

00361
1
2ej



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**"VARIACION ENTRE DIFERENTES POBLACIONES DE
Sceloporus grammicus (REPTILIA: IGUANIDAE) EN UN
GRADIENTE ALTITUDINAL DE LA SIERRA DEL
AJUSCO, MEXICO".**

T E S I S
QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS
PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A:
ELISABETH AREVALO MARIN

México, D. F.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1988



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.

I N D I C E

RESUMEN	4
INTRODUCCION	5
OBJETIVOS	11
AREA DE ESTUDIO	12
METODOLOGIA	15
RESULTADOS	22
DISCUSION Y CONCLUSION	35
BIBLIOGRAFIA	40

RESUMEN

Se colectaron 122 lagartijas Sceloporus grammicus, en 6 diferentes estaciones, de un gradiente altitudinal en la ladera Norte de la Sierra del Ajusco, México. La selección de la zona se debió a las observaciones realizadas en estudios previos por el Laboratorio de Herpetología, del Instituto de Biología, de la UNAM, donde se encontró una amplia variabilidad morfométrica. Asimismo, en dicha zona se describieron las especies S. palaciosi y S. anahuacus (Lara, 1983), cuya validez taxonómica se encuentra en revisión. Se realizaron estudios morfométricos, cariológicos y electroforéticos de los ejemplares.

Los resultados del estudio morfométrico revelan la existencia de flujo entre las diferentes localidades, aunque la localidad a 2350 m se mantuvo aislada. De los estudios cariológicos se encontraron dos razas cromosómicas diferentes con número cromosómico de 32 (citotipo ancestral) y de 34 (citotipo F6) respectivamente. Al citotipo ancestral se le encontró asociado a un bosque de Pino o Pino-Abeto, mientras que al F6 a un Bosque de Encino. Se encontraron dos ejemplares con número cromosómico de 33, intermedio entre los dos anteriores, a los que se les consideró como híbridos. De los datos electroforéticos se observaron distancias genéticas de 0.39 entre los dos citotipos, que corresponde al nivel taxonómico de semiespecies o especies crípticas (Ayala, 1975). No obstante, la presencia de los individuos híbridos hace imposible la separación de los citotipos. Se carece de información acerca de la viabilidad de los híbridos hallados, lo cual permitiría establecer si se trata de dos especies biológicas.

INTRODUCCION

A partir de la descripción de la especie Sceloporus grammicus por Smith (1939), diversos autores han reconocido la presencia de una gran variabilidad, tanto morfológica como cariológica dentro del complejo Sceloporus grammicus (Iguanidae:Sauria), lo cual ha despertado interés en varias áreas de investigación. Esta lagartija, conocida como "del mezquite", se distribuye desde el Sur de Estados Unidos (Texas), bajando por el Altiplano Mexicano hasta la porción Norte del estado de Oaxaca (Smith 1939).

Debido a la enorme variación morfológica encontrada por Smith (1939), surgieron dudas sobre si se trataba de 3 ó 4 especies constituyendo lo que se conoce como el complejo grammicus. Asimismo, se observó la existencia de intergradación entre las especies S. microlepidotus y S. grammicus, así como entre S. microlepidotus y S. disparilis, por lo que Smith (1940), las consideró como razas de una misma especie. Smith y Laufe (1945) efectuaron cambios en la taxonomía del complejo grammicus propuesta en 1939. Dichos autores se percataron de que S. grammicus grammicus y S. grammicus disparilis eran muy parecidas, sin embargo, al encontrarse intermedia la distribución de S. grammicus microlepidotus prefirieron seguir las considerando como dos subespecies diferentes. Un caso similar a este, sucede con otras dos especies del complejo. La especie Sceloporus heterolepis Boulenger 1894, y S. shannonorum Langebartel 1959, la primera distribuida en las porciones elevadas de Jalisco y la segunda en la frontera entre Sinaloa y Durango pero en altitudes mas bajas; en éstas, se observó también un proceso de intergradación en la porción al W de Jalisco, por lo que Webb, en 1969, las considera como dos subespecies diferentes de S. heterolepis. En dicho artículo, Webb relaciona algunas características de S. shannonorum con S. grammicus disparilis de la Sierra de Tamaulipas, resultando muy diferentes a las poblaciones de S. grammicus de la Sierra Madre Oriental. Sin embargo, en estudios cariológicos posteriores se vió que estas últimas pertenecen a citotipos diferentes. Estas observaciones llevaron a que Sites y Dixon en 1983 describieran una nueva subespecie en la Sierra de Tamaulipas Sceloporus grammicus tamaulipensis y por otro lado, a que Lara (1983) describiera dos nuevas especies.

Con todos los cambios y modificaciones antes descritos, en la actualidad, el complejo grammicus se encuentra integrado por las siguientes especies:

Sceloporus grammicus grammicus Smith y Lafe, 1945
Sceloporus grammicus microlepidotus Smith y Lafe, 1945
Sceloporus grammicus tamaulipensis Sites y Dixon, 1981
Sceloporus grammicus disparilis Smith y Lafe, 1945
Sceloporus heterolepis heterolepis Boulenger, 1894
Sceloporus heterolepis shannonorum Langebartel, 1959
Sceloporus palaciosi Lara, 1983
Sceloporus anahuacus Lara, 1983

No obstante, en los últimos estudios realizados (Sites et al. en prensa; Sites y Moritz, 1987), se ve que no todas las especies antes mencionadas deberían ser consideradas como tales. Ya Sites et al. (en prensa) proponen que de las dos especies descritas por Lara-Góngora (1983) solo sea probable la validez de Sceloporus palaciosi, ya que las características de Sceloporus anahuacus les hacen dudar que realmente corresponda a una nueva especie y que solamente represente la gran variabilidad existente en Sceloporus grammicus microlepidotus.

Después de haber realizado tantas modificaciones en la taxonomía del complejo grammicus, y para poder confirmar el verdadero estatus de las especies, se han utilizado estudios a diferentes niveles: morfológicos (Sites, 1981, Lara, 1983, Gadsden, 1987 y un trabajo realizado por parte del Laboratorio de Herpetología, del Instituto de Biología, de la UNAM), cariológicos (Hall, 1973; Hall y Selander, 1973; Sites y Dixon, 1981; Sites, 1981, Porter y Sites, 1985, 1986; Sites, Porter y Thompson, 1987), alozimáticos (Sites y Greenbaum, 1983; Sites y Boyce, 1985; Sites et al 1988) y más recientemente se han iniciado trabajos a nivel molecular, estudiando el ADN mitocondrial y ribosomal de endonucleasas de restricción, Sites y Davis (en prensa).

Hall y Selander (1973) estudiaron los cariotipos de 70 especies del género Sceloporus encontrando que el complejo grammicus es el grupo de especies, no solo de este género ni de la familia Iguanidae, sino de la mayoría de los vertebrados, con mayor variabilidad cromosómica. Se reconocen 7 razas, que partiendo de un número diploide de 32, en el caso de las hembras (31 en machos) ha alcanzado un número cromosómico de 46 (figs. 1 y 2).

Hall (1973) clasifica a los diferentes citotipos de la siguiente manera: al tipo ancestral como S (Standard), del cual derivaron los demás mediante fisiones centrales (White, 1978 lo considera

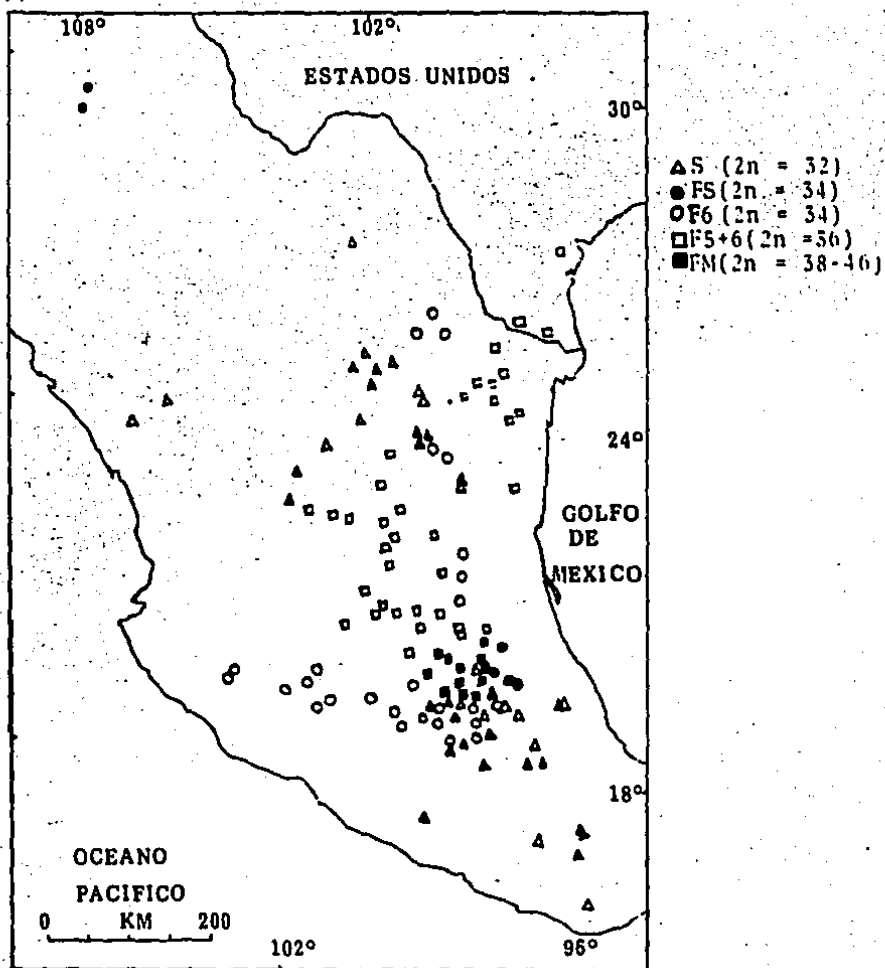


Fig. 2. Mapa de las distribuciones de las 7 razas cromosómicas de Sceloporus grammicus (Sites, 1987).

como disociaciones ya que al utilizar tinciones simples no se puede estar seguro a que nivel del cromosoma ocurrió el rompimiento), los cuales corresponden a los tipos F5, F6, F5+ 6, FM y P1.

El citotipo P1 (Hall, 1973) es polimórfico para la fisión del primer par; dentro de una población con el cariotipo ancestral, corresponde a las montañas del Este del Valle de México, y se presenta en altitudes que van desde los 3200 msnm hasta la línea de árboles (alrededor de 4000 m). En estudios más recientes Sites et al. (en prensa) consideran que realmente no corresponde a una especie biológica como lo propuso Hall, ya que se ha encontrado que la frecuencia de este polimorfismo es muy baja (del 1%) y además no se presenta como único polimorfismo cromosómico en poblaciones del cariotipo ancestral, en bajas elevaciones. Asimismo, presentan ejemplos de poblaciones de elevaciones altas donde se ha encontrado que son monomórficas, por lo que no se le puede considerar un citotipo como tal. En estudios electroforéticos se vió que las poblaciones, tanto de grandes como de bajas elevaciones son mucho más cercanas entre sí, que con otros citotipos (Sites et al., en prensa).

