



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Patrones de escutelación en el complejo
Aspidoscelis cozumela: variación y asimetría
fluctuante**

T E S I S

Que para obtener el título de:

BIÓLOGO

Presenta:

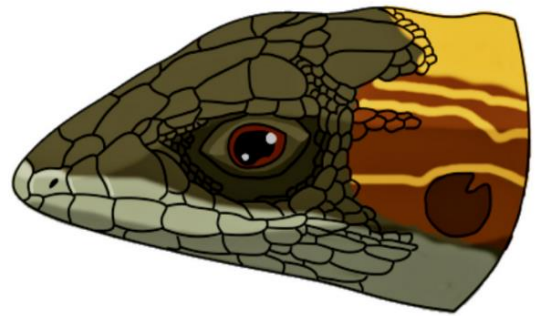
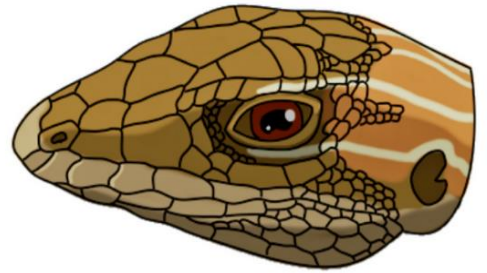
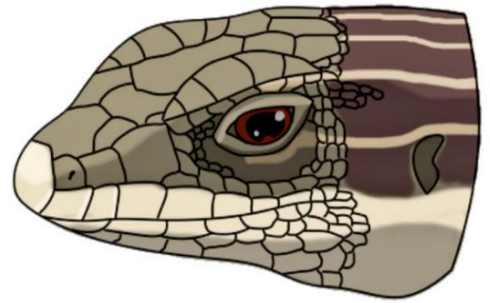
ERIKA ADRIANA REYES VELÁZQUEZ

**Asesor: DR. OSWALDO HERNÁNDEZ
GALLEGOS**

**Coasesor: M. en C. ALDO GÓMEZ
BENITEZ**



Toluca de Lerdo, Estado de México mayo 2021



ÍNDICE

RESUMEN

INTRODUCCIÓN

ANTECEDENTES

Variación en lagartijas partenogenéticas

Variación morfológica: partenogenéticas vs gonocóricas

Partenogénesis y asimetría fluctuante

JUSTIFICACIÓN

OBJETIVOS

Objetivo general

Objetivos particulares

MATERIAL Y MÉTODOS

Toma de datos

Evaluación de la variación morfológica

Evaluación de la asimetría fluctuante

RESULTADOS

Variación morfológica

Comparación por modo reproductor

Comparación entre especies

Asimetría fluctuante

Comparación por modo reproductor

Comparación entre especies

DISCUSIÓN

Variación morfológica

Asimetría fluctuante

CONCLUSIONES

GLOSARIO

LITERATURA CITADA

ANEXOS

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Estudios clave de variación morfológica: comparación entre especies gonocóricas y partenogenéticas.

Cuadro 2. Análisis de Levene de variación morfológica por modo reproductor.

Cuadro 3. Análisis univariado de Levene de variación morfológica por modo reproductor.

Cuadro 4. Análisis de Levene de variación morfológica entre especies.

Cuadro 5. Comparaciones de las varianzas de Levene del CP1 entre especies.

Cuadro 6. Comparaciones de las varianzas de Levene del CP2 entre especies.

Cuadro 7. Análisis de Levene de variación morfológica entre especies.

Cuadro 8. Prueba de Mann-Whitney para los CP1 y CP2 por modo reproductor.

Cuadro 9. Prueba de Mann-Whitney por modo reproductor.

Cuadro 10. Medianas de los índices de asimetría por modo reproductor.

Cuadro 11. Prueba de Kruskal-Wallis entre especies para el CP1 y CP2.

Cuadro 12. Prueba univariada de Kruskal-Wallis entre especies.

Cuadro 13. Medianas de los índices de asimetría entre especies.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de los tres tipos de reproducción clonal.

Figura 2. Origen del complejo *Aspidoscelis cozumela*.

Figura 3. Distribución de las especies partenogenéticas del complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies parentales en la Península de Yucatán.

Figura 4. Localidades de colecta de los organismos.

Figura 5. Características de escutelación evaluadas en los análisis de variación y asimetría de las lagartijas partenogenéticas y gonocóricas de la Península de Yucatán.

Figura 6. Gráfico de componentes principales de variación por modo reproductor y por especies.

Figura 7. Gráfico de componentes principales de asimetría fluctuante por modo reproductor y por especies.

Figura 8. Esquema de partenogénesis obligada.

Figura 9. Gráfico de variación morfológica de varianzas entre especies.

RESUMEN

La partenogénesis es una forma de reproducción clonal cuyo origen más aceptado es la hibridación. Debido a la reproducción clonal, las especies partenogenéticas y gonocóricas difieren en su variabilidad morfológica, siendo las especies partenogenéticas las que presentan una menor variación fenotípica. El complejo *Aspidoscelis cozumela* (*A. maslini*, *A. rodecki* y *A. cozumela*) se originó a partir de la hibridación entre una hembra de *A. angusticeps* y un macho de *A. deppii* seguido de una divergencia post-formacional. Se midieron 9 características de escutelación utilizadas en la diagnóstico del complejo *A. cozumela* en 107 lagartijas [tres especies partenogenéticas: *A. maslini* (n=29), *A. cozumela* (n=21) y *A. rodecki* (n=18); y dos especies gonocóricas: *A. angusticeps* (n=22) y *A. deppii* (n=17)]. Se comparó de forma univariada y multivariada las diferencias en variación y asimetría fluctuante entre especies y modos reproductores. Los resultados muestran que existe una diferencia estadísticamente significativa en la variación del patrón de escutelación, siendo las especies partenogenéticas menos variables; en cuanto a la asimetría fluctuante no se encontró diferencias estadísticamente significativas entre lagartijas partenogenéticas y gonocóricas. Estos resultados, al igual que en trabajos previos, muestran que las especies partenogenéticas presentan menor variación morfológica en su patrón de escutelación, asimismo, estos resultados sugieren que, independientemente del modo reproductor, las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* son igualmente susceptibles al estrés ambiental que sus especies gonocóricas relacionadas, que se ve perfectamente reflejada en su simetría bilateral.

INTRODUCCIÓN

La reproducción sexual es el modo reproductor predominante en eucariontes, esto es especialmente cierto en vertebrados, y es considerado uno de los principales impulsores de la evolución (Maynard, 1978). La fusión de gametos recombinantes de organismos gonocóricos durante la reproducción sexual es esencial para la capacidad de adaptación, evitando la acumulación de mutaciones deletéreas (Muller, 1964) la sexualidad puede originar variabilidad genética en una población, no obstante, a lo largo de la historia, se han originado linajes que están formados por un solo sexo y se reproducen de forma asexual (Cuellar, 1971).

La reproducción asexual se ha documentado en menos del 0.1% de todas las especies de vertebrados (Sinclair *et al.*, 2010), esta se divide en tres tipos: hibridogénesis (reproducción semiclona en la que la mitad femenina del genoma pasa intacta a la siguiente generación después de la fecundación), ginogénesis (reproducción en presencia de espermatozoides, pero sin fecundación del óvulo) y partenogénesis (Sinclair *et al.*, 2010; Avise *et al.*, 1992; Figura 1). La hibridogénesis y la ginogénesis se han documentado en peces y anfibios, y los clones de hembras dependen hasta cierto punto de los machos de una especie bisexual estrechamente relacionada (Sinclair *et al.*, 2010).

