

DIVERSIDAD CLONAL EN LOS LACERTILIOS UNISEXUALES DEL GÉNERO *ASPIDOSCELIS*

Norma Leticia Manríquez Morán

Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Km. 4.5 Carretera Pachuca-Tulancingo s/n.
Col. Carboneras. C. P. 42182. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.
E-mail: mnorma@uaeh.edu.mx, nrm292@gmail.com

Resumen: Las poblaciones partenogenéticas de lacertilios están constituidas exclusivamente por hembras que producen descendientes genéticamente idénticos a ellas. Sin embargo, varios estudios han mostrado que la mayor parte de los lacertilios unisexuales presenta cierto grado de diversidad genética que ha sido analizada con base en morfología, aloenzimas, transplantes de piel, cariólogía y DNA mitocondrial. El objetivo del presente estudio, fue evaluar el grado de diversidad clonal que presentan las especies del género *Aspidoscelis* y su efecto en la taxonomía de las mismas. La información que se tiene a la fecha indica que todas las especies partenogenéticas de este género presentan variabilidad genética y que dependiendo del método que se emplee para detectarla, se pueden definir distintas especies unisexuales.

Abstract: Parthenogenetic populations of lizards consist exclusively of females who produce offspring genetically identical to themselves. Nevertheless, several studies on morphology, allozymes, skin grafts, chromosomes, and mitochondrial DNA have shown that most unisexual lizards exhibit some degree of genetic diversity. The purpose of this study was to evaluate the degree of clonal diversity among species of the genus *Aspidoscelis* and its effect on their taxonomy. Available information indicates the existence of genetic diversity within all parthenogenetic *Aspidoscelis* and that several distinct unisexual species can be defined, depending on the method used.

Palabras clave: *Aspidoscelis*, partenogénesis, variabilidad genética, taxonomía

Key words: *Aspidoscelis*, parthenogenesis, genetic variability, taxonomy

Durante la segunda mitad del siglo pasado, se describieron aproximadamente 80 especies unisexuales de vertebrados que presentan un origen híbrido y se reproducen por alguno de los tres tipos de reproducción clonal: Partenogénesis, ginogénesis e hibridogénesis (Vrijenhoek et al., 1989).

Los mecanismos de reproducción clonal se encuentran distribuidos de manera específica dentro de los distintos grupos de vertebrados y se distinguen entre sí, en dos aspectos: 1) La existencia de gametos de ploidía reducida (haploides) o no reducida (diploides o poliploides) y 2) el requerimiento o no, del esperma para desarrollarse (Dawley, 1989). En la partenogénesis, los gametos se producen sin reducción en la ploidía y se desarrollan en ausencia de esperma, en organismos genéticamente idénticos a la madre (clones). La ginogénesis es un proceso similar a la partenogénesis (se producen gametos no reducidos), pero en el que se requiere la presencia del esperma para iniciar la

embriogénesis. En la hibridogénesis, se producen gametos reducidos debido a que el genoma de una de las especies parentales se transmite al óvulo, mientras que el de la otra es eliminado. Puesto que el gameto presenta una condición haploide, es necesaria la fecundación por parte del esperma para restituir la condición híbrida diploide (Dawley, 1989).

La partenogénesis es una característica presente en una gran cantidad de invertebrados (Cuellar, 1994), pero dentro de los vertebrados es exclusiva de algunos reptiles del orden Squamata (Darevsky et al., 1985). Por las propiedades de este tipo de reproducción, las poblaciones de las especies partenogenéticas de reptiles están conformadas exclusivamente por hembras que producen descendientes genéticamente idénticos a ellas. Sin embargo, existe una gran cantidad de estudios que indican que todas las especies unisexuales de lacertilios presentan cierto grado de diversidad genética (MacCulloch et al., 1995; Fu et al., 1999) que es producida por recombinación (durante la

meiosis) o mutación, posteriores al origen de la partenogénesis (Parker et al., 1989). Estudios realizados en varios animales unisexuales revelan que estos organismos presentan una sensibilidad alta a los factores ambientales y muestran variación fenotípica de magnitud similar a la que presentan las especies gonocóricas (con los dos sexos; Lynch y Gabriel, 1983).

Dentro de las especies partenogenéticas, la diversidad clonal se ha evaluado con base en morfología externa, aloenzimas, transplantes de piel, cariología, y secuencias de DNA mitocondrial (Dessauer y Cole, 1989; MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1997; Fu et al., 1999; Murphy et al., 2000). Varios de estos estudios se han realizado en los lacertilios del género *Aspidoscelis*, ya que aproximadamente la tercera parte de sus especies se reproducen por partenogénesis (Cuadro 1). Este género está compuesto por 87 taxones, muchos de los cuales son considerados subespecies, debido a la incertidumbre taxonómica existente entre varios de ellos (Reeder et al., 2002). El propósito de este trabajo fue evaluar el grado de diversidad que con base en las distintas evidencias, presentan las especies unisexuales de este género y su efecto en la taxonomía de las mismas.