Es probable que las tasas de cambio en los distintos niveles estudiados sean diferentes, no existiendo correlación entre los resultados obtenidos a través de uno u otro estudio. Por esta razón, resulta probable que nos encontremos frente a un evento de especiación, el cual, esté formando nuevas especies dentro del complejo grammicus. Sin embargo, al tratar de establecer qué mecanismo de especiación se ajusta mejor, se han encontrado dificultades (Hall, 1973; Hall y Selander, 1973; White, 1978; Sites, 1983; Sites y Greenbaum, 1983; Porter y Sites, 1985; Sites y Boyce, 1985; Thompson y Sites, 1986; Porter y Sites, 1986; Sites, Porter y Thompson, 1987; Porter y Sites, en prensa; Sites y Moritz, 1987; Sites et al, en prensa; Gadsden, 1987), ya que las evidencias que se tienen son contradictorias. Existen, a la fecha, dos posibles mecanismos de especiación propuestas para el complejo grammicus:

1. Corriente estasispátrica (White, 1978). Propone que el factor principal de la especiación es la presencia de rearrreglos cromosómicos, originados en algún lugar dentro de la distribución de la especie ancestral, caracterizándose por tener una selección contra los heterocigotos (heterosis negativa). La clave para que los rearrreglos puedan fijarse es la existencia de una población subestructurada en demas muy pequeños, donde la deriva génica pueda fijar estos rearrreglos poco favorecidos por la selección. White (1978) sostiene que para el complejo grammicus el modelo que mejor se ajusta es el de especiación cromosómica, que corresponde al modelo estasispátrico antes mencionado, ya

que con los nuevos rearrreglos cromosómicos se fragmenta la distribución del citotipo ancestral, quedando esta última en la periferia y los citotipos derivados en el centro. (fig. 2)

Hall (1973); Hall y Selander (1973) proponen que el mecanismo de especiación para este grupo corresponde a una variante del modelo estasisipátrico de White, al cual denominan "en cascada", ya que al producir nuevos rearrreglos, estos tienen mayor probabilidad de derivar más rearrreglos que el tipo ancestral, constituyendo una cadena lineal de nuevos citotipos derivados. Para que su fijación sea factible, proponen una población subestructurada (Wrightiana), donde se presentan pequeños demos y donde el factor principal para la fijación, es la deriva génica, con la existencia de cuellos de botella que permiten que heterocigotos cromosómicos puedan fijarse en la población fundadora.

2. Corriente alopátrica (Sites, 1982, 1983, 1986). Propone que a partir de una sola población ancestral, se forman dos, debido a una barrera geográfica, que los individuos no puedan cruzar. Posteriormente, durante el periodo de aislamiento, ambas poblaciones sufren suficientes cambios genéticos, tales que, si vuelven a ser simpátricos, se mantengan aislados reproductivamente. Este modelo supone que ambas poblaciones son suficientemente grandes para que la deriva génica no tenga efecto. La diferencia entre ambas corrientes es que una requiere de una barrera para que los cambios genéticos se lleven a cabo, mientras que la otra, supone que los cambios genéticos ocurren dentro de la distribución de la población ancestral.

Sites (1983) supone la existencia de un tipo de selección, donde aquellos polimorfismos que tengan alguna ventaja selectiva en nuevos ambientes, se fijarán. Asigna al cariotipo ancestral a un ambiente de bosque de pino, de elevaciones altas, ambiente donde adquirió la capacidad de la viviparidad. Al F6 lo coloca en condiciones más mexicas y al F5 + 6 a condiciones más xéricas.

Sites y Greenbaum (1983) estudiaron electroforéticamente a 13 poblaciones de Sceloporus grammicus en la porción Norte de la República Mexicana. Calculando las distancias genéticas en dicho estudio, se encontró que las poblaciones eran muy parecidas, es decir, que la mayor parte de los loci se compartieron entre los diferentes citotipos analizados, menos en una localidad en la Sierra de Tamaulipas, que se encontró aislada geográficamente (y que Sites y Dixon, 1982, habían propuesto como una nueva subespecie del complejo, Sceloporus tamaulipensis). Lo anterior sugiere, por lo tanto, que el aislamiento geográfico y la fijación de las fisiones son los factores principales en promover la diferenciación genética.

Más recientemente, Thompson y Sites (1986) para comprobar su hipótesis de especiación alopátrica, caracterizan a Sceloporus grammicus por tener una estructura panmítica (población grande donde los apareamientos se realizan al azar), comparan a 13 poblaciones de S. grammicus con otra especie del mismo género que se caracteriza por ser una especie monotípica (Sceloporus graciosus). Encontraron que las distancias genética entre las poblaciones de S. graciosus fueron mayores que entre las poblaciones de S. grammicus y que ésta última presentó valores de heterocigocidad y número de alelos promedio mayores que la primera. Estos resultados hacen pensar que las diferentes poblaciones de S. grammicus no presentan la típica estructura Wrightiana, e incluso una especie monotípica cercana presenta un menor flujo entre sus poblaciones.

Otro aspecto de debate entre ambas corrientes, es que dentro de las diferentes razas cromosómicas del complejo existen zonas de intergradación o hibridación. Barton y Hewitt (1985) definen a una zona de hibridación como a una clina, la cual constituye un gradiente o serie de gradientes morfológicos o de frecuencias génicas en uno o más loci, aunque se les pueda considerar simplemente, como zonas donde poblaciones genéticas diferentes se encuentran, se reproducen y forman híbridos. Los mismos autores (1980) habían ya definido diferentes orígenes para las zonas de hibridación.

- a. A partir de dos genotipos que recientemente se mezclaron, se forma una estrecha zona de hibridación. En este caso se trata de una zona de hibridación transitoria.
- b. Una especie en ventaja avanza como un frente hacia la zona ocupada por el antiguo genotipo, reemplazando parte o la totalidad del genotipo actual. Este tipo también resulta ser transitorio.
- c. Las dos formas se encuentran dentro de un amplio ecotono, en el cual ambas especies resultan estar más adaptadas a su ambiente respectivo, en tanto, los híbridos formados, estarán mejor en esta zona que en cualquiera de los genotipos ancestrales.
- d. En el caso anterior (c), existe una superioridad de los híbridos dentro de esta zona transicional.
- e. Existe una inferioridad de los híbridos, donde los heterocigotos formados son seleccionados en contra de manera intensa, moderada o leve. Tiende a ser eliminado cualquier elemento de la generación F2 o retrocruza, manteniéndose las dos formas iniciales puras.

Dentro del complejo grammicus y dependiendo de que corriente de especiación se considere, se proponen características diferentes para la zona de hibridación.

En la corriente estasiopátrica (correspondería según la clasificación de Barton y Hewitt, a la zona tipo e) al proponer poblaciones subestructuradas con demos pequeños, así como la existencia de heterocigotos poco favorecidos, es de imaginar que esa zona sea reducida en tamaño (alrededor de 500 m de ancho) donde la poca viabilidad de los heterocigotos sea la clave para establecer una barrera entre los dos citotipos que ahí se encuentren y dar origen a formas nuevas.

Por otro lado, la corriente alopátrica propone que los heterocigotos cariotípicos poseen un carácter neutro, así como el que las zonas de hibridación presenten una extensión no limitada. Esto lo afirman, basándose en las observaciones realizadas en una población de S. grammicus (Porter y Sites, 1985) donde se encontró que un 80% de la población presentaba por lo menos un rearrreglo cromosómico. El que una población así persista con tan alto grado de polimorfismo, quiere decir que no existe desventaja selectiva en los heterocigotos, permitiendo su libre existencia. Esto es, suponiendo que los heterocigotos en zonas de hibridación se comportan en la misma forma que como polimorfismos intrapoblacionales. Sin embargo, existe otra posibilidad y es que en realidad ambas corrientes estén participando en la diferenciación de las especies del complejo grammicus (Gadsden, 1987).

De todos los antecedentes arriba citados, se puedan extraer varias propuestas de lo que esté sucediendo dentro del complejo grammicus:

- En qué radica la existencia de tan alto grado de polimorfismo intrapoblacional?
- Qué modelo de especiación se ajusta mejor a este problema o es la combinación de ambos lo que ocasiona tanta variabilidad en el complejo?
- Cómo son las zonas de hibridación antes mencionadas y cómo dentro de ellas, están funcionando los rearrreglos cromosómicos?
- Cuál es la viabilidad de los heterocigotos cromosómicos, si es que existe una fuerte selección contra los heterocigotos, con un alto grado de gametos aneuploides, si por el contrario tienen alguna ventaja selectiva o bien resultan simplemente neutros?

OBJETIVOS

Con el presente trabajo, se pretende conocer mejor al complejo grammicus, aunque solo resulte ser un estudio de caso dentro de todo lo que involucra el problema antes planteado, proponiéndose por tanto los siguientes objetivos:

1. Buscar la existencia de diferentes citotipos en las localidades analizadas de Sceloporus grammicus, tratando de establecer si existe alguna relación entre ellos y los tipos de vegetación allí presentes.
2. Descubrir la posible existencia de zonas de hibridación entre diferentes citotipos (si es que existen) y establecer si se trata de una generación F1, F2 ó de retrocruzas, lo cual nos puede dar una idea de la viabilidad de los híbridos.
3. Establecer que tipo de estructura poblacional y distancias genéticas existen en las localidades muestreadas y con la estimación de dichos parámetros definir qué modelo de especiación se ajusta mejor para el complejo grammicus.

AREA DE ESTUDIO

La Sierra del Ajusco está constituida por afloramientos basálticos originados por la erupción del Xitle y de bocas cercanas hace 2500 años, con suelos de tipo arenoso-limoso ricos en materia orgánica. En las localidades más elevadas se encuentran suelos derivados de rocas volcánicas recientes de tipo andosol, con horizontes ámbricos (Rzedowski, 1954). El clima es templado. En las localidades de menor altitud se presenta un clima templado subhúmedo, donde la temperatura máxima corresponde al mes de mayo y la mínima a enero. La distribución de la precipitación es muy desigual, siendo una única temporada de lluvias, de junio a octubre y la seca de noviembre a mayo. Corresponde a las siglas Cw(w)b(i')g. En las localidades más elevadas se presenta un clima templado húmedo, donde la precipitación se distribuye más homogéneamente durante el año, correspondiendo a sólo cuatro meses secos. Las siglas de este clima son C(w2)(W)(b')ig. Igualmente, la temperatura media anual y la precipitación total anual de las localidades bajas es de 15.1 °C y 790.5 mm respectivamente, y para las localidades elevadas de 8.5 °C y 1340 mm (García, 1973).

Al igual que en altitud y clima, la vegetación también manifiesta un gradiente, que va, desde las partes bajas con un Bosque de Encino (que en el caso del Pedregal, se encuentra alterado, caracterizado por Quercus rugosae, Q. crassipes, Q. mexicana, Yucca sp, Eupatorium glabratum y Buddleia americana) hasta un Bosque de Pino más húmedo, con especies como Pinus hartwegii y Abies religiosa, en el sustrato herbáceo se encuentra Archemilla poromilla, Didinea mexicana y Eupatorium saltivan en las partes más altas (Rzedowski, 1954).

Se seleccionó como zona de trabajo la Ladera Norte de la Sierra del Ajusco, sobre la Carretera Panorámica, así como una localidad en el Pedregal de San Angel, (ver cuadro I y figura 3) constituyendo un gradiente altitudinal. Se seleccionaron 6 estaciones a cada 200 m, iniciando desde los 2350 hasta los 3350 msnm y localizándose entre los paralelos 19 15'04'' y 19 12'04''NE y los meridianos 99 11'08'' y 99 17'10''W.

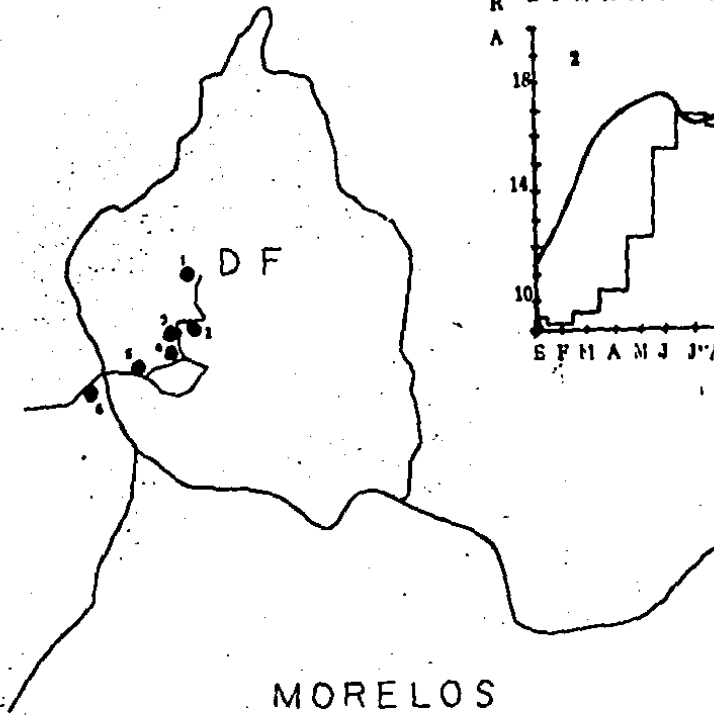
Dicha selección se debió a que en el trabajo, anteriormente citado, por parte del Laboratorio de Herpetología, del I. de B., se desarrolló un estudio en 15 diferentes localidades del Eje Neovolcánico, una de las cuales es la presente zona de estudio, en la que se encontró una gran variabilidad morfométrica. En el presente trabajo se trató de encontrar si tal variabilidad morfométrica se encontraba relacionada a una variabilidad cromosómica y por lo tanto, encontrar citotipos diferentes.