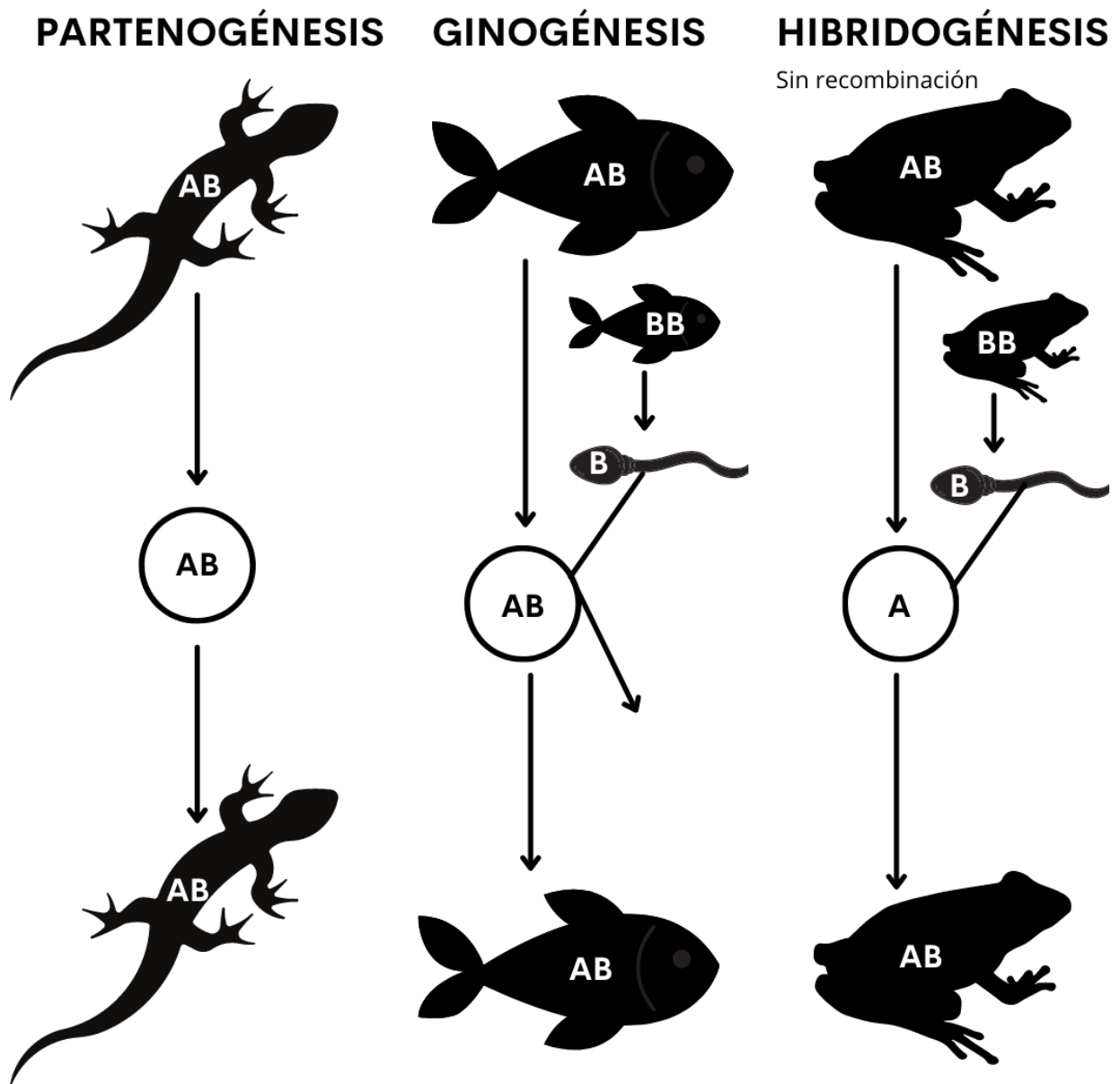


Figura 1. Esquema de los tres tipos de reproducción clonal. Rediseñado de Avise (1992).

La partenogénesis ocurre principalmente en reptiles escamados, la ginogénesis en peces y la hibridogénesis en anfibios (principalmente anuros).

La partenogénesis, o nacimiento virginal, es un tipo de reproducción asexual en el cual las hembras se clonan así mismas sin ninguna contribución de machos gracias a que el óvulo se desarrolla sin haber sido fecundado (Darevsky *et al.*, 1985). Entre los vertebrados, la verdadera partenogénesis solo se conoce en reptiles escamosos, sin embargo, también se ha documentado en elasmobranquios, como *Aetobatus narinari*, *Cephaloscyllium ventriosum*, *Chiloscyllium plagiosum*, *Triaenodon obesus*, *Sphyrna tiburo*, y aves, como *Meleagris gallopavo*, *Coturnix chinensis*, *Taeniopygia guttata* (Sinclair *et al.*, 2010; Normank y Kirkendall, 2009; Feldheim *et al.*, 2017; Harmon *et al.*, 2016; Ramachandran y McDaniel, 2018; Darevsky *et al.*, 1985). Históricamente se han propuesto dos teorías sobre el origen de la partenogénesis: un origen espontáneo y otro por hibridación interespecífica (Avisé *et al.*, 1992; Darevsky, 1992; Vrijenhoek, 1989). La teoría del origen espontáneo postula que la pérdida de la reproducción sexual es a través de la acumulación de mutaciones espontáneas, dicha teoría actualmente solo ha sido documentada en lagartijas del género *Lepidophyma*: *Lepidophyma reticulatum* y *Lepidophyma flavimaculatum* (Sinclair *et al.*, 2010). Por el contrario, la teoría de origen híbrido señala que dos especies gonocóricas hibridan y de esta hibridación resultan descendientes viables partenogenéticos (Sinclair *et al.*, 2010). La segunda teoría ocurre en la mayoría de casos.

Entre las especies partenogenéticas se reconocen dos tipos evolutivamente divergentes de partenogénesis: obligados y facultativos (Lampert, 2008). La partenogénesis obligada se caracteriza porque las hijas son genéticamente idénticas a la madre y hay ausencia de cualquier contribución paternal; la partenogénesis obligada ocurre principalmente en lagartijas cuyas poblaciones están constituidas exclusivamente por hembras (Darevsky *et al.*, 1985). La partenogénesis facultativa ocurre cuando un organismo típicamente sexual se

reproduce sin aparearse, la descendencia puede o no ser clon diploide. La partenogénesis facultativa se ha documentado en una gran variedad de lagartijas y serpientes en cautiverio como *Varanus komodoensis*, *Eunectes murinus*, *Boa constrictor*, *Python regius*, *Acrochordus orafurae*, *Thamnophis elegans vagrans*, *Crotalus horridus*, *Crotalus viridis*, *Agkistrodon contortrix*, *Ophiophagus hannah* (Watt *et al.*, 2006; O'Shea, 2016; Booth *et al.*, 2010; Booth *et al.*, 2014; Jordan *et al.*, 2015; Schuett *et al.*, 1997; Schuett *et al.*, 1998; Card *et al.*, 2021). Solo se han documentado 2 casos en poblaciones naturales (Género *Agkistrodon*; Booth *et al.*, 2012), se cree que pudo haberse originado como un mecanismo sexual alternativo dependiendo de la disponibilidad de una pareja (Watt *et al.*, 2006).

