloporus grammicus disparilis. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 89:31-39.-39.

_____ and G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard Sceloporus grammicus microlepidotus. *J. Herpetol.* 14:143-147.

_____ 1981. Seasonal variation in fatbody weights of the Mexican high elevation lizard Sceloporus grammicus microlepidotus. *J. Herpetol.* 15:366-371.

_____ and P. Sullivan. 1985. Reproductive and fat body cycles of the lizard Sceloporus formosus. *J. Herpetol.* 19:474-480.

Gutiérrez-Mayén G. y R. Sánchez-T. 1986. Repartición de los recursos alimenticios en la comunidad de lacertilios de Cahuacán, Edo. de México. Tesis Profesional UNAM-ENEP Iztacala. México.

Hahn, W. E. and S. W. Tinkle. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptative significance to ovarian follicle development in the lizard Uta stansburiana. *J. Exp. Zool.* 158:79-86.

Hall, W. P. 1980. Chromosomes, speciation and evolution of Mexican iguanid lizards. *Nat. Geog. Soc. Res. Rep.*, 12:309-329.

_____ and R. K. Selander. 1973. Hybridization of karyotypically differentiated population in the Sceloporus grammicus complex (Iguanidae). *Evolution* 27:226-242.

- Hanken, J. and Bowen. 1977. Introduction to starch gel electrophoresis. Univ. of Berkeley, Cal. (manuscript).
- Harris, H. and D. A. Hopkinson. 1976. Handbook of enzyme electroforesis in human genetics. North-Holland, Amsterdam, Neth. 54-85.
- Hellmich, W. C. 1951. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus Liolaemus (Iguanidae). Evolution 5:359-369.
- Hewitt, G. E.. 1988. Hybrid zones-natural laboratories for evolutionary studies. Tree 3(7):158-167.
- Jameson, E.W. 1981. Patterns of Vertebrate Biology. Springer-Verlag. New York. pp. 477.
- Jones, R. E. 1970. Effect of season and gonadotropin on testicular interstitial cells of California Quail. The Auk, 87(4):729-737.
- Jones, R. E. 1981. Mechanisms controlling seasonal ovarian quiescence. in Dynamics of Ovarian Function, ed. N. B. Schwartz and M. Hunzicker-Dunn, RavenPress, New York. pc. 205-234.
- Kettlewell, H. B. D. 1958. A survey of the frequencies of Biston betularia (L.) (Lep.) and its melanic form in Great Britain. Heredity 12:51-72.
- Lara, G. G. 1983. Two new species of the lizard genus Sceloporus (Reptilia, Sauria, Iguanidae) from the Ajusco and Ocuilan Sierras, México. Bull. Maryland Herp. Soc. 19:1-14.
- Larson, A., D. B. Wake and K. P. Yanév. 1984. Measuring gene flow among populations having high levels of genetic fragmentation. Genetics 106:293-308.
- Licht, P. 1984. Reptiles. In. G. E. Lamming (ed.), Marshall's Physiology of Reproduction, 4th Ed., Vol. 1: Reproductive Cycles of Vertebrates, pp. 206-282. Churchill Livingstone, Edinburgh.
- Marion, K.R. and C.J. Sexton. 1971. Reproductive cycle of the lizard Sceloporus malachiticus in Costa Rica. Copeia 1971: 517-526.

- Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Tamaulipas, México. Misc. Publ. Mus Zool. Univ. Michigan (101):1-102.
- Martínez, R. 1985. Estudio comparativo de dos poblaciones de la lagartija Sceloporus grammicus microlepidotus, en el Ajusco y Pedregal de San Angel, Distrito Federal. Tesis profesional. E.N.E.P. Iztacala, U.N.A.M. México.
- Mayr, E. 1984. Typological versus population thinking. in Conceptual issues in evolutionary biology (an anthology). Ed. Elliott Sober. Edit. The Mit Press. London.
- Méndez-de la Cruz, F. R., L. J. Guillette, Jr., M. Villagrán-Santa Cruz and G. Casas-Andreu. 1988. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard Sceloporus mucronatus (Sauria: Iguanidae). J. Herp. 22(1):1-12. -12.
- Mettler L. E. y T. G. Gregg. 1972. Genética de las poblaciones y evolución. UTHEA. México.
- Mindell, D. P. and J. W. Sites Jr. 1987. Tissue expression patterns of avian isozymes: a preliminary study of phylogenetic applications. Syst Zool. 36(2):137-152.
- Mooser, F. 1975. Historia geológica de la Cuenca de México. En memorias de las obras del sistema de drenaje profundo del D. F. Depto. del D. F. México. D. F. Tomo I.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. Am. Nat. 106:283-292.
- Newlin, M. E. 1976. Reproduction in the brush grass lizard Sceloporus scalaris. Herpetologica 32:171-184.
- Nieto, M de O. A. 1987. Variación morfológica en Sceloporus grammicus (Lacertilia, Iguanidea), entre poblaciones de las partes central y noroccidental de su area de distribución. Tesis profesional. E.N.E.P. Zaragoza, U.N.A.M. México.
- Obs. Met. Nal. 1975-1980. Fichas sobre el registro de temperatura y precipitación pluvial de la estación meteorológica de Monte Alegre, Ajusco, D. F.
- Ortega, A. and R. Barbault. 1984. Reproductive cycles in the mesquite