Asimismo, se pensó en trabajar un gradiente altitudinal ya que en dicho trabajo, a pesar de lo que se pensaría, no se encontró una relación geográfica, en cambio, se encontró relacionada con la altitud y el tipo de vegetación, correspondiendo diferentes rangos morfométricos a diferentes altitudes y por consiguiente, a diferentes tipos de vegetación.

Lara-Góngora (1983) describió las dos nuevas especies Sceloporus anahuacus y S. palaciosi precisamente en la Sierra del Ajusco y Sierra de Ocuilán. El realizar este trabajo permitirá verificar si estas dos especies son válidas y si existe variabilidad genética entre ellas y Sceloporus grammicus microlepidotus.



MEXICO



MORELOS

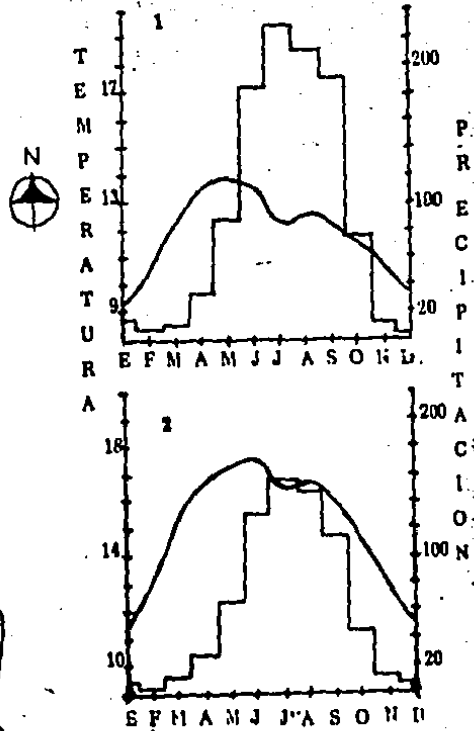


Fig. 3 Mapa de las 6 estaciones seleccionadas dentro del gradiente altitudinal a lo largo de la Carretera Panorámica del Ajusco, D. F. y una localidad en el Pedregal de San Angel. Localidades establecidas a cada 200 m de altitud.
 1. Climograma de la localidad 1, clima $Cb(w_1)(w)l'$
 2. Climograma de la localidad 5, clima $Cb'(w_2)(w)ig$

CUADRO 1: Ejemplares colectados en las diferentes localidades en Sierra del Ajusco y Pedregal de San Angel y números de catálogo de los ejemplares depositados en la Colección de Herpetología del Instituto de Biología, UNAM.
 * Muestras por localidad y fecha de colecta, incorporadas al mismo número de catálogo.

LOCALIDADES	NUMERO DE CATALOGO	NUMERO DE EJEMPLARES		ALTITUD MSNM	VEGETACION
		HEMBRAS	MACHOS		
1. Parque Público Pedregal de San Angel	6843*, 6849	8	6	2350	Bosque de Encino Perturbado
2. Km 6.5 Carr. Panorámica al Ajusco	6836, 6839, 6842, 6846	11	12	2600	Bosque de Encino
3. Km 10.5 Carr. Panorámica al Ajusco	6837, 6840, 6847	7	2	2800	Bosque de Pino Perturbado
4. Km 18.0 Carr. Panorámica al Ajusco	6838	22	3	3000	Bosque de Pino
5. Km 24.0 Carr. Panorámica al Ajusco	6841, 6845	11	20	3200	Bosque de Pino
6. Carr. Ajusco-Santiago Tianguistengo	6844, 6848	9	11	3350	Bosque de Abetos
	TOTAL	68	54		

METODOLOGIA

Se colectaron un total de 122 lagartijas de la especie Sceloporus grammicus de 6 localidades diferentes (figura 3 y cuadro 1).

La colecta de los ejemplares se realizó mediante la ayuda de ligas, o captura manual. De los ejemplares colectados se obtuvieron datos para los siguientes 3 niveles de estudio: morfométrico, cariotípico y electroforético.

A. PROCESAMIENTO MORFOMETRICO.

Se compararon las diferentes localidades en cuanto a caracteres taxonómicos tanto morfométricos como merísticos de las lagartijas. Inicialmente, la selección de dichos caracteres se realizó según los criterios establecidos por Sites (1982), pero con la realización del trabajo por parte del Laboratorio de Herpetología y con la ayuda de un análisis multivariado, estos criterios fueron discriminados, seleccionando aquellas variables más significativas en la separación. Resultaron ser 9 variables, de las cuales 5 son morfométricas y 4 merísticas:

1. Longitud Hocico-cloaca (LHC)
2. Longitud de la cabeza (LC)
3. Ancho de la cabeza (AC)
4. Longitud femoral (LF)
5. Longitud tibial (LT)
6. Escamas dorsales (ED)
7. Escamas mentonales (EM)
8. Escamas supralabiales (ES)
9. Escamas infralabiales (EL)

Para este análisis se consideraron únicamente los ejemplares adultos. Sites (1982) considera las siguientes relaciones: Recién nacidos < 25.0 mm de LH ; Juveniles 25.0 - 39.9 mm de LHC y Adultos > 40.0 mm de LHC. Sin embargo, se observó que existía

una diferencia significativa entre los organismos de menor o mayor elevación en cuanto a la LHC, por lo que se consideraron diferentes valores mínimos de LHC para las diferentes altitudes según el desarrollo gonadal de los ejemplares: correspondiendo para las localidades más elevadas a 35 mm al valor mínimo de LHC considerado. Se realizaron los análisis por sexos separados, ya que en esta especie el dimorfismo sexual es muy marcado. Por lo tanto, para el estudio morfométrico se consideraron únicamente 77 ejemplares (cuadro 2):

CUADRO 2. Ejemplares utilizados en el estudio morfométrico.

LOCALIDAD	HEMBRAS	MACHOS	TOTAL
1	7	6	13
2	6	9	15
3	4	2	6
4	6	2	8
5	7	14	21
6	6	8	14
TOTAL	36	41	77

Para el análisis de los datos morfométricos y merísticos se utilizó el Análisis de Cúmulos basado en las Distancias Euclidianas, mediante el Coeficiente de Disimilitud de Minkioski (Sneath y Sokal, 1973). Para ello se empleó el Programa de Computación "Clasif" (López y Espinosa, 1977).

B. PROCESAMIENTO CARIOTIPICO

Para obtener los cariotipos, se analizaron 107 individuos ya que en ocasiones durante la colecta, o durante el procesamiento cariológico morían algunos.

Para la elaboración de los cariotipos se utilizaron diferentes tejidos, en función del tipo de cariotipo a estudiar (meióticos o mitóticos). En el caso de meióticos se utilizaron los testículos y para cariotipos mitóticos se utilizó la médula ósea de los huesos largos.

Los ejemplares fueron transportados vivos al laboratorio, donde fueron inyectados en la extremidad posterior con una solución de levadura (0.5 ml de levadura, 0.5 ml de azúcar y 7 ml de agua) hasta producir una hinchazón, con el fin de provocar una infección y la rápida producción de células nuevas. La inyección debe de efectuarse con 24 a 36 horas de anticipación al procedimiento cariotípico y dejar a las lagartijas bajo una lámpara que les proporcione el calor necesario para acelerar su metabolismo.

Para el procesamiento cariotípico se utilizó la metodología de Baker et al, 1982), modificada por Porter y Sites, 1985.

Transcurridas las 24 horas se inyecta 0.2 ml de colchicina al 0.5% en el abdomen, dejándolos reposar de 2 a 6 hrs. A los juveniles se les inyectó una cantidad menor, proporcional a su tamaño (alrededor de 0.1 ml).

Se sacrificaron los ejemplares extrayéndose tanto médula ósea como testículos. Ambos tejidos se depositaron (individualmente) en morteros donde fueron cortados en pequeños fragmentos y molidos con un poco de solución hipotónica (0.075 M KCl).

La suspensión celular obtenida, fue pasada a un tubo de centrifuga. Ahí se resuspendió en más solución hipotónica hasta tener de 4 a 6 ml. Se dejó reposar por 30 minutos a temperatura ambiente hasta que los fragmentos de hueso se depositaran y pudieran ser eliminados. Transcurrido el tiempo se añade fijador en proporción 3:1 (metanol:ácido acético) y se centrifuga de 1 a 3 minutos a 800 rpm.

Posteriormente, se eliminó el sobrenadante y se resuspendieron las células en 4 - 6 ml de fijador. Se vuelve a centrifugar y se repite el procedimiento anterior 3 veces más. Sin embargo, en la tercera ocasión se resuspende en una pequeña cantidad de fijador (0.5) según sea el tamaño del botón.

Las preparaciones se realizaron mediante el goteo de la suspensión y secado a la flama. Se utilizaron alrededor de 2 preparaciones mitóticas y 3 meióticas por individuo. Posteriormente fueron teñidas las preparaciones con giemsa al 5% en buffer de fosfato.

De cada individuo se observaron por lo menos 5 mitosis, y en algunos casos también las meiosis para poder determinar con certeza a que cariotipo pertenecía. Las observaciones se realizaron en un microscopio óptico a 100x. Los cariotipos más representativos se fotografiaron con un fotomicroscopio II Zeiss (a 400x).

Para el análisis de los cariotipos, después de haber obtenido los citotipos de cada localidad, se procedió a compararlos tanto con el dendrograma obtenido por el análisis morfométrico (Análisis de Cárulos) como con el análisis electroforético (Programa BIOSYS-I), que se describe a continuación.

C. PROCESAMIENTO ELECTROFORETICO

De los ejemplares sacrificados se extrajeron además los siguientes tejidos: hígado, riñón, corazón, cerebro y músculo esquelético, los cuales, en forma separada fueron guardados en tubos "nunc" y congelados en nitrógeno líquido hasta llegar al laboratorio para su utilización en la electroforesis. Se utilizaron solo 110 ejemplares ya que algunas muestras se perdieron. De éstos 110, 3 correspondieron a embriones extraídos del vientre de la madre.

Las muestras se procesaron en el Laboratorio de Genética Evolutiva en la Universidad de Brigham Young (Utah), donde se pasaron todos los tejidos a un congelador (Revco) a -80°C . Posteriormente, fueron homogeneizados en una solución de 0.01 M Tris, 0.001 M EDTA, 5×10^{-5} M NADP y el pH fue ajustado a 7.0 mediante la utilización de HCl. Los tejidos se mantuvieron en hielo para evitar que las proteínas se desnaturalizaran. Se centrifugó de 20 a 30 minutos a 1200 rpm a 4°C . Terminado el tiempo, las muestras se conservaron en el congelador hasta la hora del corrimiento.

Preparación de los geles.

Se utilizó la técnica de electroforesis en gel horizontal, con almidón de papa en una proporción 1:1 de almidón Sigma: Electrostarck, mezcla realizada para evitar que el almidón tuviera mucha humedad.

Se utilizaron diferentes soluciones amortiguadoras para preparar los geles dependiendo de la enzima que se pretendía correr y del pH en que mejor corriera. En el cuadro 3 se lista el número de enzimas seleccionadas y el tipo de solución amortiguadora que se utilizó para cada enzima.

Para los corrimientos se utilizó el hígado únicamente ya que es el tejido que presentó mayor actividad enzimática. Sin embargo, los demás tejidos fueron guardados para utilizarlos posteriormente.

Se prepararon los geles y se dejaron secar durante 4 hrs. En cada uno se colocaron 24 muestras (excepto el quinto que solo tenía 14) de hígado homogeneizado, repartiéndose en 5 geles las 6 poblaciones estudiadas. En cada gel se colocó un marcador de color azul, que al paso de la corriente eléctrica deja una marca rosa. Este marcador permite observar si la corriente está pasando eficientemente y detectar hasta donde corrieron las muestras finalmente.