A pesar de que las especies partenogenéticas se reproducen clonalmente, varios estudios indican que gran parte de ellas presentan cierto grado de variación genética (MacCulloch *et al.*, 1995; Fujita y Moritz, 2009), y en comparación con sus especies gonocóricas parentales las especies partenogenéticas de lagartijas son las que presentan menor variación a nivel morfológico (Avice *et al.*, 1992; Parker y Selander, 1984; Zweifel, 1965). Existen varias especies que presentan diferencias en tamaño y patrones de coloración y escutelación (Parker *et al.*, 1989; Hernández Gallegos *et al.*, 1998; Manríquez Morán, 2002; Hernández-Gallegos *et al.*, 2003; Abramjan *et al.*, 2019). Las especies partenogenéticas generalmente se consideran efímeras a lo largo del tiempo evolutivo debido a la acumulación de mutaciones deletéreas, la falta de variabilidad genética y la incapacidad de adaptarse al entorno cambiante, dicho estrés genético y ambiental se puede ver reflejado en el fenotipo de los organismos clonales (Lynch y Gabriel, 1983). Estudios realizados en varias especies de lagartijas partenogenéticas demuestran que estos organismos presentan una sensibilidad alta a los factores ambientales y una variación fenotípica de magnitud similar a la que presentan

las especies gonocóricas (Lynch y Gabriel, 1983). Dicha sensibilidad se puede ver reflejada en la asimetría fluctuante, siendo esta una medida de las pequeñas desviaciones al azar que ocurren entre el lado izquierdo y derecho de rasgos bilateralmente simétricos (Benítez y Parra, 2011). El estudio de AF, por su simplicidad de manejo y rapidez en la obtención de resultados, se ha convertido en un foco de interés para la biología ya que es una aproximación práctica para medir la inestabilidad en el desarrollo consecuencia de la presión ambiental.

Aunque representan solo el 0.6% de la diversidad de lagartijas y serpientes, los linajes partenogenéticos obligados han surgido de forma independiente varias veces en nueve familias: Agamidae, Chamaeleonidae, Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Lacertidae, Scincidae, Teiidae, Xantusiidae, y Typhlopidae (Darevsky, 1992; Kearney *et al.*, 2009; Neaves y Baumann, 2011; Sites *et al.*, 2011). Actualmente se conocen más de 40 especies de lagartijas partenogenéticas siendo las lagartijas cola de látigo o huicos (*Aspidoscelis*) y lagartijas de roca (*Darevskia*) los más estudiados. La mayor diversidad de especies de lagartijas partenogenéticas ocurre en la familia Teiidae con 4 géneros con especies partenogenéticas, siendo el género *Aspidoscelis* el que posee mayor diversidad de especies partenogenéticas (Reeder *et al.*, 2002; Wright, 1993).

En México existen 10 especies partenogenéticas del género *Aspidoscelis* (Flores-Villela, 1993). El complejo *Aspidoscelis cozumela* (*Aspidoscelis maslini*, *Aspidoscelis rodecki* y *Aspidoscelis cozumela*; Figura 2) de lagartijas partenogenéticas de la Península de Yucatán (Figura 3) se originó a partir de la hibridación entre individuos de *Aspidoscelis angusticeps* (ancestro materno) y *Aspidoscelis deppii* (ancestro paterno) originando a 2 especies híbridas: *Aspidoscelis rodecki* y *Aspidoscelis maslini*, esta última originó a la especie *Aspidoscelis cozumela* como resultado de divergencia postformacional consecuencia de cambios

citogenéticos y morfológicos (Manríquez *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002; Taylor y Cooley, 1995).

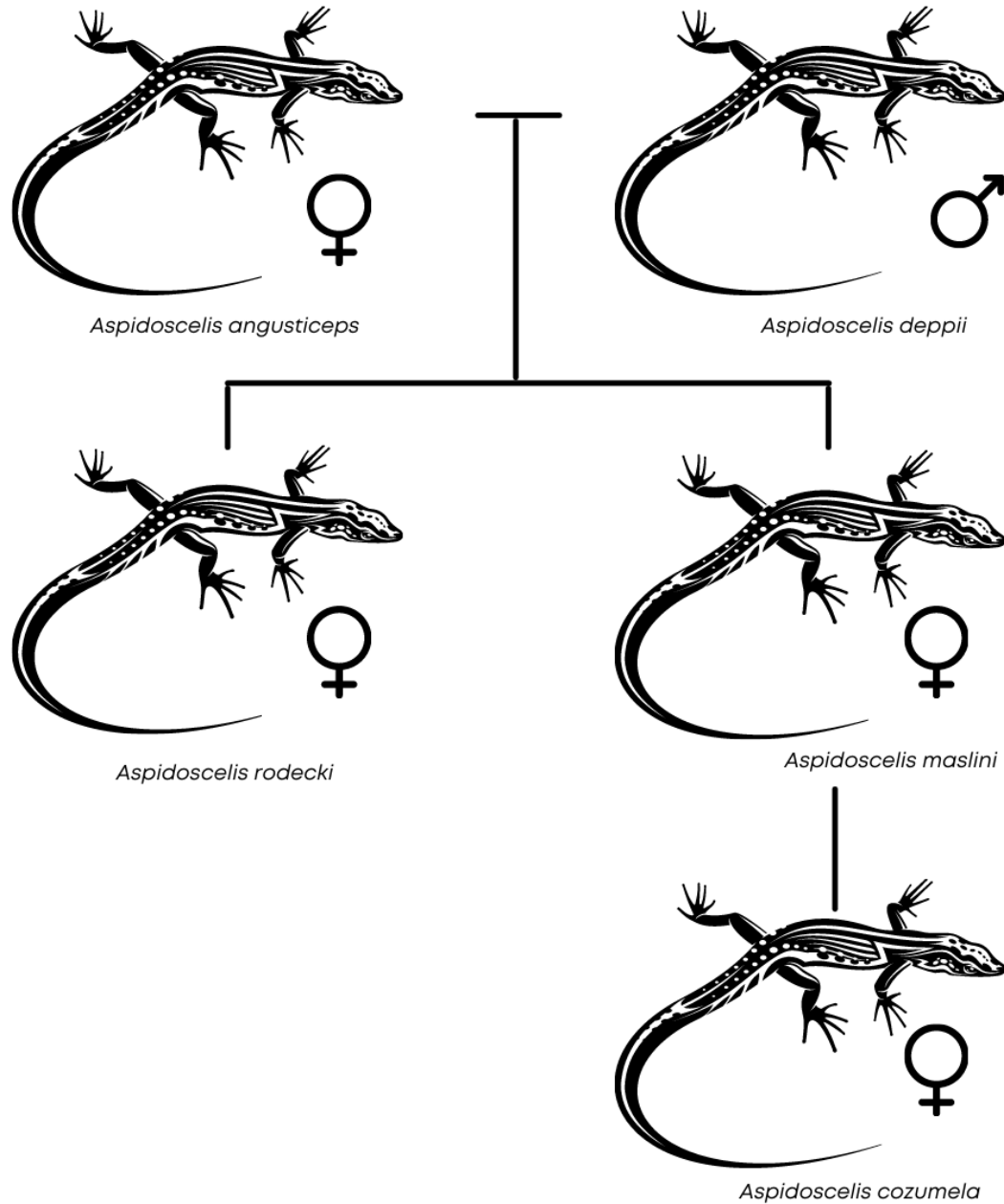


Figura 2. Origen del complejo *Aspidoscelis cozumela*. El complejo *Aspidoscelis cozumela* de lagartijas partenogenéticos de la península de Yucatán se originó a partir de la hibridación entre individuos de *Aspidoscelis angusticeps* (materno) y *Aspidoscelis deppii* (paterno) seguido de divergencia clonal postformacional.