Morfología externa

Los estudios realizados con diversas especies unisexuales del género *Aspidoscelis* han mostrado que estas lagartijas presentan poca variabilidad morfológica y que muchas de ellas muestran características homogéneas a través de toda su distribución (Parker y Selander, 1984). Sin embargo, se ha observado variación en el tamaño, los patrones de coloración y la escutelación (forma, tamaño, número y estructura de las escamas) de los clones pertenecientes a especies con distribuciones amplias (Parker et al., 1989; Walker et al., 1997; Hernández-Gallegos et al., 1998).

Una de las especies del género *Aspidoscelis* en las que se ha observado mayor variación morfológica es *A. tessellata* (Dessauer y Cole,

1989). Zweifel (1965) analizó la variación geográfica de esta especie (en varios estados del centro de Estados Unidos) y reconoció seis diferentes morfotipos (A – F), que diferían en sus patrones de coloración. Actualmente se considera que este complejo está integrado por clones diploides que constituyen dos especies reconocidas: *A. tessellata* (patrones C, D y E) y *A. dixoni* (patrón F), que se originaron a través de dos eventos de hibridación independientes entre *A. tigris marmorata* y *A. gularis septemvittata* y un grupo triploide (patrones A y B) denominado como *A. neotessellata* que surgió de la hibridación entre *A. tessellata* y *A. sexlineata* (Walker et al., 1997; Taylor et al., 2003). A pesar de la reestructuración taxonómica de este complejo, *A. tessellata (sensu stricto)* es una de las especies partenogenéticas del género que presenta mayor diversidad morfológica, ya que los integrantes de este taxón se agrupan en clones con distintos patrones de coloración. Estos patrones son resultado de cambios ontogenéticos en los lacertilios, y según estudios recientes, se deben a mutaciones postformacionales que han afectado a los distintos grupos (Taylor et al., 2003, 2005).

Aspidoscelis maslini, es otra de las especies partenogenéticas del género que presenta una variabilidad morfológica alta. Se distribuye en las costas de la Península de Yucatán (en México, Belice y Guatemala), aunque también se le puede localizar en algunos sitios al interior de la misma. En esta especie se han observado al menos seis formas con distintos patrones de color (Hernández-Gallegos et al., 1998; Manríquez-Morán, 2002). En general, la coloración de estas lagartijas va de verde olivo a pardo, con líneas dorsales de color crema o amarillo (continuas o interrumpidas) y la región ventral con un ligero color grisáceo (Lee, 2000). De acuerdo con un estudio reciente, los individuos de varias poblaciones de *A. maslini* presentan también diferencias a nivel de escutelación (Elizalde-Rocha, 2007). El mismo estudio mostró que *A. rodecki* también presenta variabilidad morfológica alta, pues entre las dos poblaciones analizadas, se observan distintos patrones de coloración (Hernández-Gallegos et

Cuadro 1. Linajes partenogenéticos de *Aspidoscelis*

Grupo	Especie	Especies parentales
<i>A. tessellata</i>	<i>A. tessellata</i>	<i>A. tigris marmorata</i> - <i>A. gularis septemvittata</i>
<i>A. tessellata</i>	<i>A. dixonii</i>	<i>A. tigris marmorata</i> - <i>A. gularis septemvittata</i>
<i>A. tessellata</i>	Complejo <i>A. neotesselata</i>	<i>A. tessellata</i> – <i>A. sexlineata</i>
<i>A. tessellata</i>	<i>A. neomexicana</i>	<i>A. tigris marmorata</i> - <i>A. inornata</i>
<i>A. cozumela</i>	<i>A. maslini</i>	<i>A. angusticeps</i> – <i>A. deppii</i>
<i>A. cozumela</i>	<i>A. cozumela</i>	<i>A. angusticeps</i> – <i>A. deppii</i>
<i>A. cozumela</i>	<i>A. rodecki</i>	<i>A. angusticeps</i> – <i>A. deppii</i>
<i>A. cozumela</i>	Especie <i>G</i>	<i>A. guttata</i> – <i>A. motaguae</i>
<i>A. sexlineata</i>	<i>A. exsanguis</i>	<i>A. inornata</i> – <i>A. costata barrancorum</i> – <i>A. gularis septemvittata</i> / <i>A. inornata</i> – <i>A. burti stictogramma</i> – <i>A. gularis scalaris</i> *
<i>A. sexlineata</i>	Complejo <i>A. uniparens</i>	<i>A. burti</i> - <i>A. inornata</i> ⁺
<i>A. sexlineata</i>	Complejo <i>A. flagellicauda</i>	<i>A. inornata</i> – <i>A. burti stictogramma</i> [^]
<i>A. sexlineata</i>	Complejo <i>A. sonorae</i>	<i>A. inornata</i> – <i>A. burti stictogramma</i> [^]
<i>A. sexlineata</i>	Complejo <i>A. opatae</i>	<i>A. inornata</i> – <i>A. burti stictogramma</i> [^]
<i>A. sexlineata</i>	Complejo <i>A. laredoensis</i>	<i>A. gularis</i> – <i>A. sexlineata</i>
<i>A. sexlineata</i>	<i>A. velox</i>	<i>A. burti stictogramma</i> - <i>A. inornata</i> ⁺

* Existen dos propuestas igualmente probables sobre el origen de *A. exsanguis*

⁺ *A. uniparens* y *A. velox* son complejos triploides con dos genomas de *A. inornata*

[^] *A. sonorae*, *A. opatae* y *A. flagellicauda* son complejos triploides con dos genomas de *A. burti stictogramma* (o posiblemente, *A. costata barrancorum*)

al., 2003) y diferencias a nivel de escutelación (Elizalde-Rocha, 2007).