Para observar las bandas enzimáticas se utilizaron tinciones histoquímicas (Harris y Hopkinson, 1976 y Brewer, 1970). Cada tinción cuenta con coenzimas, cofactores (coenzimas), soluciones amortiguadoras, acarreadores de electrones y sales, éstas últimas son las que inician la tinción, formando un precipitado de color, lo cual permite se observen las bandas. Para las tinciones se prepararon todos los ingredientes excepto el NADP, PMS y el NAD, los cuales son acarreadores de electrones y reaccionan muy rápido, por lo que se añaden poco antes de tener. La reacción de la tinción es del tipo enzima-sustrato, la cual actúa con la ayuda de cofactores (enzimas) que permiten que la enzima se active o desactive, maximizando su actividad, pueden ser inorgánicas (Zn, Mg, Mn, etc.) o derivados orgánicos (ATP, NAD, NADP).

Después de la tinción se mantuvieron los geles en una incubadora alrededor de media hora o hasta que las bandas se hicieran visibles. Al sacarlas se les dejó en una solución fijadora (metanol:ácido acético:agua 5:1:5) por lo menos durante media hora, hasta que se fije bien y luego se escurre en agua.

De los loci resueltos, se seleccionaron unicamente 6 para el análisis por medio del Programa BIOSYS-I (Swofford y Selander, 1981), mediante el cual se pudieron obtener las siguientes estimaciones:

1. Cálculo de cada una de las frecuencias alélicas
2. Medidas de variabilidad genética como son:
 - a. Heterocigocidad promedio (por cuenta directa) \bar{H}
 - b. Número promedio de alelos por locus \bar{A}
 - c. Porcentaje de loci polimórfico (usando un criterio del 95%)
 $P\%$
3. Prueba de χ^2 para ver si los valores de las frecuencias genotípicas observadas se alejan de los valores esperados según el Equilibrio Hardy-Weinberg.
4. Los coeficientes F de Wright: F_{IS} , F_{ST} , F_{IT} . Donde F_{IS} corresponde al coeficiente de consanguinidad individual promedio; F_{ST} es la varianza estandarizada de la frecuencia alélica que nos da una estimación de la proporción de variación génica de una población, debido a la diferenciación génica entre subpoblaciones. F_{IT} es el coeficiente de consanguinidad de toda la población, es una suma ponderada de los coeficientes anteriores (Hedrick, 1981).
5. Coeficientes de similitud y de distancias genéticas según varios índices. Como el coeficiente de similitud genética de Rogers (1972), identidad y distancia genética de Nei (1972, 1978).
6. Análisis de cúmulos basado en el método UPGMA (Sneath y Sokal, 1973) para la elaboración de un dendrograma según su filogenia.

Se registraron los resultados de acuerdo a la disposición de las bandas observadas en los geles, asignándoles diferentes letras a los distintos alelos presentes para cada locus. Después se fotografiaron los geles y se guardaron.

CUADRO 3: Lista de enzimas utilizadas para los corrimientos electroforéticos, así como el número que le corresponde a cada una según la Comisión de la Nomenclatura Internacional y las soluciones amortiguadoras utilizadas para cada enzima.

NUMERO DE LA COMISION DE NOMENCLATURA	ENZIMA	LOCUS	BUFFER
1.1.1.8	Glicerol 3-fosfato deshidrogenasa	G3pdh-B G3pdh-B (dímero)	Tris-citrato pH 8.0 TC8.0
5.4.2.2	Fosfogluco mutasa	Pgm-A (monómero)	TC8.0
1.1.1.27	L-lactato deshidrogenasa	Ldh-A Ldh-B (tetramero)	Tris-verse-no-borato TVB8.0
1.15.1.1	Superóxido dismutata	S-Sod-A S-Sod-A (dímero)	TVB8.0
2.6.1.1	Aspartato amino transferasa	M-Aat-A S-Aat-A (dímero)	TVB8.0

RESULTADOS

En esta sección, igual que en la anterior, se hace una separación de los resultados, para cada uno de los diferentes niveles estudiados.

A. ANALISIS MORFOMETRICO.

Se consideraron 5 variables morfométricas y 4 merísticas, para los 77 ejemplares analizados, 36 hembras y 41 machos (Cuadro 2), en dos matrices separadas. Con la aplicación del análisis de cúmulos se pretendía esclarecer si realmente existían diferencias significativas, como se pensaba, en cuanto a los caracteres morfométricos y merísticos entre las estaciones a diferentes elevaciones. Dicho análisis ("Clasif") calculó y construyó los árboles de las distancias euclidianas para todos los ejemplares, separados por sexos (Sneath y Sokal, 1973), figura 4.

De los dos dendrogramas elaborados, se puede determinar que, para las hembras, se distingue claramente la formación de dos grupos, mientras que para los machos, se presenta la formación de 5 grupos. A una distancia euclídeana de 8, se observa la formación de los grupos antes mencionados en ambos sexos, los cuales corresponden a los grupos determinados en el trabajo realizado por el Laboratorio de Herpetología del Instituto de Biología.

En el dendrograma de los machos, de izquierda a derecha, se ve una abundancia de miembros de las dos estaciones más elevadas (5 y 6) aunque también están representados algunos de los ejemplares de las demás estaciones. Para los grupos más hacia la derecha, predominan los miembros de estaciones bajas, agrupándose como se ve en el cuadro 4. En cambio, en el dendrograma de las hembras hacia los grupos de la derecha se observa que predominan los individuos de menor elevación y hacia la izquierda, los grupos de las estaciones 5 y 6, cuadro 5.

CUADRO 4. GRUPOS FORMADOS POR EL ANALISIS DE CUMULOS, DE ACUERDO A LAS VARIABLES MORFOMETRICAS Y MERISTICAS (MACHOS).

GRUPOS FORMADOS	NO. EJEMPLARES DE C/ESTACION	ESTACIONES PRESENTES	NO. TOTAL EJEMPLARES
1	3	6	6
	2	5	
	1	3	
2	4	6	17
	8	5	
	5	2	
3	2	4	6
	1	3	
	3	2	
4	1	6	8
	4	5	
	1	2	
	2	1	
5	4	1	4

CUADRO 5. GRUPOS FORMADOS POR EL ANALISIS DE CUMULOS, DE ACUERDO A LAS VARIABLES MORFOMETRICAS Y MERISTICAS (HEMBRAS).

GRUPOS FORMADOS	NO. EJEMPLARES DE C/ESTACION	ESTACIONES PRESENTES	NO. TOTAL EJEMPLARES
1	5	4	15
	4	3	
	3	2	
	3	1	
2	4	1	4
3	6	6	17
	7	5	
	1	4	
	3	2	

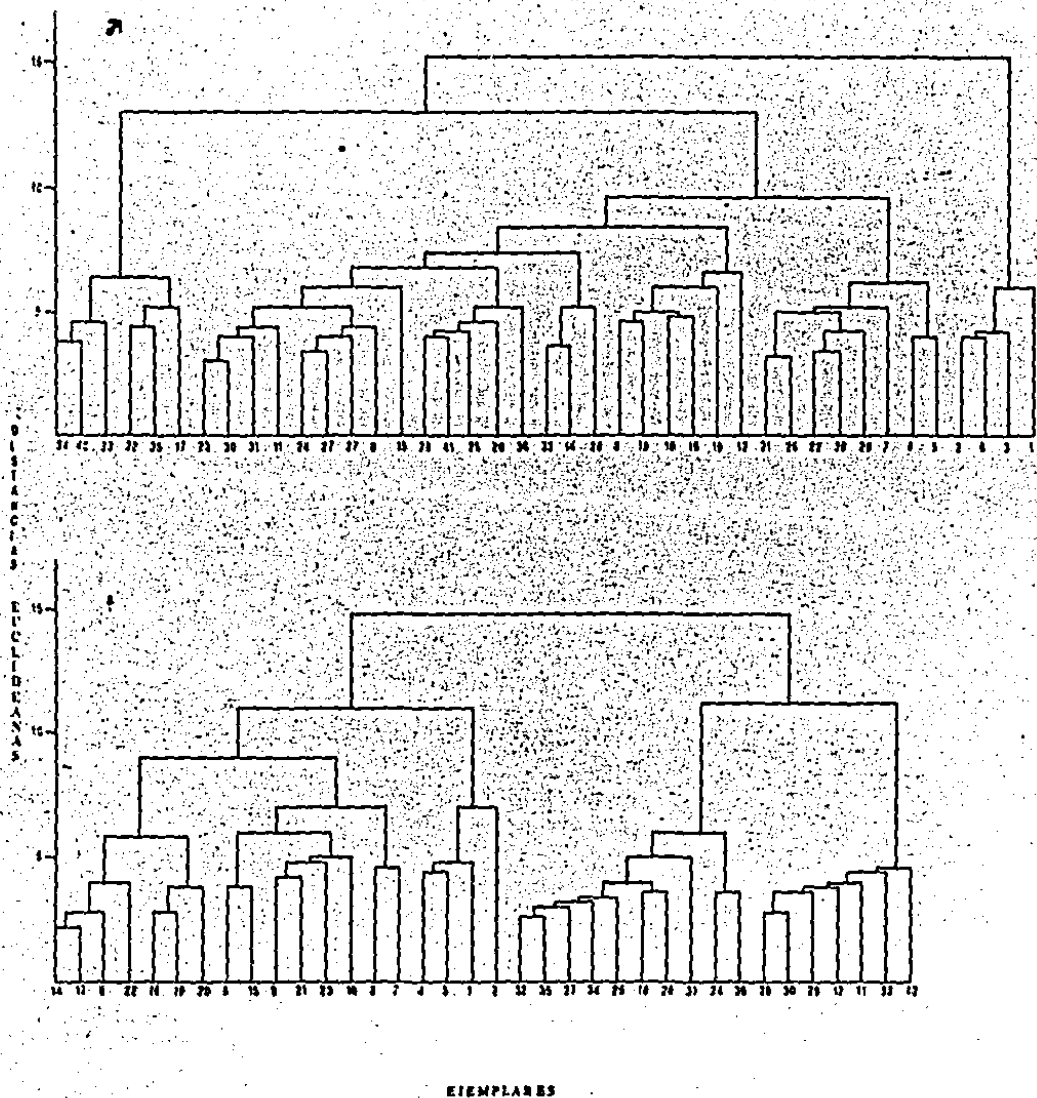
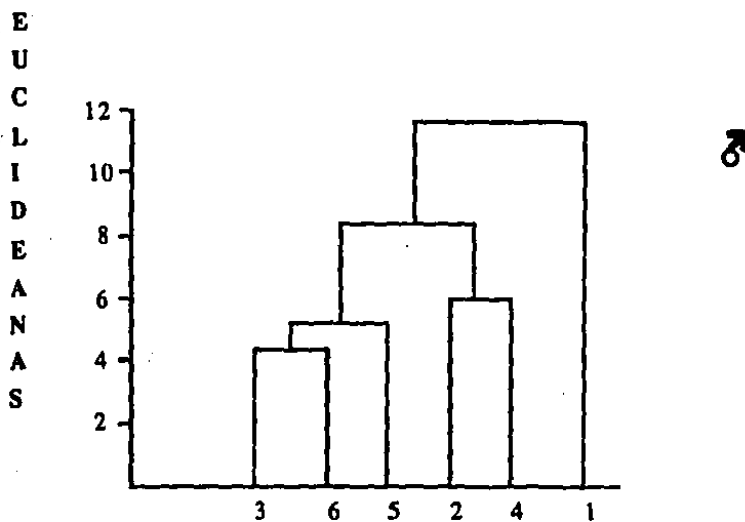
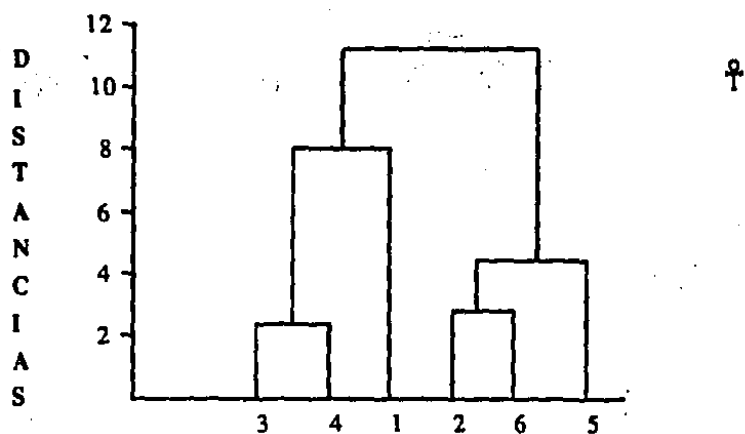


Fig. 4. Árboles construidos mediante el análisis de Códulos "Clasif" (1978). Las distancias euclidianas fueron calculadas a partir de una matriz de variables morfométricas de cada uno de los ejemplares. Se hicieron árboles por sexos separados debido al dimorfismo sexual.