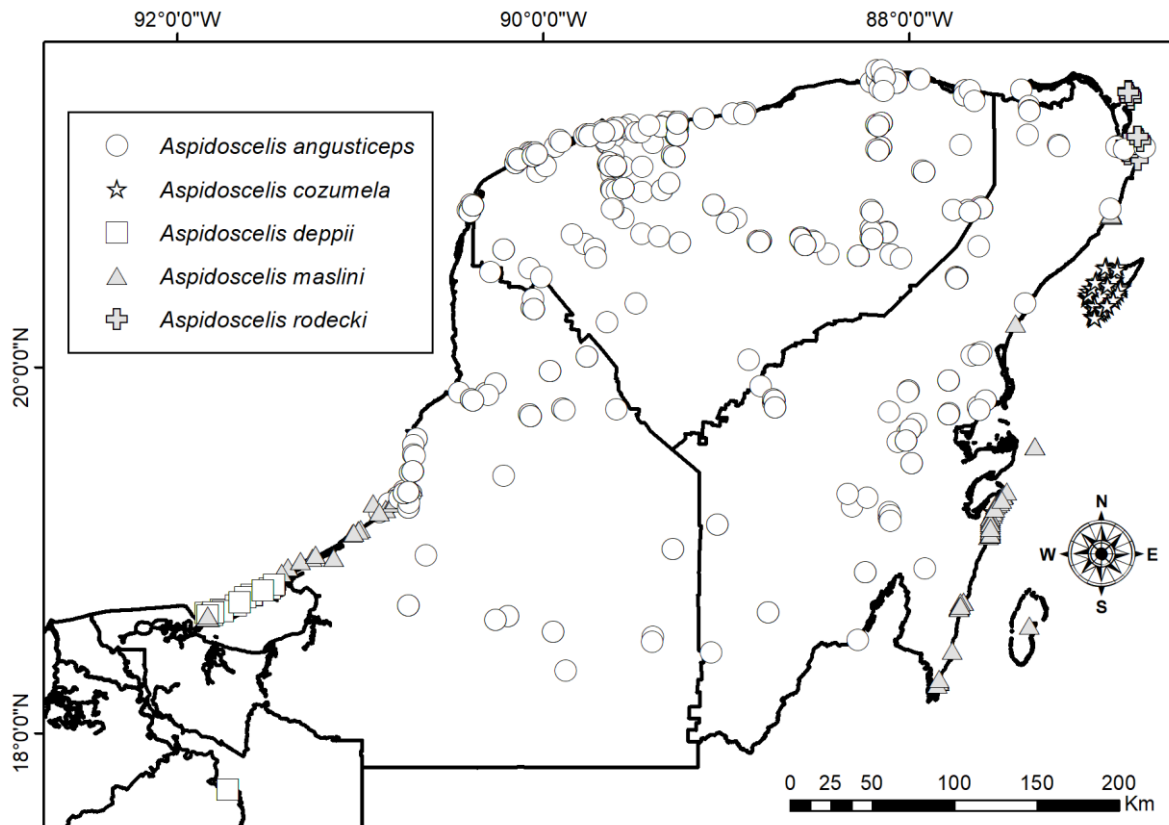


Figura 3. Distribución de las especies partenogenéticas del complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies parentales en la Península de Yucatán.

ANTECEDENTES

A pesar de su rareza, las especies partenogenéticas continúan siendo excepcionales modelos de estudio para investigar el efecto de la asexualidad, en parte debido a una fascinación por lo extraño y novedoso, pero también por el reconocimiento de que la excepción proporciona un punto de vista desde el cual evaluar la normalidad (Sinclair *et al.*, 2010; Dawley y Bogart 1989; Kearney *et al.*, 2009).

Variación en lagartijas partenogenéticas

La partenogénesis es considerada una novedad evolutiva y desde su descubrimiento se ha planteado la hipótesis de que las consecuencias de la reproducción clonal (falta de diversidad genética y acumulación de mutaciones deletéreas) podrían conducir a una extinción temprana de los linajes asexuales (Fujita *et al.*, 2020).

Es bien sabido que la reproducción clonal junto con el origen híbrido de las especies partenogenéticas ocasionan baja variabilidad genética (Avice *et al.*, 1992; Dessauer y Cole, 1989). En un estudio realizado Parker *et al.* (1989) demostraron que la variabilidad genética presente en especies partenogenéticas es producida principalmente por mutaciones. Manríquez Morán (2002) demostró, con base en estudios morfológicos, cariológicos, histocompatibilidad y de DNA, que la principal fuente de variación es la mutación de tipo postformacional. En cuanto a la variación morfológica, Parker y Selander (1984) demostraron que las especies partenogenéticas presentan escasa variación morfológica respecto a sus especies gonocóricas relacionadas. Los estudios realizados a la fecha concluyen que la variación en las especies partenogenéticas depende de factores filogenéticos

y ecológicos (Hernández-Gallegos *et al.*, 1998; Hernández-Gallegos *et al.*, 2010; Parker y Selander, 1984).

Variación morfológica: especies partenogenéticas vs especies gonocóricas

Como se mencionó anteriormente, las mutaciones deletéreas se acumulan irreversiblemente en las especies partenogenéticas a través de las generaciones, reduciendo la aptitud de los individuos y eventualmente conduciendo a la extinción de una población (esta acumulación irreversible de mutaciones en una población asexual se conoce como Muller's ratchet o trinquete de Muller; Muller, 1964). Por el contrario, la recombinación en especies gonocóricas reduce el desequilibrio de ligamiento, lo que aumenta el tamaño efectivo de la población de genes ligados y, por lo tanto, permite que la selección elimine de manera más eficaz las mutaciones deletéreas, evitando el Muller's ratchet. Se han realizado diversos estudios en los que se compara la variación de ambos modos reproductores (Cuadro 1). Zweifel (1965), al llevar a cabo una comparación de la variación morfológica en especies partenogenéticas y gonocóricas, concluyó que las diferencias en variación entre poblaciones son una consecuencia de los modos de reproducción. Es decir, como resultado de la recombinación las especies gonocóricas, son genética y fenotípicamente más diversas que las partenogenéticas. Del mismo modo en un estudio reciente, Abramjan *et al.* (2019) observó una mayor variación en especies gonocóricas en relación con especies partenogenéticas. Hernández Gallegos *et al.* (2010) mencionan algunos ejemplos que muestran diferencias significativas entre modos reproductivos no solo en morfología, sino también en fisiología, reproducción y ecología.

Cuadro 1. Estudios clave de variación morfológica: comparación entre especies gonocóricas y partenogenéticas.

Autor	Estudio	Especies
Zweifel, 1965	Por la recombinación, las especies gonocóricas son genética y fenotípicamente más diversas que las partenogenéticas.	<i>Aspidoscelis tessellatus</i> .
Medica, 1967	Diferencias de tamaño entre especies partenogenéticas y sus especies parentales relacionadas.	<i>Aspidoscelis neomexicana</i> , <i>Aspidoscelis exsanguis</i> , <i>Aspidoscelis tigris</i> y <i>Aspidoscelis inornatus</i> .
Fritts, 1969	La influencia de la reproducción partenogenética en la variación intra e inter poblacional hace menos variables a las especies clonales en comparación con las sexuales.	Complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i> .
Lowe <i>et al.</i> , 1970	Demuestra que los híbridos se parecen fenotípicamente más al ancestro materno.	<i>Aspidoscelis tigris</i> .
Schall, 1978	No se observaron diferencias entre las especies gonocóricas y partenogenéticas. Las especies partenogenéticas pueden parecerse a una de sus especies gonocóricas relacionadas.	<i>Aspidoscelis tigris</i> , <i>Aspidoscelis tessellatus</i> , <i>Aspidoscelis gularis</i> , <i>Aspidoscelis exsanguis</i> y <i>Aspidoscelis inornatus</i> .