A diferencia de lo que sucede en las especies antes mencionadas, varios de los complejos unisexuales de *Aspidoscelis*, exhiben variabilidad morfológica prácticamente nula (Parker y Selander, 1984). Existen varios taxones que a pesar de ser denominados como especies distintas, son difíciles de distinguir morfológicamente entre sí, dos ejemplos de esto son los complejos formados por *A. flagellicauda* – *A. sonorae* y *A. velox* – *A. uniparens* (Dessauer y Cole, 1989).

Aloenzimas

A nivel protéico, los lacertilios uniparentales de *Aspidoscelis* presentan una variabilidad relativamente alta, que ha sido revelada principalmente por análisis aloenzimáticos. Las aloenzimas son proteínas codificadas por un mismo locus y son observadas e identificadas gracias a su movilidad diferencial en un soporte de gel dentro de un campo eléctrico (Fontdevila y Moya, 1999).

Las aloenzimas presentan una herencia de tipo codominante, por lo que fueron de enorme importancia en la detección de las especies parentales de muchas de las formas partenogenéticas, pero durante muchos años fueron ampliamente utilizadas para establecer la variabilidad dentro de los complejos unisexuales (Dessauer y Cole, 1989).

Los estudios aloenzimáticos realizados con las especies unisexuales de *Aspidoscelis* y otros géneros, mostraron que este tipo de organismos exhibe la diversidad proteica más alta dentro de los vertebrados ($H = 0.24 - 0.5$; Fu et al., 1995) y que el genoma de las primeras está constituido por los complementos haploides de genes de dos o tres especies gonocóricas. Un estudio que incluyó a varias de las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* mostró la existencia de diversidad clonal en casi todas ellas. La mayor parte de las especies están integradas por clones con diferencias mínimas entre sí. *Aspidoscelis flagellicauda* es la especie en la que se detectó menor variabilidad, pues únicamente está constituida por dos clones, *A. neomexicana* y *A. uniparens* por tres, *A.*

exsanguis por cinco y *A. velox* y *A. sonora* por seis. La especie del género que mayor diversidad proteica presenta, es *A. tessellata*, pues las aloenzimas revelaron más de 10 clones dentro de este taxón. Un aspecto importante revelado por los estudios de aloenzimas, es que la variabilidad genética mostrada por prácticamente todas las especies unisexuales de *Aspidoscelis* se debe a mutaciones postformacionales (Dessauer y Cole, 1989).

Histocompatibilidad

Los análisis de histocompatibilidad (por medio de trasplantes de piel) se han utilizado ampliamente para evaluar la estructura genética de las especies unisexuales de lacertilios, debido a que permiten establecer diferencias genéticas mínimas entre los miembros de un complejo clonal (Abuhteba et al., 2000). Diversos estudios han mostrado que los injertos transplantados entre miembros de la misma especie gonocórica son rechazados en respuesta a diferencias en los genes del complejo mayor de histocompatibilidad (Cuellar y Smart, 1977; Zapata y Cooper, 1990), mientras que los estudios realizados en las especies unisexuales de vertebrados revelaron ausencia de respuesta inmune, y por lo tanto, homogeneidad genética entre los miembros de una misma especie (Hernández-Gallegos et al., 1998; Abuhteba et al., 2000; Hernández-Gallegos et al., 2003).

Los trasplantes realizados entre poblaciones de varias especies partenogénicas de *Aspidoscelis* separadas por varios kilómetros de distancia (250-650 km), han revelado la existencia de homogeneidad genética en varios taxones: *A. tessellata*, *A. neomexicana*, *A. velox*, *A. maslini*, *A. rodecki*, *A. laredoensis* (Maslin, 1967; Cuellar, 1976; Cordes et al., 1990; Cuellar y Wright, 1992; Hernández-Gallegos et al., 1998; Abuhteba et al., 2000; Hernández-Gallegos et al., 2003). Sólo mutaciones genéticas postformacionales de cierta magnitud, producen cambios genéticos que se manifiestan como rechazo de trasplantes en distinto grado (Abuhteba et al., 2000, 2001). El análisis de histocompatibilidad realizado en *A. laredoensis* (*sensu stricto*) mostró la existencia de un clon

dominante y la presencia de dos o tres clones más, entre los que se presentan diversos patrones de aceptación de injertos (Abuhteba et al., 2000). De manera general, los individuos pertenecientes al clon dominante, aceptan los trasplantes de los ejemplares de los otros clones, pero éstos pueden aceptar o no los trasplantes de los primeros. En la especie informalmente denominada como *A. "laredoensis"* B (LAR B), se presenta un patrón similar, el análisis de histocompatibilidad realizado con varias poblaciones de este taxón, mostró la existencia de cuatro clones crípticos entre los que se observan diversos patrones de aceptación de injertos (Abuhteba, 1990).