MUESTRAS

Fig. 5. Árboles contruidos mediante el análisis de Cúmulos "Clasif" (1978). Las distancias euclideanas fueron calculadas a partir de una matriz de variables morfométricas promediadas para cada localidad. Se hicieron árboles por sexos separados debido al dimorfismo sexual.

Los dos dendrogramas de la figura 4, aún cuando proporcionan cierta idea de la enorme variabilidad intrapoblacional existente, existen problemas en la separación de los grupos formados, ocasionando que individuos correspondientes al grupo de baja altitud se confundan con el otro grupo. Por ello, así como para hacer posible la comparación de los datos morfométricos con los datos enzimáticos, como se verá a continuación, se elaboró otra matriz de disimilitud con los datos morfométricos por población y no por individuo. Igual que en el caso anterior, los datos se separaron por sexos (fig. 5). En los dos dendrogramas se observa la formación de dos grupos, a una distancia euclídeana de 8. En el caso de las hembras, se forma un grupo con las poblaciones 3 y 4, otro con las poblaciones 2, 6 y 5 y uno intermedio con la población 1. En el caso de los machos los tres grupos están constituidos por: el primero con las poblaciones 3, 5 y 6; el segundo con las poblaciones 2 y 4 y el tercero con la población 1.

B. ANALISIS CARIOTIPICO.

Se hicieron 350 preparaciones mitóticas y meióticas. Para cada ejemplar, se observaron por lo menos 5 mitosis y 5 meiosis y se contó el número de macro y microcromosomas, lo cual permitió:

- a. Determinar el citotipo para cada estación.
- b. Determinar el sexo de cada individuo.
- c. Encontrar algún tipo de polimorfismo intrapoblacional.

Sin embargo, al utilizar la tinción simple de los cromosomas (Giemsa), no se puede saber si existen más rearrreglos además de las fisiones, aunque es posible que existan otros rearrreglos no detectables con este método de tinción. Se analizaron los cariotipos y se observaron dos citotipos diferentes (cuadro 6).

CUADRO 6. CITOTIPOS ENCONTRADOS EN LAS 6 LOCALIDADES

LOCALIDAD	ALTITUD (MSNM)	2N	CITOTIPO
1	2350	32	S
2	2600	34	F6
3	2800	34	F6
4	3000	34	F6
5	3200	32	S
6	3350	32	S

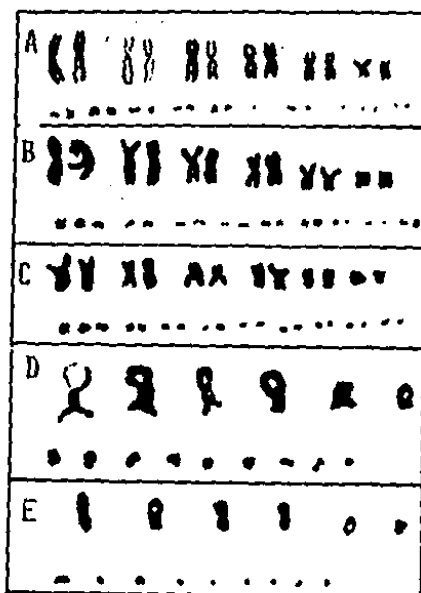


Fig. 6. Cariotipos de diferentes individuos de Sceloporus grammicus con número diploide de 32 cromosomas. Corresponden al citotipo ancestral (S) descrito por Hall (1973). Los cinco cariotipos corresponden a la población del Pedregal de San Angel (2350 msnm). A - C cariotipos mitóticos. D - E cariotipos meióticos. (Ejemplares depositados en la Colección Herpetológica del Instituto de Biología, de la UNAM. A IBH6843-3, B - IBH6843-2, C - IBH6843-5, D - IBH6843-6 y E - IBH6843-10) . Aumentos a 400 x.

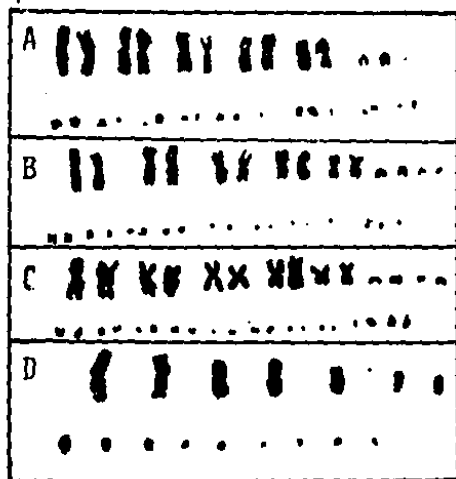


Fig. 7. Cariotipos de 4 individuos de Sceloporus grammicus con número cromosómico de 34. Corresponden al citotipo F6 (fisión en el par 6). Los ejemplares corresponden a la estación a 2 (ver cuadro I).

A - C cariotipos mitóticos, D cariotipo meiótico.

(A - IBH6836-6, B - IBH6836-10, C - IBH6836-11 y

D - IBH6846-5). Aumento a 400 x.

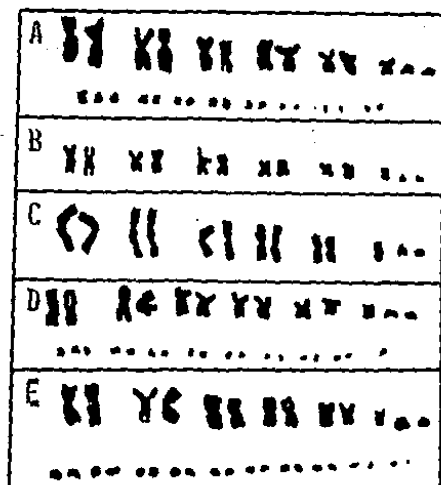


Fig. 8. Cariotipos de 3 individuos polimorficos de Sceloporus grammicus. Tres cariotipos mitóticos correspondiendo a 2 machos y una hembra, polimorficos para una fisión en el par 6 dentro de la distribución del citotipo S de grandes elevaciones (de A a D) y la distribución del citotipo S de baja elevación (E). A - C IBH-6841-11; D - IBH6841-13 y E - IBH6849-2) En B y C se omiten los microcromosomas ya que no se observó variación con A. Aumento a 400 x.

El citotipo F6 (Cuadro 6) se presenta en las localidades 2, 3 y 4. Este citotipo, que presenta una fisión en el par 6 de macrocromosomas, se encuentra atrapado entre la distribución del citotipo ancestral o estándar (S), el cual se encuentra en la localidad 1 y en las localidades 5 y 6. En la figura 6 se muestran los cariotipos de algunos representantes del citotipo ancestral, con un número cromosómico diploide de 32. Dicho citotipo se caracteriza por tener 6 pares de macrocromosomas y 10 pares de microcromosomas (para las hembras). En esa misma figura, los cariotipos 6D y 6E, representan el proceso meiótico, correspondiendo a la diacinesis. Asimismo, la figura 7 representa cariotipos mitóticos (7A-C) y meióticos (7D) del citotipo F6, con número cromosómico de 34 (poblaciones 2, 3 y 4).

También se encuentran ejemplares que presentaron otro tipo de polimorfismo (Figura 8). Corresponden a un ejemplar de la localidad 1 y dos ejemplares en la localidad 5. Dicho polimorfismo corresponde, en los tres ejemplares, a una fisión en uno de los cromosomas del par 6, quedando con un número cromosómico de 32 (♂) y 33 (♀). El ejemplar de la localidad 1 corresponde a una hembra mientras que los dos restantes son machos. De estos tres ejemplares, como se verá en la siguiente sección, se propone que el ejemplar de la población 1 corresponde a un polimorfismo intrapoblacional, mientras que los otros 2, corresponden a individuos híbridos entre progenitores con número cromosómico de 32 y 34, ya que las evidencias enzimáticas, presentadas a continuación, así lo demuestran.

En los dos citotipos hallados se encontró una relación de éstos y el tipo de vegetación donde se distribuyen. Se encontró al citotipo ancestral (poblaciones 5 y 6) asociado a un bosque de pino o pino-abeto. Al citotipo F6 (poblaciones 2, 3 y 4) asociado a un bosque de encino. La población 1 no se consideró asociada a un determinado tipo de vegetación ya que se colectó dentro de la Ciudad de México.

C. ANALISIS ELECTROFORETICO.

Se hicieron los corrimientos de las cinco enzimas seleccionadas: G3PDH, PGM, SOD, AAT y LDH, de los cuales corresponden a un total de 9 loci analizados. Se seleccionaron estas cinco enzimas en virtud de que en estudios previos (Sites et al, en prensa), se encontró que eran muy eficientes para demostrar la variabilidad entre los citotipos F6 y el ancestral y es por esto, que en el análisis de los datos sólo se utilizaron 5 de los 9 loci resueltos: G3PDH-1, LDH-B, AAT-1, SOD-1 y SOD-2.

Se usaron los loci AAT-1, SOD-1 y SOD-2 debido a que para el

citotipo F6, así como para el ancestral, se encuentran fijos para diferentes alelos. Con la G3PDH, se ve una separación similar ya que en poblaciones de F6, no se presenta duplicada, mientras que en el citotipo S, sí lo está, constituyendo dos loci G3DPH-1 y G3PDH-2. Asimismo, la LDH-B se encuentra fija para el alelo B en las poblaciones 5 y 6 que corresponden al citotipo ancestral, mientras que en las demás poblaciones se encuentra con frecuencias bajas o no se presenta.

Los geles fueron cuantificados para cada enzima, designándolos, si se trataba del alelo rápido, como AA y al lento, o de menor movilidad, como BB. En el caso de bandas de movilidad intermedia, se consideró como AB.

Al analizar los datos se vió que existían diferencias en las frecuencias alélicas para los 5 loci entre las diferentes localidades, como se ve en el cuadro 7. Ahí se puede observar también, que el locus G3PDH-1, no resultó de gran ayuda ya que en todas las localidades se encontró fijo para el alelo A. Asimismo, el locus LDH-B se encontró fijo para el alelo A, con excepción de las localidades 5 y 6, las cuales corresponden al citotipo S de grandes elevaciones. Se ve, que para la localidad 5 se encuentra fijo para el alelo B, mientras que en la localidad 6 se encuentran frecuencias similares para ambos alelos.

En cuanto al locus AAT-1, se ve una tendencia a que en las poblaciones 1, 5 y 6, se encuentran fijas para el alelo A, mientras que en las poblaciones 2, 3 y 4, se encontró fijo el alelo B. Por otro lado, para la SOD-1 y SOD-2 se ve que en las 3 poblaciones del citotipo S están fijas para el alelo A y las 3 poblaciones del citotipo F6 se mantienen polimórficas aunque la frecuencia del alelo A sea mayor.

De acuerdo con estos datos y a los datos que señala el cuadro 8, se desprende que las poblaciones del citotipo F6 son más polimórficas que las poblaciones del citotipo S, ya que, para las tres medidas de la variabilidad genética estimadas: número de alelos promedio, porcentaje de loci polimórficos y heterocigocidad promedio, resultan ser mucho mayores. Sin embargo, a pesar de las diferencias marcadas anteriormente entre los dos citotipos representados, se muestra que ambas se mantienen, en su gran mayoría, de acuerdo a los valores de frecuencias alélicas esperadas según el equilibrio de Hardy-Weinberg, ya que de todos los loci analizados, solo 2 se desviaron significativamente de lo esperado según éste principio. Estos valores se determinaron al realizar una prueba de χ^2 con una probabilidad de 0.05 y con la corrección para poblaciones pequeñas (Levene 1949). En dicha prueba, los loci de las enzimas SOD-1 y LDH-B, resultaron ser las que se desvían significativamente (Cuadro 9).