Lynch y Gabriel, 1983	Las especies clonales presentan variación fenotípica similar a la que presentan las especies gonocóricas.	-
Parker y Selander, 1984	Comparación entre especies partenogenéticas sugieren que la extensión de las distribuciones geográficas y ecológicas de las especies partenogenéticas de <i>Cnemidophorus</i> está directamente relacionada con el grado de diversidad clonal.	<i>Aspidoscelis neomexicanus</i> .
Avise <i>et al.</i> , 1992	La reproducción clonal ocasiona baja variabilidad genética entre individuos partenogenéticos.	<i>Aspidoscelis spp.</i> , <i>Heteronotia spp.</i>
Taylor y Cooley, 1995	Diferencias multivariadas y univariadas de la variación morfológica entre especies partenogenéticas y gonocóricas, ya sea individualmente y colectivamente.	Complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i> .
Hernández-Gallegos <i>et al.</i> , 1998	Especies con distribuciones amplias que están compuestas por clones presentan diferencias de escutelación.	Complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i> .
Manríquez Morán, 2002	Las lagartijas partenogenéticas de la Península de Yucatán presentan menor diversidad genética.	Complejo <i>Aspidoscelis cozumela</i> .
Hernández-Gallegos <i>et al.</i> , 2010	Descripción de diferentes comparaciones entre especies gonocóricas y partenogenéticas en morfología, reproducción y ecología.	<i>Aspidoscelis cozumela</i> .
Taylor <i>et al.</i> , 2012	Encontró diferencias significativas en variables merísticas entre especies partenogenéticas y gonocóricas.	<i>Aspidoscelis tessellata</i> , <i>Aspidoscelis</i>

		<i>sexlineata</i> , <i>Aspidoscelis</i> <i>marmorata</i> y <i>Aspidoscelis</i> <i>gularis</i> .
Taylor <i>et al.</i> , 2014	Comparación de patrones de divergencia morfológica entre especies progenitoras e híbridas.	Complejo <i>Aspidoscelis</i> <i>cozumela</i> .
Abramjan <i>et al.</i> , 2019	Mayor variación morfológica en especies gonocóricas comparadas con las partenogenéticas. Dicha diferencia de variación puede deberse a estrés ambiental o como consecuencia de la clonalidad.	<i>Darevskia</i> <i>armeniaca</i> , <i>Darevskia dahli</i> , <i>Darevskia</i> <i>rostombekovi</i> y <i>Darevskia</i> <i>unisexualis</i> .

Asimetría fluctuante y partenogénesis

Existen pocos estudios en los que se ha evaluado la asimetría fluctuante en especies partenogenéticas. Estudios realizados por Lynch y Gabriel (1983) en varias especies partenogenéticas revelan que estos organismos presentan una alta sensibilidad a los factores ambientales y variación fenotípica similar a la que presentan las especies gonocóricas. Cullum (2000) sugiere que las poblaciones asexuales pueden tener un mayor componente inducido por el medio ambiente a la variación con un genotipo de la población que expresa fenotipos diferentes y adaptativos en diferentes condiciones, posibilidad que puede probarse en *Aspidoscelis* mediante el análisis de asimetría fluctuante en las especies partenogenéticas y gonocóricas.

La asimetría fluctuante (AF) es una aproximación práctica de la inestabilidad ontogénica (Palmer y Strobeck, 1986), basada en una correlación entre el nivel de estrés (genético o ambiental) y desviación de la simetría perfecta bilateral (Palmer y Strobeck, 1992; Lazić *et al.*, 2013). Las medidas de asimetría morfológica tienen el potencial de proporcionar índices simples e inequívocos del grado de alteración experimentado por un organismo durante su desarrollo (Shine *et al.*, 2005). Existe evidencia de que la asimetría fluctuante parece incrementar con el aumento de eventos de hibridación y mutación (Palmer y Strobeck, 1986; Parsons, 1990).

En un reciente estudio de lagartijas partenogenéticas del género *Darevskia*, Abramjan *et al.* (2019) compararon la estabilidad en el desarrollo de lagartijas partenogenéticas y sus especies gonocóricas relacionadas evaluando asimetría fluctuante en variables merísticas, y demostraron que la asimetría es significativamente mayor en las especies partenogenéticas. Sin embargo, es cuestionable si esto es una consecuencia de la clonación, ya que también puede ser una forma de depresión exógena.

JUSTIFICACIÓN

La reproducción clonal produce consecuencias genéticas (falta de diversidad genética, acumulación de mutaciones deletéreas e incapacidad para adaptarse al entorno cambiante) que conllevan a diversas modificaciones fenotípicas, reduciendo la aptitud de los individuos y eventualmente conduciendo a la extinción de una población y/o especie (Fujitam *et al.*, 2019). Esta investigación permitirá conocer el efecto de la ausencia de recombinación genética en la variación morfológica y la simetría bilateral del complejo partenogenético *A. cozumela* en relación con sus especies gonocóricas parentales *A. angusticeps* y *A. deppii* a través del estudio del patrón de escutelación. Este último es una variable especie-específica cuya variación se ve afectada por la recombinación genética, por otra parte, la reducción en la variación a su vez, vuelve a las poblaciones más susceptibles al estrés ambiental lo que se verá reflejado en la inestabilidad en el desarrollo de los organismos, misma que es posible cuantificar evaluando la asimetría fluctuante, para finalmente ampliar nuestra comprensión de la evolución y ecología del sexo además de comprender los patrones de diversidad de poblaciones tanto sexuales como asexuales.

OBJETIVOS

GENERAL

- Analizar y comparar el patrón de escutelación de las especies partenogenéticas *A. cozumela*, *A. maslini* y *A. rodecki* en relación con la de especies gonocóricas *A. angusticeps* y *A. deppii*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar la variación en el patrón de escutelación de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* y sus especies gonocóricas relacionadas, *A. angusticeps* y *A. deppii*.
- Evaluar los índices de asimetría fluctuante en el patrón de escutelación de las especies del complejo *Aspidoscelis cozumela* y las especies gonocóricas relacionadas, *A. angusticeps* y *A. deppii*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Toma de datos

El material utilizado para esta trabajo comprende 107 lagartijas pertenecientes a dos especies parentales gonocóricas: *A. angusticeps* y *A. deppii*, y 3 partenogenéticas: *A. maslini*, *A. cozumela* y *A. rodecki*. Todos los especímenes estaban en alcohol etílico y fueron colectados entre los años 1995-2002 en diferentes poblaciones (Figura 4) y se encuentran en la Colección Herpetológica del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y en el Laboratorio de Herpetología de la Universidad Autónoma del Estado de México. Se utilizó una muestra de 22 individuos de *A. angusticeps*, 17 de *A. deppii*, 18 de *A. rodecki*, 29 de *A. maslini* y 21 de *A. cozumela*.

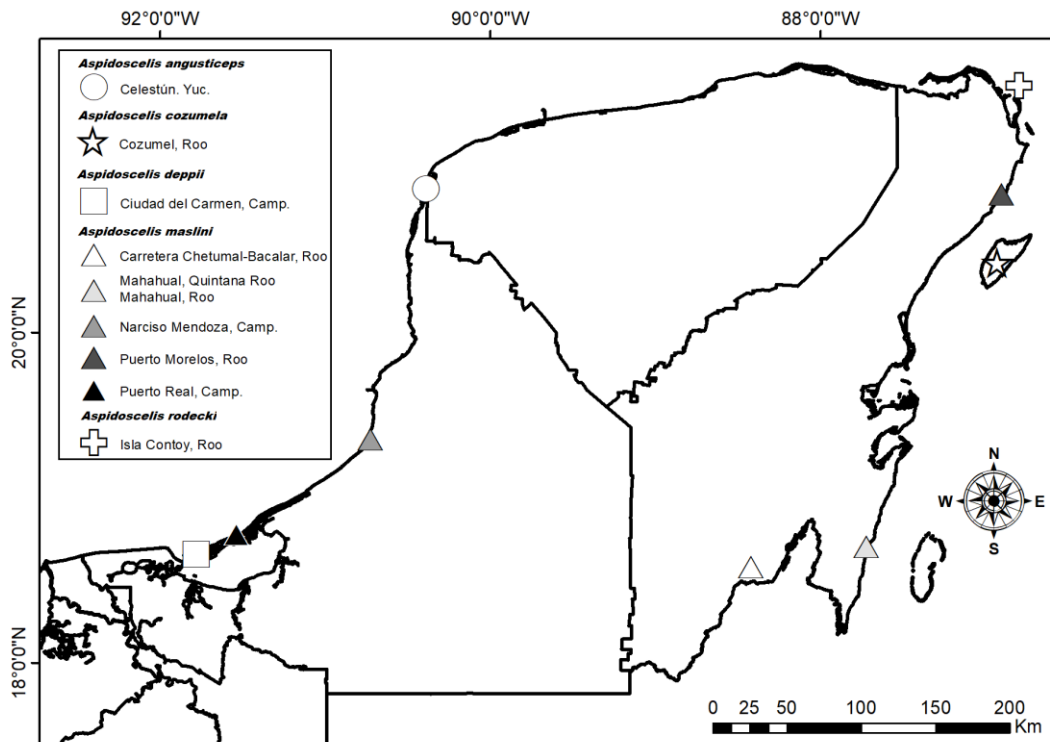


Figura 4. Península de Yucatán, los símbolos indican las localidades de colecta de los organismos.