Por otra parte, el análisis de histocompatibilidad realizado entre dos de las especies del complejo *A. cozumela*: *A. maslini* y *A. cozumela* mostró la existencia de homogeneidad genética (100% de aceptación de injertos) entre estos dos taxones (Hernández Gallegos et al., 1998), que hasta 1995 fueron considerados como miembros de una misma especie (Taylor y Cooley, 1995).

Cariología

El estudio de los cariotipos, es decir, de los cromosomas característicos de una especie ordenados con base en su forma y tamaño, fue de gran utilidad en el establecimiento de la condición híbrida de las especies partenogénicas de *Aspidoscelis* y en la identificación de sus especies parentales (Lowe et al., 1970). Pero también ha sido de utilidad en la estimación de la diversidad clonal de varios complejos unisexuales (Fritts et al., 1969; Lowe et al., 1970; Cole, 1979; Manríquez-Morán, 2002).

El género *Aspidoscelis* esta integrado por cinco grupos, tres de los cuales (*sexlineata*, *tigris* y *deppii*) están constituidos por especies gonocóricas que son distinguibles a nivel morfológico, cariológico y molecular (Reeder et al., 2002). El análisis cromosómico de varias de las especies del género mostró que los integrantes de los grupos *sexlineata* y *tigris* presentaban un cariotipo diploide de 46 cromosomas, mientras que los integrantes del

grupo *deppii*, mostraban un número diploide de 52 (Lowe et al., 1970). Los otros grupos (*cozumela* y *tesselata*) están integrados exclusivamente por especies unisexuales con cariotipos que son el resultado de la combinación de los complementos haploides de las especies que hibridaron para darles origen: Grupo *sexlineata* x grupo *deppii* = grupo *cozumela* / grupo *sexlineata* x grupo *tigris* = grupo *tesselata*. El grupo *sexlineata* presenta también especies unisexuales que pueden tener dos o tres complementos haploides de los integrantes gonocóricos de este grupo (Cuadro 1).

Los cariotipos de las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* se caracterizan por ser diploides o triploides y altamente heteromórficos (Wright y Lowe, 1967; Dessauer y Cole, 1989; Abuhteba, 1990; Manríquez-Morán et al., 2000; Manríquez-Morán, 2002). Sin embargo, presentan poca variación intraespecífica (Cole, 1979; Dessauer y Cole, 1989), únicamente algunas especies con distribución amplia y/o hábitats heterogéneos presentan cariotipos variables: *A. maslini*, *A. sonorae* y *A. exsanguis* (Fritts, 1969; Lowe et al., 1970; Cole 1979; Manríquez-Morán, 2002). Un estudio realizado con las especies partenogenéticas de la Península de Yucatán y sus especies parentales mostró que los individuos de *A. maslini* de los alrededores de Champotón, Campeche, presentaban dos diferentes cariotipos con el mismo número de cromosomas ($2n = 47$; Fritts, 1969). El primero de ellos está constituido por el complemento haploide de las dos especies propuestas como parentales (*A. angusticeps* y *A. deppii*) y el segundo, es una modificación del mismo. Este último carecía del macrocromosoma metacéntrico proveniente de la especie del grupo *sexlineata* (*A. angusticeps*) y presentaba un cromosoma acrocéntrico más. Sin embargo, el análisis de seis poblaciones de esta especie mostró la existencia de un solo cariotipo dentro de este taxón, el híbrido resultante de la unión de los complementos haploides de *A. angusticeps* y *A. deppii*. Sólo los individuos de Cayo Norte, Quintana Roo, presentan cariotipos modificados con dos cromosomas acrocéntricos alargados

(Manríquez-Morán, 2002).

En *A. sonorae* (Lowe et al., 1970) y *A. exsanguis* (Cole, 1979), dos de las especies triploides del grupo *sexlineata*, se describieron distintos cariotipos que varían ligeramente entre sí y parecen haber surgido por rearrreglos cromosómicos en el cariotipo híbrido característico de las especies unisexuales de este grupo ($3n = 69$). En *A. sonorae* se describieron tres diferentes citotipos ($3n = 69$, $3n = 70$ y $3n = 71$) que parecen ser el resultado de fisiones cromosómicas, mientras que las fusiones y fisiones parecen ser responsables de los dos cariotipos observados en *A. exsanguis* ($3n = 70$ y $3n = 71$).

Las especies pertenecientes al grupo *tesselata* presentan también complementos diploides ($2n = 46$) o triploides ($3n = 69$), que pueden estar modificados en algunos de clones (Lowe et al., 1970).

DNA mitocondrial (mtDNA)

Los estudios con mtDNA han sido relevantes dentro de la biología evolutiva debido a que el DNA de la mitocondria es haploide, presenta una tasa de sustitución relativamente alta y una herencia de tipo materna (Moritz, 1994). Entre las formas partenogenéticas del género *Aspidoscelis* y sus especies parentales, estos análisis han sido de gran importancia porque además de evidenciar la diversidad existente dentro de los taxones unisexuales, han permitido conocer la dirección de los eventos de hibridación que les dieron origen (Avise, 2000).