CUADRO 7. FRECUENCIAS ALELICAS ENCONTRADAS PARA LAS SEIS LOCALIDADES. INCLUYE LOS CINCO LOCI UTILIZADOS, CADA UNO CON DOS ALELOS, A Y B; ASI COMO EL NUMERO DE EJEMPLARES CONSIDERADOS EN CADA CASO (N).

LOCUS	POBLACIONES					
	1	2	3	4	5	6
G3PD1						
A	1.000	1.000	1.000	0.980	1.000	1.000
B	0.000	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000
N	14	17	7	25	26	19
LDH-B						
A	1.000	1.000	1.000	0.960	0.038	0.789
B	0.000	0.000	0.000	0.040	0.962	0.211
N	16	17	7	25	26	19
AAT-1						
A	0.750	0.147	0.000	0.040	0.962	1.000
B	0.250	0.853	1.000	0.960	0.038	0.000
N	16	17	7	25	26	19
SOD-1						
A	1.000	0.647	0.571	0.542	0.827	0.974
B	0.000	0.353	0.429	0.458	0.173	0.026
N	16	17	7	24	26	19
SOD-2						
A	1.000	0.647	0.571	0.458	0.981	1.000
B	0.000	0.353	0.429	0.542	0.019	0.000
N	16	17	7	24	26	19

CUADRO 8. PROMEDIO DE ALELOS POR LOCUS (\bar{A}), HETEROCIGOCIDAD PROMEDIO (\bar{H}) Y PORCENTAJE DE LOCI POLIMORFICOS ($P\%$), EN SEIS POBLACIONES DE Sceloporus grammicus (ENTRE PARENTESIS SE ENCUENTRA EL ERROR ESTANDAR).

POBLACION	MUESTRA PROMEDIO POR LOCUS	\bar{A}	$P\%$	\bar{H}
1	15.6 (0.4)	1.2 (0.2)	20.0	0.050 (0.050)
2	17.0 (0.0)	1.6 (0.2)	60.0	0.271 (0.134)
3	07.0 (0.0)	1.4 (0.2)	40.0	0.343 (0.210)
4	24.6 (0.2)	2.0 (0.0)	40.0	0.341 (0.108)
5	26.0 (0.0)	1.8 (0.2)	20.0	0.108 (0.051)
6	19.0 (0.0)	1.4 (0.2)	20.0	0.011 (0.011)

CUADRO 9. FRECUENCIAS OBSERVADAS Y ESPERADAS SEGUN EL EQUILIBRIO HARDY-WEINBERG (PRUEBA DE χ^2 , $P < 0.05$)

POBLACION	LOCUS	GENOTIPO	FRECUENCIA OBSERVADA	FRECUENCIA ESPERADA	χ^2	P
1	AAT-1	AA	10	8.903	2.244	0.134
		AB	4	6.194		
		BB	2	0.903		
2	AAT-1	AA	1	0.303	2.085	0.149
		AB	3	4.394		
		BB	13	12.303		
2	SOD-1	AA	6	7.000	1.143	0.285
		AB	10	8.000		
		BB	1	2.000		
2	SOD-2	AA	6	7.000	1.143	0.285
		AB	10	8.000		
		BB	1	2.000		
3	SOD-1	AA	1	2.154	3.214	0.073
		AB	6	3.692		
		BB	0	1.154		
3	SOD-1	AA	1	2.154	3.214	0.073
		AB	6	3.692		
4	G3PD1	AA	24	24.000	0.000	1.000
		AB	1	1.000		
		BB	0	0.000		
4	LDH-B	AA	23	23.020	0.021	0.884
		AB	2	1.959		
		BB	0	0.020		
4	AAT-1	AA	1	0.020	49.021	0.000
		AB	0	1.959		
		BB	24	23.020		
4	SOD-1	AA	2	6.915	16.348	0.000
		AB	22	12.170		
		BB	0	4.915		
4	SOD-2	AA	3	4.915	2.482	0.115
		AB	16	12.170		
		BB	5	6.915		

continuación cuadro 9.

5	LDH-B	AA	0	0.020	0.020	0.886
		AB	2	1.961		
		BB	24	24.020		
5	AAT-1	AA	24	24.020	0.020	0.886
		AB	2	1.961		
		BB	0	0.020		
5	SOD-1	AA	17	17.706	0.997	0.318
		AB	9	7.588		
		BB	0	0.706		
5	SOD-2	AA	25	25.000	0.000	1.000
		AB	1	1.000		
		BB	0	0.000		
6	LDH-B	AA	15	11.757	21.281	0.000
		AB	0	6.486		
		BB	4	0.757		
6	SOD-1	AA	18	18.000	0.000	1.000
		AB	1	1.000		
		BB	0	0.000		

Para el análisis de datos electroforéticos, se calcularon también las distancias genéticas existentes entre las diferentes poblaciones, lo que permitió establecer qué tan alejadas se encontraban entre sí. Dicha medida se calculó según el índice de Nei (1978), de distancias genéticas, de acuerdo a las frecuencias alélicas de cada población (Cuadro 10). Estas distancias van desde 0.00 hasta 0.67, las cuales fueron incorporadas en forma de una matriz.

Posteriormente, con los datos de esta matriz y mediante la utilización del algoritmo UPGMA de Sneath y Sokal, 1973, (unweighted pair-group method of arithmetic average), se pudo calcular y construir el dendrograma, el cual, separó a las poblaciones según sus distancias genéticas. (figura 9). El dendrograma mostró una separación que concuerda con los citotipos encontrados. Por un lado separó a la población 1 junto con la población 6, poblaciones que corresponden al citotipo S de baja y gran elevación, respectivamente, existiendo una distancia entre ellas de 0.021.

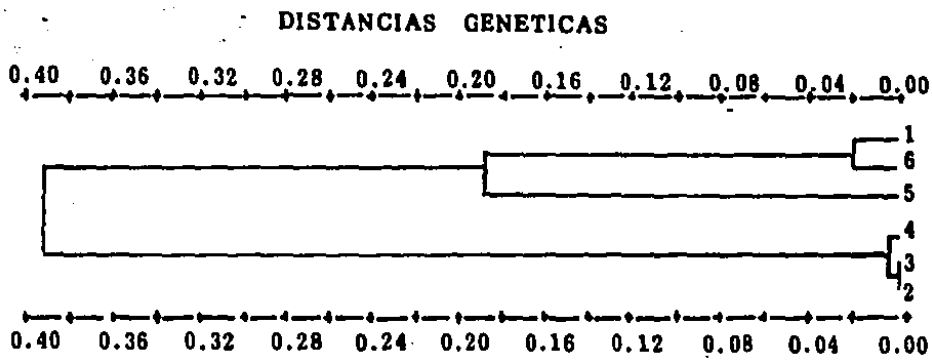


Fig. 9. Dendrograma de las 6 poblaciones de *Sceloporus grammicus* estudiadas, calculado a partir del índice de Nei (1978) de distancias genéticas.

CUADRO 10. MATRIZ DE LAS DISTANCIAS GENÉTICAS SEGUN EL COEFICIENTE DE NEI (1978) CALCULADO A PARTIR DE LAS FRECUENCIAS ALELICAS PARA LAS SEIS DIFERENTES POBLACIONES.

		P O B L A C I O N E S					
POBLACIONES	1	2	3	4	5	6	
1	0.000	0.146	0.229	0.264	0.244	0.021	
2	0.146	0.000	0.000	0.008	0.525	0.261	
3	0.229	0.000	0.000	0.000	0.655	0.375	
4	0.264	0.008	0.000	0.000	0.670	0.406	
5	0.244	0.525	0.655	0.670	0.000	0.135	
6	0.021	0.261	0.375	0.406	0.135	0.000	

Por otro lado, separó a las tres poblaciones de F6, (poblaciones 2, 3 y 4), con distancias mucho más pequeñas entre sí que en el grupo anterior. La población 5 quedó a una distancia de 0.18 de las poblaciones 1 y 6. Se obtuvo una distancia de 0.39 entre el grupo formado por las poblaciones 1, 6 y 5 y el grupo de las poblaciones 2, 3 y 4. Este dendrograma presentó un coeficiente de correlación cofenética de 0.77.

En la población 5 se encontraron dos ejemplares heterocigotos para los loci LDH-B y AAT-1 a diferencia de los demás ejemplares de esa localidad, que eran homocigos para el alelo A. En cambio, en el citotipo F6 (poblaciones 2, 3 y 4), la enzima AAT-1 se encontró fija para el alelo B. Es por ello, que a estos dos individuos se les propone como híbridos entre los citotipos F6 y el ancestral (fig. 8A-D).

Para el otro polimorfismo observado, que corresponde a la población 1 (fig. 8-E), se ve que enzimáticamente no es diferente a los demás miembros de dicha población. Sin embargo, para la AAT-1, constituye parte del 25% de la población que presentó el alelo B, característico de las poblaciones del citotipo F6.

Finalmente, dentro del procesamiento electroforético, se calcularon los coeficientes de consanguinidad de Wright (1965), estimados que nos dan información acerca del nivel de consanguinidad existente, así como de la estructura poblacional para las diferentes estaciones (Cuadro 11). Se obtuvieron valores

promedio de -0.231, 0.393 y de 0.507 para la F_{IS} , F_{IT} y la F_{ST} , respectivamente.

El que exista una F_{IS} de -0.231 indica exceso de heterocigotos dentro de una unidad de apareamientos y por lo tanto, ausencia de consanguinidad. Asimismo, la F_{ST} de 0.507 sugiere que Sceloporus grammicus presenta una población subestructurada.

CUADRO 11. VALORES DE LAS F-ESTADISTICAS DE WRIGHT (1965) CALCULADAS PARA LOS CINCO LOCI ANALIZADOS EN LA SEIS POBLACIONES Y EL PROMEDIO PARA CADA UNA EN TODOS LOS LOS LOCI.

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)
G3PD1	-0.020	-0.003	0.017
LDH-B	0.675	0.919	0.750
AAT-1	0.352	0.832	0.741
SOD-1	-0.551	-0.262	0.186
SOD-2	-0.452	-0.032	0.289
PROMEDIO	-0.231	0.393	0.507

También se calculó que tanto se desviaban los valores de los coeficientes F_{IS} y F_{ST} con respecto a cero. Para ello, se utilizó una prueba de χ^2 . En el caso de la F_{IS} se calculó por subpoblación, mientras que para la F_{ST} se calculó para toda la población (Cuadro 12 y Cuadro 13).

CUADRO 12. PRUEBA DE χ^2 PARA OBSERVAR LA DESVIACION DEL COEFICIENTE F_{ST} CON RESPECTO A CERO. ($P > 0.05, GL\ 219, \chi^2 = 168$)

LOCUS	χ^2
G3PD1	7.344
LDH-B	330.000
AAT-1	326.040
SOD-1	81.840
SOD-2	127.160

CUADRO 13. PRUEBA DE χ^2 PARA OBSERVAR LA DESVIACION DEL COEFICIENTE F_{IS}^2 CON RESPECTO A CERO. ($P > 0.05, GL\ 1, \chi^2 = 3.841$)

POBLACION	LOCUS	χ^2
1	G3PD1	0.000
	AAT-1	2.112
	LDH-B	0.000
	SOD-1	0.000
	SOD-2	0.000
2	G3PD1	0.000
	AAT-1	1.494
	LDH-B	0.000
	SOD-1	1.410
	SOD-2	1.410
3	G3PD1	0.000
	AAT-1	0.000
	LDH-B	0.000
	SOD-1	3.937
	SOD-2	3.937
4	G3PD1	0.010
	AAT-1	25.000
	LDH-B	0.043
	SOD-1	17.186
	SOD-2	2.819

continuación cuadro 13.