A cada espécimen se le realizó un conteo de nueve características de escutelación (Figura 5) utilizadas en la diagnosis del complejo *Aspidoscelis cozumela* (Taylor y Cooley, 1995). Los conteos de escamas se realizaron por una sola persona con un microscopio estereoscópico.

Para ambas evaluaciones (variación y asimetría fluctuante) se comparó entre modos reproductores: gonocóricos (n=39) y partenogenéticos (n=68), y entre especies de forma multivariada con un análisis de componentes principales y de forma univariada con un análisis de Levene, prueba U de Mann-Whitney y una prueba de Kruskal-Wallis. Las comparaciones intraespecíficas permiten comprender las diferencias que han ido moldeando los rasgos entre ambos modos reproductores. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con Statgraphics Centurion, versión 18 con un $\alpha = 0.05$.

Evaluación de la variación morfológica

Las diferencias en la variación morfológica se determinaron de forma univariada con una prueba de Levene y de forma multivariada con un análisis de componentes principales para comparar y representar la dispersión de las nueve características de escutelación, posteriormente, a los componentes principales se les aplicó una prueba de Levene comparando modos reproductores y especies.

Evaluación de la asimetría fluctuante

Para la asimetría fluctuante se realizó el conteo de las nueve características de escutelación separando ambos lados, izquierdo y derecho. Se calculó el índice de asimetría (IA) con la fórmula:

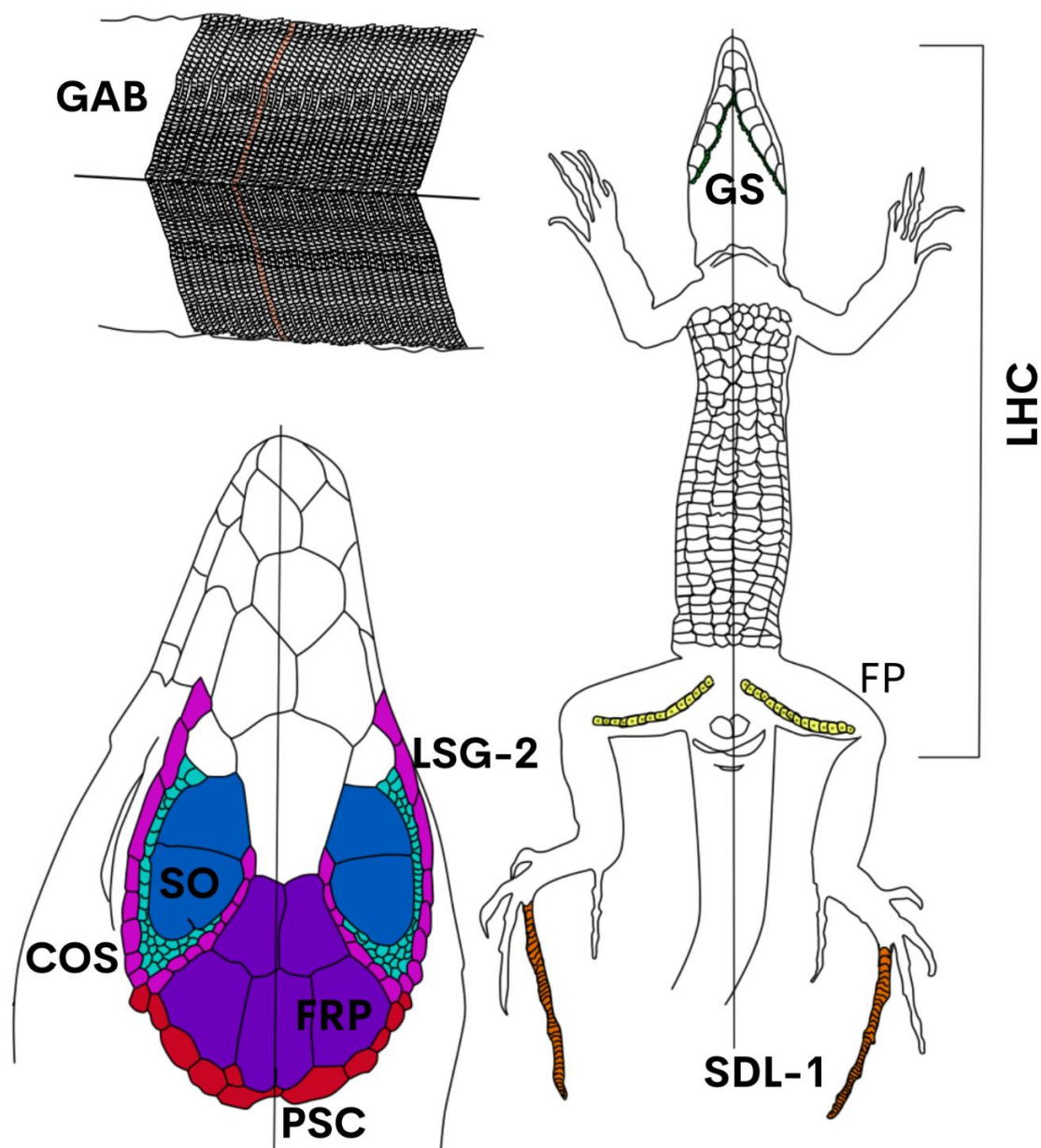
$$IA = D - I$$

Dónde:

D: valor del lado derecho

I: valor del lado izquierdo

Los índices de asimetría se compararon de forma univariada con una prueba W de Mann-Whitney por modo reproductor y entre especies, y se evaluó de forma multivariada con un análisis de componentes principales las 9 variables de escutelación por modo reproductor y entre especies. Además, a los componentes principales CP1 y CP2 se les aplicó una prueba de Kruskal-Wallis. Cabe mencionar que para la evaluación de asimetría fluctuante se descartaron las variables SO y FRP por sus valores de cero.



VARIABLE	DESCRIPCION
SO	Escamas supraoculares.
LSG-2	Gránulos supraoculares.
COS	Escamas circumorbitales.
GS	Escamas gulares en el perímetro interno de los escudos de la barbilla.
FRP	Escamas frontoparietales.
PSC	Escamas en el perímetro externo de las escamas parietales e interparietales.
FP	Poros femorales.
SDL-1	Laminas subdigitales en el cuarto dígito de la extremidad trasera.
GAB	Escamas dorsales alrededor de la región media del cuerpo.

Figura 5. Características de escutelación evaluadas en los análisis de variación y asimetría de las lagartijas partenogenéticas y gonocóricas de la Península de Yucatán (Basado de Taylor y Cooley, 1995; ver Anexo 3).