La variación del mtDNA dentro y entre las especies unisexuales de lacertilios ha sido analizada utilizando los polimorfismos producidos por enzimas de restricción (Moritz et al., 1989a) y más recientemente, por secuenciación (Fu et al., 1999, 2000; Murphy et al., 2000; Manríquez-Morán, 2002). Diversos estudios en los que se emplearon endonucleasas de restricción, revelaron que las formas partenogenéticas de *Aspidoscelis* presentan bajos niveles de variación en su DNA mitocondrial (Densmore et al., 1989; Moritz et

al., 1989a, b; Moritz et al., 1992). *Aspidoscelis tessellata* es la especie del género que presentó el DNA más homogéneo (divergencia entre 0 y 0.43 %), mientras que los niveles de variación más altos encontrados con este método se presentaron en *A. uniparens* (0 – 0.69 %), *A. exsanguis* (0 – 0.74 %) y *A. velox* (0 – 0.74 %).

La secuenciación de mtDNA, se ha realizado únicamente en las especies del complejo *A. cozumela*: *A. maslini*, *A. cozumela* y *A. rodecki* (Manríquez-Morán, 2002) y al igual que los estudios con enzimas de restricción realizados en las otras especies unisexuales del género, este método reveló niveles bajos de divergencia en su DNA. El análisis de las secuencias parciales de los genes del citocromo b y la subunidad 4 de la NADH – deshidrogenasa (ND4) mostró divergencias del 0.09% al 0.45% entre las cinco poblaciones de *A. maslini* utilizadas, del 0.27% entre las dos poblaciones de *A. rodecki* analizadas y del 0% entre los individuos de *A. cozumela* (especie endémica de Isla Cozumel). El mismo estudio reveló, que esta última especie presenta el mismo haplotipo (0 % de divergencia) que los individuos de *A. maslini* de Puerto Morelos, población de donde parece haber surgido este taxón (Manríquez-Morán, 2002).

Taxonomía de las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis*

El tratamiento taxonómico de los complejos unisexuales de *Aspidoscelis* ha sido complicado, debido a varias cuestiones, principalmente a su origen híbrido y su reproducción clonal (Wright, 1993).

El trabajo taxonómico realizado con las formas uniparentales del género durante los años 1960's y principios de los 70's consistió en validar a las especies que se habían descrito antes de conocer la existencia de partenogénesis en *Aspidoscelis*: *A. cozumela*, *A. exsanguis*, *A. neomexicana*, *A. tessellata* y *A. velox*. Algunas de ellas fueron inicialmente descritas como subespecies de taxones gonocóricos y fueron elevadas al nivel de especie al ser descubierta su reproducción clonal (McCoy y Maslin, 1962).

Un aspecto relevante, es que con base en los trabajos morfológicos que se realizaron en esa época, se describieron por primera vez diversas subespecies para un taxón uniparental. Las formas partenogenéticas de la Península de Yucatán fueron identificadas como un complejo clonal por McCoy y Maslin (1962), quienes en un principio describieron a *A. cozumela* con dos subespecies: *A. c. cozumela* y *A. c. rodecki*. Posteriormente, Fritts (1969) elevó a *A. c. rodecki* al nivel de especie (*A. rodecki*) y separó a *A. cozumela* en dos subespecies más: *A. c. cozumela* y *A. c. maslini*. En otras especies (ej. *A. tessellata*), se detectó la existencia de diferentes clones, pero no se les dio reconocimiento formal (Walker, 1986). El trabajo taxonómico que se realizó en los años siguientes al descubrimiento de la partenogénesis en *Aspidoscelis*, se fundamentó en los estudios morfológicos que se llevaron a cabo con varios de los complejos unisexuales. De esta manera, los caracteres de coloración y escutelación fueron trascendentales en la descripción de nuevas especies clonales (*A. dixoni*, *A. flagellicauda*, *A. laredoensis*, *A. opatae*, *A. sonora* y *A. uniparens*), aunque también lo fueron, la distribución y ecología de las especies. Posteriormente, se obtuvo información adicional sobre el origen y la diversidad genética de varias de las especies partenogenéticas del género, y se realizaron nuevas propuestas sobre la taxonomía de varias de ellas.

En la década de los 1980's y principios de los 90's, se publicaron varios trabajos en los que se discutió la taxonomía de las formas unisexuales de lacertilios y se propusieron algunos criterios para delimitar a las especies clonales con origen híbrido (Cole, 1985; Frost y Wright, 1988; Cole, 1990; Echelle, 1990; Frost y Hillis, 1993). Con base en las características observadas en las especies partenogenéticas del género *Cnemidophorus* (*Aspidoscelis* + *Cnemidophorus*; Reeder et al., 2002), Cole (1985) propuso que “aquellos organismos similares en morfología, cariología, fenotipos de proteínas y que mostraran consistencia en su ecología y distribución” fueran considerados como miembros de una misma especie. Aunque

el criterio de ancestría de los taxones era trascendental en su propuesta, el autor planteó otros aspectos que debían tomarse en cuenta para delimitar a las especies partenogenéticas: a) Una población unisexual claramente distintiva y diagnosticable, debe ser reconocida como especie; b) Un taxón que se reproduce por partenogénesis y tiene origen híbrido, debe considerarse como una especie distinta a sus especies parentales; c) Las formas variantes de organismos partenogenéticos, deben ser tratados como clones divergentes de una misma especie; d) Las poblaciones de individuos partenogenéticos que difieran en ploidía, deben ser consideradas como especies distintas; e) Las poblaciones unisexuales que compartan a las mismas especies parentales, deben ser consideradas como miembros de una misma especie; y f) Poblaciones de especies partenogenéticas con un origen independiente, deben ser reconocidas como especies diferentes.