	G3PD1	0.000
	AAT-1	0.042
5	LDH-B	0.042
	SOD-1	1.139
	SOD-2	0.010
	G3PD1	0.000
	AAT-1	0.000
6	LDH-B	19.005
	SOD-1	0.014
	SOD-2	0.000

DISCUSION Y CONCLUSION

A. ANALISIS MORFOMETRICO

Los datos morfométricos y merísticos expresados en los dendrogramas obtenidos (fig. 4 y 5), comprueban lo encontrado en el trabajo realizado por el Laboratorio de Herpetología, del Instituto de Biología, para el complejo grammicus. Esto es, que en cuanto a las diferentes longitudes y número de escamas, se separaron dos grupos, uno formado por ejemplares de baja altitud (de 2000-2400 msnm) y otro con los de mayor altitud (2400-4000 msnm). Sin embargo, en el dendrograma construido por individuo (fig. 4), la formación de dichos grupos es confusa, así como el que incluye individuos de localidades bajas a grupos con individuos de mayor altitud y vice versa, lo cual es posible se deba a la combinación de dos causas:

1. El crecimiento de Sceloporus grammicus es continuo, siendo probable que los ejemplares colectados no habían alcanzado su máxima longitud, a pesar de ser maduros sexualmente.
2. La existencia de flujo entre las diferentes muestras observadas, lo cual explica por qué presentaron características similares ejemplares de localidades de menor con los de mayor altitud.

La construcción de los dendrogramas de la fig. 5, donde ya se consideró el promedio de las variables para cada localidad, el patrón que sigue es más parecido al encontrado en el análisis cariotípico ya que mantiene unido, tanto para hembras como para machos, a las poblaciones 5 y 6, que corresponden al citotipo ancestral de gran elevación. Por otro lado, mantiene a la población 1 separada de las 5 poblaciones restantes, formando un grupo aparte. Sin embargo, entre las 3 poblaciones del citotipo F6 (poblaciones 2, 3 y 4) se observa la existencia de flujo entre ellas y las poblaciones del citotipo ancestral de gran elevación (poblaciones 5 y 6), en los machos, se forma un grupo con las poblaciones 5, 6 y 3 mientras que en el dendrograma de las hembras lo forman con la población 2. Esto concuerda con los datos obtenidos en el análisis electroforético, donde se observa una relación mas clara entre el citotipo F6 y las localidades del citotipo ancestral de gran elevación (5 y 6) que con la población 1. Resulta importante remarcar el hecho que, durante la colecta de los ejemplares, a una altitud de 2400 m, no se encontraron ejemplares de Sceloporus grammicus, no obstante, se encontraron ejemplares de 2 especies de lagartijas, que, aunque no pertenecen al complejo grammicus, se les encontró simpátricamente a Sceloporus grammicus, a lo largo del transecto. Estas especies son: Sceloporus torquatus y Sceloporus aeneus. Esto hace pensar en la existencia de algún tipo de barrera entre las lagartijas del citotipo F6 y las del citotipo ancestral de baja altitud. Sin embargo, se requiere de muestreos más intensivos en esta zona, para confirmar lo anterior.

B. ANALISIS CARIOTIPICO

En cuanto a los datos obtenidos al estudiar los cariotipos, se cumple el objetivo propuesto, que era el de observar la presencia, dentro del gradiente altitudinal analizado, de diferentes razas cromosómicas o citotipos. Se encontraron dos citotipos diferentes. El citotipo S o ancestral y el citotipo F6. Sin embargo, y de acuerdo a la primera clasificación de los citotipos de S. grammicus por Hall (1973) y de las observaciones de Lara-Góngora (1983), se esperaría que, a pesar de tener también 32 cromosomas, los individuos de grandes elevaciones (de 3200 m hacia arriba), fueran diferentes genéticamente a los ejemplares de menores elevaciones. Estos individuos de grandes elevaciones, corresponderían al citotipo P1 (Hall, 1973), y a la especie de Sceloporus anahuacus (Lara-Góngora, 1983). En estudios posteriores a estos dos, (Porter y Sites, 1985) se vió que, las diferencias entre individuos de grandes elevaciones con 32 cromosomas, con individuos de menor elevación y mismo citotipo, no son significativas. En este trabajo, y con base en datos electroforéticos, se confirma también esta segunda propuesta, ya que se vió a la población del citotipo S de grandes elevaciones, mucho más cercano a la población del citotipo S de bajas elevaciones, que con cualquiera de las poblaciones del citotipo F6 (Fig. 9), correspondiendo una distancia de 0.021 entre la población 1 y 6, que Ayala (1975) considera como la distancia genética típica entre poblaciones locales.

Otro de los objetivos propuestos para este trabajo, que era el de relacionar a los diferentes citotipos con el tipo de vegetación al que se encontraba asociado, relación propuesta con anterioridad por Hall (1973), se confirma este supuesto. Se observó a todas las poblaciones del citotipo F6 asociado al Bosque de Encino, mientras que los ejemplares del citotipo S, de grandes elevaciones, se les encontró asociado al Bosque de Pino o Pino-Abeto. Por otro lado, los ejemplares del citotipo S de bajas elevaciones, al ser colectados en una localidad con la vegetación modificada, no se puede decir que exista una asociación clara.

C. ANALISIS ELECTROFORETICO

En cuanto a los datos bioquímicos proporcionados por el estudio electroforético, se observa son los resultados que proporcionan la mayor información, de los 3 estudios realizados. No obstante, la información que proporciona no es completa, ya que como se sabe, los datos enzimáticos solo proporcionan una fracción de la información genética (de un 25 a un 30%) y que muchos loci no son posibles de analizar electroforéticamente, realmente subestimando la variabilidad genética existente. A pesar de esto, es importante la aportación que brinda.

Se observa la existencia de variabilidad genética tanto intra como interpoblacionalmente en las 6 localidades seleccionadas (Cuadro 8); sin embargo, se obtuvo una mayor variabilidad en las localidades del citotipo F6 (localidades 2, 3 y 4), lo que concuerda con lo que se esperaría al ser el citotipo F6 derivado del citotipo ancestral. White (1978), propone que en citotipos derivados, se encuentra un mayor grado de variabilidad genética. Corresponde un promedio de 50 % de loci polimórficos para el citotipo F6 y de 20 % para el citotipo arcestral. Esto se confirma con el número promedio de alelos y el promedio de heterocigocidad, para ambos citotipos, siendo en ambas estimaciones mayor en la F6. Sin embargo, para la G3PDH se observa fija para las 6 poblaciones para el alelo A, no aportando mucha información.

Como se había propuesto anteriormente, se comprobó que los loci AAT-1, SOD-1 y SOD-2 se encuentran fijos o casi fijos para diferentes alelos en los dos citotipos. En la enzima AAT-1, las poblaciones del citotipo S están fijas para el alelo A mientras que las del F6 para el alelo B. Por otro lado, para los dos loci de la SOD se ve que para las poblaciones del citotipo ancestral está fijo para el alelo A, mientras que en el citotipo F6 se mantienen polimórficas. En cuanto a la LDH-B, se esperaba que en poblaciones elevadas del citotipo S estuviera fijo para el alelo B, mientras que para baja elevación del mismo y en el citotipo F6 fuera para el otro alelo, esto solo se cumple para la población 5, ya que en la población 6 el alelo A se encuentra en una mayor frecuencia.

En cuanto a los 3 individuos que presentaron una fisión en el par 6 de macrocromosomas, (Fig. 8) resultan ser cariotipos intermedios entre los dos citotipos estudiados. Para determinar si realmente se trataba de individuos híbridos o simplemente polimorfismos intrapoblacionales, se observó cómo se comportaban dichos ejemplares electroforéticamente. Para el ejemplar en la población 1, se vio que en los cinco loci se comportaba de acuerdo a los demás ejemplares de esa población, aunque para la AAT-1, se encontró en forma homocigota para el alelo B, el cual se encuentra en una mayor frecuencia en el citotipo F6. Sin embargo, esto no es suficiente para poderlo considerar como un híbrido. Por otro lado para los dos individuos de la localidad 5, ambos resultan ser heterocigotos para los loci de la LDH-B y la AAT-1, siendo los únicos heterocigotos para esos loci, en esa población. El que en tres marcadores resulten heterocigotos, es ya suficiente evidencia de que se trate de individuos de la generación F1 provenientes de progenitores de diferentes citotipos.

Con respecto a las distancias genéticas calculadas para las 6 poblaciones, como se observa en el cuadro 10, se confirma la separación entre los dos citotipos. Entre las tres poblaciones del citotipo F6, se ve que constituyen una sola población, ya que

entre ellos existen distancias desde 0.000 hasta de 0.008, entrando en la clasificación de Ayala (1975) de divergencia evolutiva, a poblaciones locales. Por otro lado, para las tres poblaciones del citotipo ancestral las distancias son mucho mayores. Entre la población 1 y la 6 existe una distancia de 0.021, distancia que todavía se puede considerar como entre poblaciones locales, resultado que también obtuvo Sites et al. (en prensa) al comparar poblaciones del citotipo S de baja altitud con poblaciones de mayor altitud. Sin embargo, la distancia que existe entre estas dos poblaciones y la población 5 es de 0.180, la cual ya puede considerarse, dentro de la clasificación de Ayala (1975) como de subespecies diferentes. El dendrograma de la Fig. 9 separa claramente a las poblaciones del citotipo F6 de las poblaciones del citotipo S, a una distancia de 0.19, la cual corresponde a una distancia entre semiespecies o especies crípticas (Ayala, 1975). Sites et al. (en prensa) al comparar al citotipo F6, que corresponde a la especie S. palaciosi (Lara, 1983), con poblaciones del citotipo S, de baja y gran elevación (S. grammicus microlepidotus y S. anahuacus, respectivamente) obtienen una distancia mucho menor a la obtenida en el presente trabajo (de 0.162). Con ese valor ya las consideran como dos especies biológicas, no obstante, consideran que necesitan una mayor información para realizar tal separación. No obstante, en este trabajo se encontraron individuos híbridos entre ambos citotipos, lo cual hace imposible considerarlos como semiespecies y mucho menos como especies diferentes. Sin embargo, con los datos que se poseen, no se puede decir cómo es la viabilidad de estos híbridos, si es que esté funcionando como un mecanismo de aislamiento entre ambos citotipos o si funcione manteniendo algo de flujo entre ambos.

Con respecto a los estadísticos de Wright, se obtiene un valor de F_{IS} promedio de -0.231 lo cual puede deberse a la existencia de dos fenómenos diferentes:

- a. Selección a favor de los heterocigotos
- b. Apareamientos no aleatorios entre fenotipos opuestos.

Por otro lado, en contra de lo que indica la F_{IS} se obtuvo un valor de F_{ST} promedio de 0.507, lo cual indica que las poblaciones se encuentran fuertemente subestructuradas constituyendo pequeños demos.

Finalmente, en relación a la determinación del mecanismo de especiación que pueda tener efecto en este complejo de especies, se observa que dentro de todos los postulados de cada corriente, se cumplen mejor los de la corriente estasisipátrica, ya que se obtuvieron valores de F_{ST} y de distancias genéticas grandes, lo cual conduce a la fijación de arreglos poco favorecidos por la selección, mediante la deriva génica, requisito indispensable para la acción de dicho mecanismo; mientras que para el modelo

alopátrico se esperarían valores de F_{ST} y de distancias genéticas pequeñas, donde los híbridos no sufrirían selección en contra. Sin embargo, con respecto a los demás postulados no se puede definir claramente ya que se desconoce la información de los híbridos en cuanto a su viabilidad, por lo que no se sabe si ésta funciona como mecanismo de aislamiento entre los dos citotipos.

Con toda esta información se puede pensar que el material genético del citotipo S o ancestral de gran elevación (3200 msnm hacia la línea de árboles, la cual correspondería a la especie Sceloporus anahuacus), se ha diferenciado del existente a menor elevación (Sceloporus grammicus microlepidotus), sin embargo, esta diferenciación no ha sido tan fuerte como la observada con el citotipo F6 (Sceloporus palaciosi), el cual ya podría considerarse como una semiespecie o especie críptica. Es muy probable que el citotipo F6 en un futuro, funcione como una barrera entre las dos poblaciones del citotipo S de abajo (localidad 1) y las de arriba (localidades 5 y 6), permitiendo que las poblaciones del citotipo S de gran elevación puedan fijar formas diferentes a las poblaciones de menor altitud, llegando a constituir especies diferentes. Hasta este momento, no es posible, considerarlos como especies distintas, ya que existe flujo génico entre poblaciones del citotipo F6 y el ancestral de gran altitud, como se demuestra al haber encontrado híbridos. Se requiere de más estudios de esa zona de hibridación para determinar el estatus taxonómico de las especies S. palaciosi y S. anahuacus.