RESULTADOS

Variación morfológica

Comparación por modo reproductor

La prueba general de Levene para los 2 componentes (Cuadro 2) muestra que existen diferencias estadísticamente significativas en la variación morfológica entre especies partenogenéticas y gonocóricas solo en el CP1. El gráfico de componentes principales (Figura 7) mostró un solapamiento en la dispersión de los datos entre modos reproductores.

Las comparaciones de las varianzas por modo reproductor del análisis de Levene del componente principal 1 y 2 (Cuadro 2) muestran que en ambos componentes las especies partenogenéticas registran una varianza menor, pero, solo existe diferencia estadísticamente significativa en el CP1.

Cuadro 2. Análisis de Levene de variación morfológica. Comparación entre el CP1 y CP2 por modo reproductor. El color rojo indica valores < 0.05 .

Comparación	σ^2	σ^2	F-Ratio	Valor-P
	Partenogenético	Gonocórico		
CP1	0.893	2.132	0.175	< 0.0001
CP2	1.059	1.128	0.881	0.659

La prueba univariada de Levene por modo reproductor (Cuadro 3) mostró diferencias significativas solo en las variables SO, FP y SDL-1 de las 9 características de escutelación.

Se observa que las especies gonocóricas presentan una mayor varianza en su patrón de escutelación. Por el contrario las especies partenogenéticas muestran menor varianza en su patrón de escutelación, salvo en las características LSG-2, PSC y GS (Cuadro 3).

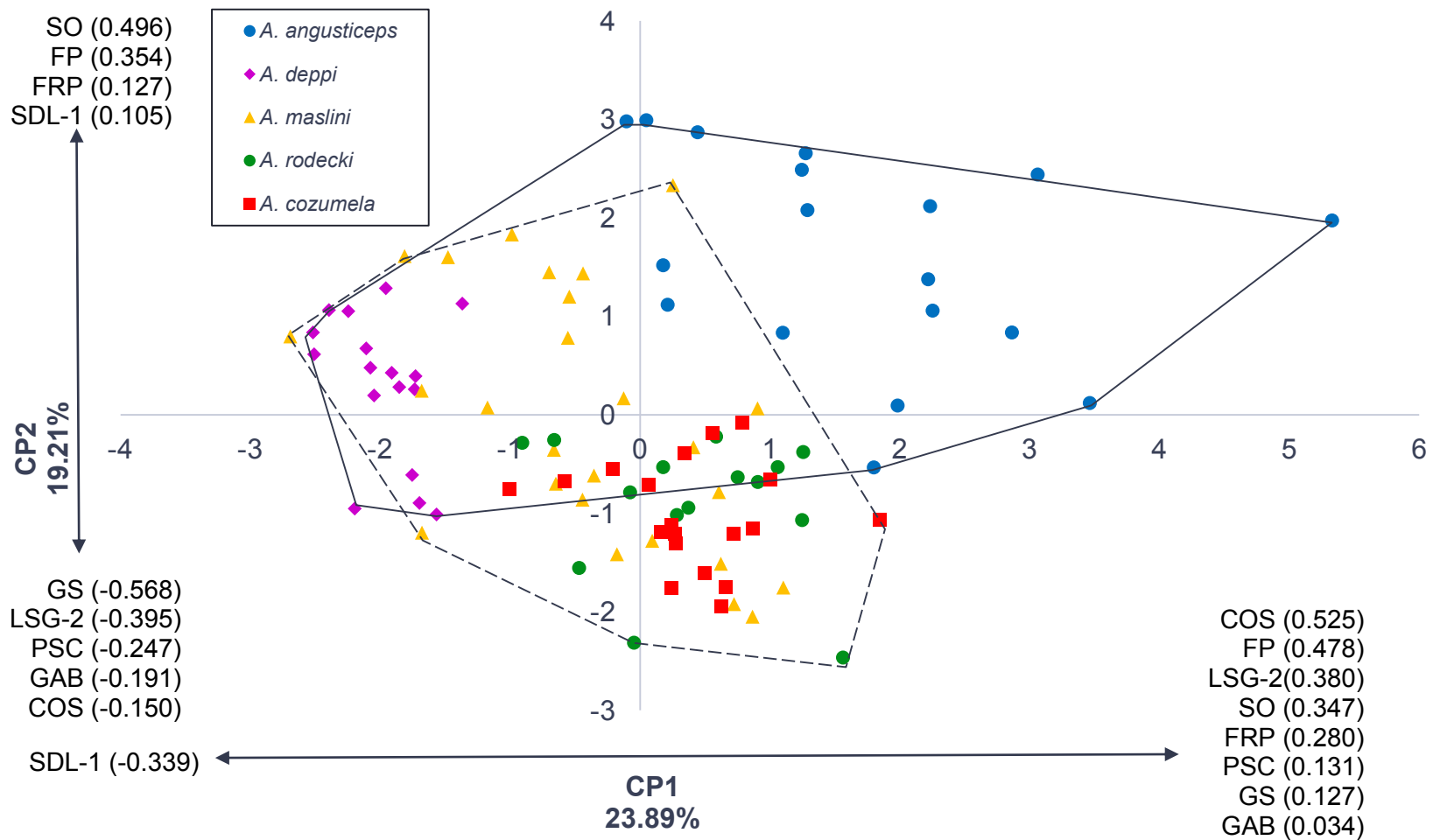


Figura 6. Gráfico de componentes principales de variación por modo reproductor y por especies, polígono con línea continua indica modo gonocórico, polígono con línea discontinua indica modo partenogénico. A los extremos de los ejes se encuentran las aportaciones de cada variable real a los componentes principales (loadings).

Cuadro 3. Análisis univariado de variación morfológica empleando la prueba de Levene. Comparación de varianzas entre ambos modos reproductores. El color rojo indica valores < 0.05.

Comparación	σ^2 Partenogenético	σ^2 Gonocórico	F-Ratio	Valor-P
SO	0.0327	1.0285	0.0318	< 0.0001
FRP	0.8844	0.9529	0.9281	0.7858
COS	0.8844	0.9529	0.9281	0.7858
LSG-2	100.50	66.870	1.5029	0.2021
PSC	9.3703	7.5042	1.2486	0.4901
GS	9.5285	7.6168	1.2509	0.4864
FP	6.4135	31.870	0.2012	0.0001
SDL-1	33.755	65.0168	0.5191	0.0269
GAB	59.677	66.515	0.8971	0.7015

Comparación entre especies

El gráfico de componentes principales (Figura 6) muestra un solapamiento en la dispersión de las variables de escutelación entre especies partenogenéticas y gonocóricas. Las poblaciones de *Aspidoscelis deppii* (especie gonocórica) presentan una menor dispersión en las características de su patrón de escutelación en comparación con las especies partenogenéticas que se mantienen dispersas en el centro, por el contrario, la otra especie gonocórica parental *Aspidoscelis angusticeps* presentó una mayor dispersión en las características de su patrón de escutelación. La prueba de Levene para los 2 componentes principales (Cuadro 4) mostró que existe una diferencia estadísticamente significativa en la varianza de las 9 características de escutelación analizadas entre las 5 especies.

Cuadro 4. Análisis de Levene de variación morfológica. Comparación entre el CP1 y CP2 entre especies. El color rojo indica valores < 0.05 .

Levene's	Prueba	Valor-P
CP1	4.5013	0.00105
CP2	5.1538	0.00033

Las comparaciones de las varianzas para cada par de especies muestran que en el CP1 (Cuadro 5), hay una diferencia estadísticamente significativa en 7 de las 10 comparaciones, siendo *Aspidoscelis angusticeps* la especie con mayor varianza y *Aspidoscelis deppii* la de menor varianza. En el CP2 (Cuadro 6) se observaron diferencias significativas en 4 de las 10 comparaciones siendo *Aspidoscelis angusticeps* la especie con mayor varianza y *Aspidoscelis cozumela* la especie con menor varianza en los datos.