Dado que se sustentaba en las características observadas en diversas especies unisexuales de lacertilios, el trabajo de Cole (1985) parecía resolver varias de las controversias existentes en los complejos clonales. Sin embargo, esta propuesta sólo justificaba la existencia de taxones ya descritos. Además, varios de los criterios propuestos, eran contradictorios, ya que por una parte reconocía como una especie a cualquier grupo unisexual que fuera claramente diagnosticable y por otra, no reconocía como distintas a las entidades que surgían de hibridaciones de las mismas especies parentales (Walker, 1986). En los años subsecuentes, el trabajo de Cole (1985) recibió varias críticas. Frost y Wright (1988) publicaron un trabajo en el que señalaban que: a) El origen de un grupo histórico uniparental a partir de ancestros biparentales representa el origen de una nueva entidad, es decir, una especie nueva; b) Un grupo uniparental resultante de la hibridación entre un miembro de una especie unisexual y un macho de una especie gonocórica, debe ser reconocido como una especie triploide; y c) Linajes uniparentales divergentes dentro de un grupo uniparental mayor con el que comparten el mismo origen, deben ser denominados con el mismo nombre (forman una misma especie).

Uno de los aspectos más importantes de este trabajo fue el de considerar a los clones producidos por distintos eventos de hibridación como especies diferentes. Lo anterior ayudó a resolver las controversias existentes en algunos de los complejos clonales de *Aspidoscelis*.

Durante el siglo pasado y principios del presente, se realizaron diversos estudios que permitieron evaluar la diversidad clonal existente dentro de las especies partenogenéticas de *Aspidoscelis* y hacer nuevas propuestas sobre su sistemática. Los estudios cariológicos fueron trascendentales, ya que el reconocimiento de la existencia de clones con distinta ploidía en varios complejos permitió realizar la descripción de distintas especies (Walker et al., 1997; Taylor et al., 2003): *A. tessellata* (*sensu* Zweifel, 1965), fue dividida en tres especies, dos de ellas constituidas por clones diploides (*A. tessellata*, *sensu stricto* y *A. dixoni*) y otra integrada por clones triploides (*A. neotesselata*). Los estudios con aloenzimas y DNA mitocondrial sirvieron para detectar la variabilidad y por lo tanto, la existencia de diversos clones dentro de las especies unisexuales, pero tuvieron poco efecto en la taxonomía de las mismas. Uno de los trabajos más importantes fue el realizado con el mtDNA de las especies del complejo *A. cozumela* (Moritz et al., 1992) y sus especies parentales. Este trabajo mostró la existencia de diferencias mínimas entre los DNA's de *A. c. cozumela* y *A. c. maslini*, y gracias a esto, los autores propusieron seguir considerándolas como subespecies de un mismo taxón. El estudio de histocompatibilidad realizado posteriormente (Hernández-Gallegos et al., 1998) reveló una isogenicidad del 100% y por lo tanto, un mismo origen para los dos taxones. Con base en estos resultados, los autores decidieron sinonimizarlos y reconocerlos como miembros de una misma especie: *A. cozumela*. En contraste, el análisis con transplantes de piel realizado entre los integrantes del complejo *A. laredoensis* mostró la existencia de histoincompatibilidad entre los miembros de LAR A y LAR B, y por lo tanto, un origen independiente para cada uno de los dos grupos (Abuhteba et al., 2001). Por lo que con base en

estos resultados y la diagnosticabilidad de los dos complejos, los autores decidieron conservar el nombre de *A. laredoensis* para denominar a LAR A y propusieron describir a LAR B como una nueva especie.

A pesar de todas las propuestas existentes, aún no existe un criterio o un concepto universal que resuelva las incongruencias que presentan las especies unisexuales de vertebrados a nivel taxonómico. Ante la diversidad de opiniones sobre la definición de una especie uniparental, Echelle (1990) propuso al concepto filogenético de especie (*sensu* Cracraft, 1987) como un concepto universal, que puede aplicarse a las especies unisexuales de origen híbrido. Una de las ventajas de este concepto, es que permite el reconocimiento de especies unisexuales producidas postformacionalmente de una forma partenogenética preexistente. Con base en esta propuesta, Taylor y Cooley (1995) elevaron a nivel de especie a las dos subespecies de *A. cozumela* (*A. c. cozumela* y *A. c. maslini*), al considerar que presentaban suficiente diferenciación morfológica. Esta propuesta fue apoyada más tarde por Manríquez-Morán et al. (2000), quienes encontraron diferencias cariológicas entre los dos taxones. Los autores proponen su reconocimiento como dos especies distintas, a pesar de su origen compartido.

Recientemente Taylor et al. (2005) sugirieron utilizar el concepto evolutivo de especie (Wiley y Mayden, 2000), por considerarlo adecuado para resolver la historia evolutiva de las especies del género y por ser un concepto que permite el reconocimiento de clones originados *de novo* (hibridación) o bien, de aquellos originados por evolución divergente (cladogénesis). Estos autores utilizaron el concepto para evaluar la situación taxonómica de *A. maslini* – *A. cozumela* y de los distintos clones de *A. tessellata* y concluyeron que las especies del complejo *A. cozumela* deben tener un reconocimiento formal, mientras que los clones de *A. tessellata*, únicamente pueden ser considerados como formas divergentes de dicho taxón.