BIBLIOGRAFIA

- Aguilar, A., J. Sites and R. Murphy. 1988. Genetic variability and population structure in the Baja California rock lizard genus Petrosaurus (Iguanidae). Jour. of Herpetology (en prensa).
- Avise, J. C., C. F. Aquadro. 1982. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. *Evolutionary Biology*, 15. N. J. 151- 185.
- Ayala, F. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.*, 8: 1-78.
- Barton, N. H. 1979. Gene flow past a cline. *Heredity*, 43:333-339.
- The dynamics of hybrid zones. *Heredity*, 43:341-359.
- , 1983. Hybrid zones as barriers to gene flow . In: *Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance*. 341-59. Oxford:Blackwells
- , R. B. Halliday and G. M. Hewitt. 1983. Rare electrophoretic variants in a hybrid zone. *Heredity*, 50: 139-146.
- G. M. Hewitt. 1985. Analysis of Hybrid Zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 113-48.
- Beck, M, C. J. Biggers and C. J. Bakker. 1984. Chromosomal and electrophoretic analysis of hybrids between, grass carp and bighead carp. (*Pisces, Cyprinydae*). *Copeia*, (2): 337-342.
- Bezy, R. L. and J. W. Sites. 1987. A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae. *Herpetologica*, 43: 280-292.
- Bigelow, R. S. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution*, 19:449-458.

- Blackwell, J. M. M. Bull. 1978. A narrow hybrid zone between two Western Australian frog species Ranidella insignifera and R. pseudinsignifera: the extent of introgression. *Heredity*, 40:13-25.
- Brewer, G. J. and C. F. Sing. 1970. An Introduction to Isozyme Techniques. Academic Press, New York.
- Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6:339-364.
- . 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 74:3942-3946.
- Casas, G., E. Arévalo, F. Méndez, A. Ramírez y R. Martínez. 1985. Observaciones sobre Sceloporus grammicus microlepidotus (Lacertilia: Iguanidae) provenientes de diferentes localidades del Eje Neovolcánico Central de México. Memorias del VIII Congreso Nacional de Zoología, Saltillo, Coah. Méx.
- Case, Susan M. C. Williams. 1984. Study of a contact zone in the Anolis distichus complex in the central Dominican Republic. *Herpetologica*, 40:118-137.
- Chapman, G. and H. Smith. 1960. Herpetozoa from Jalisco, Mexico. *Herpetologica*, 16: 39-43.
- Charelli, A. B. 1973. *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. Academic Press. London.
- Cole, C. S., C. Leavens. R. 1971. Chromosome preparations of amphibians and reptiles: improved technique. *Herpetol. Rev.*, 3:102.
- Duelman, W. E. 1961. The amphibians and reptiles of Michoacan, Mexico. *Univ. Kansas Publ.*, 15: 1-148.
- Endler, J. A. 1973. Gene flow and population differentiation. *Science*, 179: 243-250.
- . 1977. *Geographic variations, speciation, and clines*. Princeton University Press. Princeton, N. J.

- Everitt, B. 1981. Cluster Analysis. Second Edition. Halsted Press. N. Y.
- Futuyma, D. 1986. Evolutionary Biology. Sinauer Associates, Inc. Second Edition. USA.
- , G. Mayer. 1980. Non-allopatric speciation. Syst. Zool., 29:254-271.
- Gadsden, H. 1987. Comparación Altitudinal de Algunos Caracteres del Complejo Sceloporus grammicus (Sauria, Iguanidae) en la Sierra de Tepoztlán, Morelos. Tesis Doctoral.
- Gartside, D. F. M. J. Littlejohn and G. F. Watson. 1979. Structure and dynamics of a narrow hybrid zone between Geocrina laevis and G. victoriana (Anura: Leptodactylidae) in South Eastern Australia. Heredity, 43: 165-177.
- Golding, G. B. and C. Strobeck. 1983. Increased number of alleles found in hybrid populations due to intragenic recombination. Evolution, 37:17-29.
- Graham, John H., J. D. Jelley. 1985. Genomic coadaptation and development stability within introgressed populations of Enneacanthus gloriosus and E. obesus (Pisces: Centrarchidae). Evolution, 39:104-114.
- Greenbaum, I. F. 1981. Genetic Interactions between hybridizing cytotypes of the tent-making bat (Uroderma bilobatum) Evolution, 35: 306-321.
- Guillette, L. J. R. E. Jones, K. T. Fitzgerald and H. M. Smith. 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus Sceloporus. Herpetologica, 36:201-215.
- Hafner, J. C., D. J. Hafner, J. Patton and M. F. Smith. Syst. Zool., 32:1-20.
- Hall, W. P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the crevice using species of Sceloporus (Sauria: Iguanidae). Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Mass. USA.

- , R. K. Selander. 1973. Hybridization in karyotypically differentiated populations of the Sceloporus grammicus complex (Iguanidae). *Evolution*, 27:226-242.
- Harris and Hopkins. 1976. *Handbook of Enzyme Electrophoresis in Human Genetics*.
- Heaney, L. and R. Timm. 1985. Morphology, genetics and ecology of pocket gophers (genus Geomys) in a narrow hybrid zone.; *Biol. Jour. of the Linnean Society*, 25:301-317.
- Hedrick, P. W. 1983. *Genetics of Populations*. Science Books International. USA.
- Hewitt, G. M. N. H. Barton. 1980. The structure and maintenance of hybrid zones as exemplified by Podisma pedestris. *Symposia of the Royal Entomological Society of London: Number ten*. Insect Cytogenetics. Blackman, R. L., G. M. Hewitt and M. Ashburner, eds.
- Hunt, W. G. and R. K. Selander. 1971. Biochemical genetics of hybridisation in european house mice. *Heredity*, 31: 11-33.
- Johnson, W. E. and R. K Selander. 1971. Protein variation and systematics in kangaroo rats (genus Dipodomus). *Syst Zool.*, 20:377-405.
- Kocher, T. D. R. D. Sage. 1986. Further genetic analysis of a hybrid zone between leopard frogs (Rana pipiens complex) in Central Texas. *Evolution*, 40: 21-33.
- Langebartel, D. A. 1959. A new lizard (Sceloporus) from the Sierra Madre Occidental of Mexico. *Herpetologica*, 15: 25-27.
- Lara, G. 1983. Two new species of the lizard genus Sceloporus (Reptilia:Sauria:Iguanidae) from the Ajusco and Ocuilan Sierras, Mexico. *Bul. of the Maryland Herpetological Society*, 19:1-14.
- Larson, A. E. M. Prager and A. C. Wilson. 1984. Chromosomal evolution, speciation and morphological change in vertebrates: the role of social behaviour. *Chromosomes today*, 8:215-228.

Lee, M. R. 1969. A widely applicable technique for direct processing of bone marrow for chromosomes of vertebrates. Stain techn., 44:155-158.

López, A. y G. Espinosa. 1977. Introducción a los Métodos Jerárquicos de Análisis de Cómulos, Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas (Serie Verde).

Mindell, D. P. and J. W. Sites. 1987. Tissue expression patterns of avian isozymes: a preliminary study of phylogenetic applications. Syst. Zool., 36: 137-152.

Moore, William S. 1977. An evolution of narrow hybrid zones in vertebrates. The Quarterly Review of Biology, 52:263-277.

-----, 1981. Assortative mating genes selected along a gradient. The Genetical Society of Great Britain, 191-195.

Moss, D. W. 1982. Isoenzymes. Chapman and Hall, N. Y.

Nomenclature Comitee of the International Union of Biochemistry. 1984. Enzyme Nomenclature Academic Press, N Y.

Porter, C. A. and J. W. Sites. 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. Cytogenet Cell Genet., 39:250-257.

-----, and -----, 1986. Evolution of Sceloporus grammicus complex (Sauria:Iguanidae) in Central Mexico: population cytogenetics. Syst. Zool, 35: 334-358.

----- and -----, 1987. Evolution of Sceloporus grammicus complex (Sauria:Iguanidae) in Central Mexico. II Studies on rates of nondisjunction and the occurrence of spontaneous chromosomal mutations. Genetica, 75: 131-144.

Richardson, B. J.; Baverstock, P. R. and Adams, M. 1986. Allozyme Electrophoresis. Academic Press Australia.

Rider, C. C. and C. Taylor. B. 1980. Isoenzymes. Chapman and Hall. N. Y.

Rzedowski, J. 1954. La vegetación del Pedregal de San Angel. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. Vol. 1 y 2.

Sage, Richard D. and R. K. Selander. 1979. Hybridization between species of the Rana pipiens complex in Central Texas. Evolution, 33:1069-1088. New York.

Sites, J. W. and J. Dixon. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard, Sceloporus grammicus, from Northeastern Mexico, with comments on its evolutionary implications and the status of S. g. disparilis. Journal of Herpetology, 15: 59-69.

-----, 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of Sceloporus grammicus (Sauria: Iguanidae) in the North-Central part of its range. Copeia, :920-941.

-----, 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus I. Chromosome polymorphisms. Evolution, 37:38-53.

----- and I. F. Greenbaum. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard Sceloporus grammicus. II. Allozyme variation. Evolution, 37:54-65.

----- and D. A. Boyce. 1985. A test for allozyme selection in Sceloporus grammicus (Sauria:Iguanidae). The Southwestern Naturalist, 30:41-51.

----- C. A. Porter and P. Thompson. 1987. Genetic structure and chromosomal evolution in the Sceloporus grammicus complex. National Geographic Research, 3:343-362.

-----, J. L. Camarillo, A. González, F. Mendoza, L. Javier, M. Mancilla, G. Lara (en prensa). Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the Sceloporus grammicus complex (Sauria:Iguanidae) in Central Mexico.

----- and C. Moritz. 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited. Syst Zool, 36: 172-174.

- , R. K. Chesser and R. Baker. (en prensa). Population genetic structure and fixation of chromosomal rearrangements in Sceloporus grammicus (Sauria:Iguanidae): a computer simulation study.
- and S. K. Davis. (en prensa). Phylogenetic relationships and molecular variability within and among six chromosome races of Sceloporus grammicus (Sauria:Iguanidae) based on nuclear and mitochondrial markers.
- Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics*, 99: 323-335.
- , 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, 39:53-65.
- Smith, H. M. and L. Laufe. 1945. Mexican amphibians and reptiles in the Texas cooperative wildlife collections. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 48: 325-354.
- Snyder, T. P. and M. C. Linton. 1984. Population structure in black flies: allozymic and morphological estimates for Prosimulium mixtum and P. fuscum (Diptera:Simuliidae). *Evolution*, 38: 942-956.
- Sneath, P. H. and R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman. San Francisco.
- Swofford, D. L. and R. B. Selander. 1981. BIOSYS - I: A Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.*, 72:281-283.
- Templeton, A. 1980. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution*, 34:719-729.
- Thompson, P. and J. W. Sites. 1986. Comparison of population structure in chromosomally polytypic and monotypic species of celoporus (Sauria:Iguanidae) in relation to chromosomally-mediated speciation. *Evolution*, 40:303-314.
- Wallace, B. 1959. *Influence of genetic systems on geographic distribution*. Cold Spring Harbor. *Symp. Quant. Biol.*, 24:193-204.

- Ward, R. D. 1977. Relationship between enzyme heterozygosity and quaternary structure. *Biochem. Genet.*, 15:123-135.
- Webb, R. G. 1969. Variation, status and relationship of the iguanid lizard Sceloporus shannonorum. *Herpetologica*, 25: 300-307.
- Webster, T. P. et al. 1972. Genetic variability and similarity in the Anolis lizards of Bimini. *Evolution*, 28:523-535.
- White, M. J. 1968. Models of speciation. *Science*, 159: 1065-1070.
- , 1969. Chromosomal rearrangements and speciation in animals. *Annual Review of Genetics*, 2:72-97.
- , 1978. Modes of Speciation. W. H. Freeman and Company. USA.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics*. First Edition. Wiley-Interscience Publications. US.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19: 395-420.