- lizard, Sceloporus grammicus. J. Herpetol. 18:168-175.
- Patton, J. L. and S. W. Sherwood. 1983. Chromosome evolution and speciation in rodents. Ann. Rev. Ecol. Syst. 14:139-158.
- Porter, C. A. and J. W. Sites Jr. 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. Cytogenet. Cell. Genet. 39:250-257.
- Rand, A. S. 1967. Ecology and social organization in the iguanid lizard Anolis lingatipus. Proc. U. S. Nat. Mus. 122:1-79
- Reig, O. A. 1983. Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. Informe final IX Congreso Latinoamericano de Zoología, Arequipa, Perú. p. 37-57.
- Rogers, J. S. 1972. Measure of genetic similarity and genetic distance. Univ. Texas, Publ. 7213:145.153.
- Rzedowsky, J. 1981. Vegetación de México. Ed. Limusa México.
- Shimada, M. K. 1972. Estudio de algunos perfiles de suelos derivados de cenizas volcánicas y de Ando del Ajusco, D. F. Tesis. Fac de Ciencias UNAM. México.
- Sites, J. W. Jr. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of Sceloporus grammicus (Sauria, Iguanidea) in the north-central part of its range. Copeia 1982:920-941.
- _____ 1983. Chromosomes evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. I. Chromosome polymorphism. Evolution 37:38-53.
- _____ and J. R. Dixon. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard, Sceloporus grammicus, from north-central México, with comments on its evolutionary implications and the status of S. g. disparilis. J. Herpetol. 15:59-69.
- _____ and I. F. Greenbaum. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. II. Allozyme variation. Evolution 37:54-65.
- _____, C. A. Porter and P. Thompson. 1987. Genetic structure and chromosomal evolution in the Sceloporus grammicus

complex. Nat. Geogr. Res. 3(3):343-362.

- _____, J. L. Camarillo-R., A. Gonzalez-M., F. Mendoza-O., Leandro Javier and G. Lara-G. 1988. Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the Sceloporus grammicus complex (Sauria, Iguanidea) in central Mexico. *Herpetologica*, 44(3):297-307.
- Slatkin, M. 1987. Gene Flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236:787-792.
- Smith, H. M. 1939. The Mexican and Central American lizard of the genus Sceloporus. *Zool. Ser. Field. Mus. Nat. Hist.* 26:1-397.
- _____ and L. E. Laufe. 1945. Mexican amphibians and reptiles in the Texas Cooperative Wildlife Collections. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 48(3):325-354.
- _____ and J. B. Smith. 1976. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. 3. Source analysis and index for Mexican reptiles. John Johnson, North Bennington, Vt.
- Soulé, M. 1966. Trends in the insular radiation of the lizard. *Amer. Nat.* 100:47-64.
- _____ and C. Kerfoot. 1972. On the climatic determination of scale size in a lizard. *Syst. Zool.* 21:97-105.
- Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. in: *Lizard Ecology: studies of a model organism*. Ed. Huey, Pianka y Schoener, ed Harvard Univ. Press. pp. 169-204.
- Swofford, D. L. and R. B. Selander. 1981. BIOSYS-1, a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* 72:282-283.
- Telford, S. R. Jr. 1970. Seasonal fluctuations in liver and the fat body weights of the Japanese Lacertilia Takidromus tachydromoides Schlegel. *Copeia* 1970(4):681-689.
- Templeton, A. R. 1981. Mechanisms of speciation: A population genetic approach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:23-48.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In

Sexual selection and descent of man, 1871-1971, ed. B. Campbell.
Chicago:Aldine.

Vellman W. and H. Hoglin. 1981. Exploratory Data Analysis. Software
para Apple Co.

Villagrán-Santa Cruz, M., F.R. Méndez y G. Casas-Andreu. Manuscrito.
Alimentación de Sceloporus mucronatus y su relación con el ciclo
reproductivo y ciclo de los cuerpos grasos.

Wake, D. B., G. Roth and M. H. Wake. 1983. On the problem of stasis in
organismal evolution. J. Theor. Biol. 101:211-224.

Webb, R. G. 1969. Variation, status, and relationship of the iguanid
lizard Sceloporus shannonorum. Herpetologica 25:300-307.

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

Wright, S. 1940. Breeding structure of populations in relation to
speciation. Am. Nat. 74:232-240.

Zouros, E. 1982. On the role of chromosomal inversions in speciation.
Evolution 36:414-416.