Aunque se han tenido avances, en la taxonomía

de las especies uniparentales de *Aspidoscelis*, aún hace falta el análisis detallado de la diversidad presente en muchos de los complejos y la unificación de criterios para determinar el número real de especies partenogenéticas dentro del género.

Agradecimientos.— A Irene Goyenechea y los revisores del trabajo por las sugerencias para mejorar el escrito.

LITERATURA CITADA

- Abuhteba, R. M. 1990. Clonal diversity in the parthenogenetic whiptail lizard, *Cnemidophorus* “*laredoensis*” complex (Sauria: Teiidae), as determined by skin transplantation and karyological techniques. Tesis Doctoral, New Mexico State University, USA.
- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. 2000. Genetic homogeneity based on skin histocompatibility and the evolution and systematics of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis* (Sauria: Teiidae). *Canadian Journal of Zoology* 78: 895-904.
- Abuhteba, R. M., J. M. Walker y J. E. Cordes. 2001. Histocompatibility between clonal complexes A and B of parthenogenetic *Cnemidophorus laredoensis*: evidence from separate hybrid origins. *Copeia* 2001: 262-266.
- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press. U. S. A.
- Cole, C. J. 1979. Chromosome inheritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles. *The Journal of Heredity* 70:95-102.
- . 1985. Taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin. *Systematic Zoology* 34: 359-363.

- . 1990. When is an individual not a species? *Herpetologica* 46:104–108.
- Cordes, J. E., J. M. Walker, J. F. Scudday y R. M. Abuhteba. 1990. Genetic homogeneity in geographically remote populations of parthenogenetic *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). *Texas Journal of Science* 42:303-305.
- Cracraft, J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and Philosophy* 2: 329-346.
- Cuellar, O. 1976. Intraclonal histocompatibility in a parthenogenetic lizard: Evidence of genetic homogeneity. *Science* 193:150-153.
- . 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biographica* 70:1-13.
- Cuellar, O. y C. Smart. 1977. Analysis of histoincompatibility in a natural population of the bisexual whiptail lizard *Cnemidophorus tigris*. *Transplantation* 24:127-133.
- Cuellar, O. y J. W. Wright. 1992. Isogenicity in the unisexual lizard *Cnemidophorus velox*. *Compte-rendus des Séances de la Société de Biogéographie* 68:157-160.
- Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzel. 1985. Parthenogenesis in reptiles. Pp. 412–526. *En* C. Gans y F. Billet (eds.), *Biology of the Reptilia*. Wiley Interscience, New York.
- Dawley, R. M. 1989. An introduction to the unisexual vertebrates. Pp. 1-18. *En* R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Densmore, L. D., C. Moritz, J. W. Wright y W. M. Brown. 1989. Mitochondrial DNA and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus* (Teiidae: Reptilia): Nine *sexlineatus* group parthenoforms. *Evolution* 43:969-983.
- Dessauer, H. C. y C. J. Cole. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. Pp 49–71. *En* R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Echelle, A. A. 1990. Nomenclature and non-Mendelian (“clonal”) vertebrates. *Systematic Zoology* 39:70–78.
- Elizalde-Rocha, S. P. 2007. Evolución y sistemática de las lagartijas partenogenéticas del género *Aspidoscelis* (Squamata: Teiidae) de la Península de Yucatán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México.
- Fontdevila, A. y A. Moya. 1999. La variabilidad genética: Origen, detección y medida. Pp. 39-82. *En* *Introducción a la genética de poblaciones*. Editorial Sínteis. España.
- Fritts, T. H., 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia* 1969:519-535.
- Frost, D. R. y D. M. Hillis. 1993. Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica* 46:87-104.
- Frost, D. R. y J. W. Wright. 1988. The taxonomy of uniparental species, with special reference to parthenogenetic *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae). *Systematic Zoology* 37: 202–209.
- Fu, J., R. D. McCulloch, L. A. Kupriyanova, E. S. Roitberg, T. M. Sokolova y R. W. Murphy. 1995. Genetic and morphological differentiation among Caucasian rock lizards of the *Lacerta caucasica* complex. *Russian Journal of Herpetology* 2:36-42.
- Fu, J., R. W. Murphy e I. S. Darevsky. 1999. Limited genetic variation in *Lacerta mixta* and its parthenogenetic daughter species: Evidence from cytochrome b and ATPase 6

- gene DNA sequences. *Genetica* 105:227–231
- Fu, J., R. W. Murphy e I. S. Darevsky. 2000. Divergence of the cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: Evidence for recent multiple origins. *Copeia* 432-440.
- Hernández-Gallegos, O., N. L. Manríquez-Morán, F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatan Peninsula of México. *Biogeographica* 74:117-124.
- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y O. Cuellar. 2003. Genetic homogeneity between populations of *Aspidoscelis rodecki*, a parthenogenetic lizard from Yucatán Peninsula. *Journal of Herpetology* 37:527-532.
- Lee, J. C. 2000. A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world: The lowlands of Mexico, northern Guatemala, and Belize. Cornell University Press. USA.
- Lowe C. H., J. W. Wright, C. J. Cole y R. L. Bezy. 1970. Natural hybridization between the teiid lizards *Cnemidophorus sonora* (parthenogenetic) and *Cnemidophorus tigris* (bisexual). *Systematic Zoology* 19:114-127.
- Lynch, M. y W. Gabriel. 1983. Phenotypic evolution and parthenogenesis. *The American Naturalist* 122:745-764.
- McCoy C. J. y T. P. Maslin. 1962. A review of the teiid lizard *Cnemidophorus cozumelus* and the recognition of a new race, *Cnemidophorus cozumelus rodecki*. *Copeia* 1962:620-627.
- MacCulloch, R. D., R. W. Murphy, L. A. Kupriyanova, I. S. Darevsky y F. D. Danielyan. 1995. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome* 38:1057–1060.
- Manríquez-Morán, N. L., 2002. Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). Tesis de Doctorado, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Manríquez-Morán, N. L., M. Villagrán-Santa Cruz y F. R. Méndez-de la Cruz. 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology* 34:634-637.
- Maslin, T. P., 1967. Skin grafting in bisexual teiid lizard *Cnemidophorus sexlineatus* and the unisexual *C. tessellatus*. *Journal of Experimental Zoology* 166:137-149.
- Moritz, C. 1994. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: A critical review. *Molecular Ecology* 3:401-411.
- Moritz, C., W. M. Brown, L. D. Densmore, J. W. Wright, D. Vyas, S. Donnellan, M. Adams y P. Baverstock. 1989a. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). Pp. 87–112. En R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Moritz, C., J. W. Wright, y W. M. Brown. 1989b. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus* (Teiidae: Reptilia): *C. velox* and *C. exsanguis*. *Evolution* 43:958-968.
- Moritz, C., J. W. Wright, V. Singh y W. M. Brown. 1992. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*. V. The *cozumela* species group. *Herpetologica* 48:417-424.

- Murphy, R. W., I. S. Darevsky, R. D. MacCulloch, J. Fu, L. A. Kupriyanova, D. E. Upton y F. D. Danielyan. 1997. Old age, multiple formations of genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacerta dahli*. *Genetica* 101:125-130.
- Murphy, R. W., J. Fu, R. D. MacCulloch, I. S. Darevsky y L. A. Kupriyanova. 2000. A fine line between sex and unisexuality: The phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:527-549.
- Parker, E. D. y R. K. Selander. 1984. Low clonal diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 40:245-252.
- Parker, E. D., J. M. Walker y M. A. Paulissen. 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. Pp. 72-86. *En* R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Reeder, T. W. C. J. Cole y H. C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365:1-61.
- Taylor, H. L., C. J. Cole, H. C. Dessauer y E. D. Parker. 2003. Congruent patterns of genetic and morphological variation in the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis tessellata* (Squamata: Teiidae) and the origins of color pattern classes and genotypic clones in eastern New Mexico. *American Museum Novitates* 3424:1-40.
- Taylor, H. L. y C. R. Cooley. 1995. A multivariate analysis of morphological variation among parthenogenetic teiid lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Herpetologica* 51:67-76.
- Taylor, H. L., J. M. Walker, J. E. Cordes y G. J. Manning. 2005. Application of the evolutionary species concept to parthenogenetic entities: Comparison of postformational divergence in two clones of *Aspidoscelis tessellata* and between *Aspidoscelis cozumela* and *Aspidoscelis maslini* (Squamata: Teiidae). *Journal of Herpetology* 39:266-277.
- Vrijenhoek, R. C., R. M. Dawley, C. J. Cole y J. P. Bogart. 1989. A list of known unisexual vertebrates. Pp. 19-23. *En* R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York State Museum Bulletin 466, New York.
- Walker, J. W. 1986. The taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin: Cloned hybrid populations of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Systematic Zoology* 35:427-440.
- Walker, J. W., J. E. Cordes y H. L. Taylor. 1997. Parthenogenetic *Cnemidophorus tessellatus* complex (Sauria: Teiidae): A neotype for diploid *C. tessellatus* (Say, 1823), redescription of the taxon, and description of a new triploid species. *Herpetologica* 53:233-259.
- Wiley, E. O. y R. L. Mayden. 2000. The evolutionary species concept. Pp. 70-89. *En* Q. D. Wheeler y R. Meier (eds.), *Species concepts and phylogenetic theory*. Columbia University Press. U. S. A.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. Pp. 27-81. *En* J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.), *Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, U. S. A.
- Wright, W. J. y C. H. Lowe. 1967. Evolution of the allopolyploid parthenospecies *Cnemidophorus tessellatus* (Say). *Mammalogy Chromosome Newsletter* 8:95-96.

Zapata, A. G. y E. L. Cooper. 1990. Development, structure and organization of immune system. *En*: The immune system: comparative histophysiology. John Wiley & Sons.

Zweifel, R. G. 1965. Variation in and distribution of the unisexual lizard, *Cnemidophorus tesselatus*. American Museum Novitates 2235:1-49.