Cuadro 5. Comparaciones de las varianzas de Levene del CP1 entre especies. El color rojo indica valores < 0.05 .

Comparación	σ^2_1	σ^2_2	F-Ratio	Valor-P
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. cozumela</i>	1.870	0.368	5.0746	0.0014
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. deppii</i>	1.870	0.106	17.503	0.0000
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. maslini</i>	1.870	0.930	2.0108	0.1138
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. rodecki</i>	1.870	0.552	3.3865	0.0269
<i>A. cozumela</i> / <i>A. deppii</i>	0.368	0.106	3.4491	0.0163
<i>A. cozumela</i> / <i>A. maslini</i>	0.368	0.930	0.3962	0.0470
<i>A. cozumela</i> / <i>A. rodecki</i>	0.368	0.552	0.6673	0.4149
<i>A. deppii</i> / <i>A. maslini</i>	0.106	0.930	0.1148	0.0000
<i>A. deppii</i> / <i>A. rodecki</i>	0.106	0.552	0.1934	0.0024
<i>A. maslini</i> / <i>A. rodecki</i>	0.930	0.552	1.6841	0.3106

Cuadro 6. Comparaciones de las varianzas de Levene del CP2 entre especies. El color rojo indica valores < 0.05 .

Comparación	σ^2_1	σ^2_2	F-Ratio	Valor-P
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. cozumela</i>	1.093	0.282	3.8682	0.0071
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. deppii</i>	1.093	0.559	1.9554	0.1907
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. maslini</i>	1.093	1.665	0.6564	0.3854
<i>A. angusticeps</i> / <i>A. rodecki</i>	1.093	0.489	2.2329	0.1381
<i>A. cozumela</i> / <i>A. deppii</i>	0.282	0.559	0.5055	0.1648
<i>A. cozumela</i> / <i>A. maslini</i>	0.282	1.665	0.1697	0.0003

<i>A. cozumela</i> / <i>A. rodecki</i>	0.282	0.489	0.5772	0.2713
<i>A. deppii</i> / <i>A. maslini</i>	0.559	1.665	0.3357	0.0270
<i>A. deppii</i> / <i>A. rodecki</i>	0.559	0.489	1.1419	0.8102
<i>A. maslini</i> / <i>A. rodecki</i>	1.665	0.489	3.4015	0.0203

De manera univariada la prueba de Levene de variación morfológica entre especies (Cuadro 7) muestra que existen diferencias estadísticamente significativas en las varianzas de las características FRP (P=0.034), COS (P=0.024), LSG-2 (P=0.009) y GS (P=0.029). Se observa que *A. angusticeps* (especie gonocórica) es la especie con mayor varianza en sus características de escutelación, por el contrario, *A. deppii* (especie gonocórica) es la especie que presentó menor varianza en sus características, seguida de la especie partenogenética *A. cozumela*.

Cuadro 7. Análisis de Levene de variación morfológica. Comparación de varianzas entre especies. El color rojo indica valores < 0.05.

Comparación	σ^2 <i>A. angusticeps</i>	σ^2 <i>A. deppii</i>	σ^2 <i>A. maslini</i>	σ^2 <i>A. rodecki</i>	σ^2 <i>A. cozumela</i>	F-Ratio	Valor-P
SO	0.3602	0.1102	0.0738	0	0	1.3481	0.2516
FRP	1.6544	0	1.1338	0.9523	0.5789	2.5228	0.0348
COS	14.500	2.1103	9.7615	14.409	8.6958	2.7293	0.0242
LSG-2	67.382	8.8455	83.661	54.095	69.023	3.2638	0.0094
PSC	10.720	3.8602	8.8061	13.600	6.1461	1.7243	0.1371
GS	6.2647	9.1249	15.446	4.1142	6.2105	2.6187	0.0294
FP	14.139	3.4852	7.8784	5.7428	5.2572	0.9769	0.4363
SDL-1	89.507	17.610	26.444	24.123	48.029	2.0774	0.0755
GAB	84.735	53.558	35.544	11.314	63.924	0.8987	0.4856

Asimetría fluctuante

Los resultados, univariados y multivariados, muestran que no hay diferencias estadísticamente significativas en la asimetría fluctuante basada en las 9 características de escutelación entre las especies de lagartijas partenogenéticas de la Península de Yucatán y sus especies gonocóricas relacionadas.

Comparación por modo reproductor

El gráfico de componentes principales (Figura 7) muestra un solapamiento en la dispersión de los datos entre modos reproductores; se observa un organismo sobresaliente en el gráfico, el cual tuvo índices de asimetría muy elevados en todas sus características de escutelación y se trata de un individuo de *A. angusticeps*. El análisis de Mann-Whitney de los 2 componentes principales (Cuadro 8) muestra que no existe una diferencia significativa entre las medianas de los datos.

Cuadro 8. Prueba de Mann-Whitney para los CP1 y CP2 por modo reproductor.

COMPONENTE	W	P
CP1	728	0.10
CP2	780	0.23

La prueba de Mann-Whitney (Cuadro 9) para comparar las 9 características de escutelación no mostró diferencias estadísticamente significativas, con excepción de la variable LSG-2.

Cuadro 9. Prueba de Mann-Whitney comparando las variables de escutelación. El color rojo indica valores < 0.05 .

VARIABLE	W	P
SO	970.5	0.30
FRP	899	0.80
COS	856	0.59
LSG-2	1260.5	0.003
PSC	695.5	0.056
GS	896	0.85
FP	1089	0.14
SDL-1	1042.5	0.28
GAB	826.5	0.43

Las medianas de los índices por modo reproductor (Cuadro 10) muestran valores muy similares entre lagartijas partenogenéticas y sus especies gonocóricas parentales, siendo las especies partenogenéticas las que presentan índices más elevados, sin embargo estas diferencias no son estadísticamente significativas.

Cuadro 10. Medianas de los índices de asimetría por modo reproductor. Las medianas se calcularon solo con valores absolutos.

	Gonocóricas	Partenogenéticas
SO	0	0
FRP	0	0

COS	0	0
LSG-2	0.042	0.066
PSC	0	0.087
GS	0	0
FP	0	0
SDL-1	0.028	0.031
GAB	0.017	0.048

Comparación entre especies

La prueba de Kruskal-Wallis (Cuadro 11) para los 2 componentes mostró que no existen diferencias significativas en las medianas de las características de escutelación entre las 5 especies.

Cuadro 11. Prueba de Kruskal-Wallis entre especies para el CP1 y CP2.

COMPONENTE	K	P
CP1	5.83964	0.211448
CP2	6.2829	0.178994

La prueba de Kruskal-Wallis (Cuadro 12) basado en las 9 características de escutelación mostró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las 5 especies, solo en la variable FP se encontró una diferencia significativa.

Cuadro 12. Prueba de Kruskal-Wallis entre especies.

Variable	k	P
SO	2.70688	0.608012
FRP	0.238524	0.993429
COS	2.65169	0.617694
LSG-2	8.76885	0.0671441
PSC	6.79939	0.146877
GS	2.50853	0.64311
FP	22.8129	0
SDL-1	4.37682	0.357404
GAB	2.89751	0.575121

En las medianas de los índices entre especies (Cuadro 13), ocurre lo mismo que en las medianas por modo reproductor, valores iguales o cercanos a cero es indicio de que hay estabilidad del desarrollo entre especies.

Cuadro 13. Medianas de los índices de asimetría entre especies. Las medianas se calcularon solo con valores absolutos.

	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppii</i>	<i>A. rodecki</i>	<i>A. maslini</i>	<i>A. cozumela</i>
SO	0	0	0	0	0
FRP	0	0	0	0	0
COS	0.037	0.074	0	0.037	0.060
LSG-2	0.046	0	0.080	0.060	0.064
PSC	0.034	0.068	0.154	0.043	0.074
GS	0.032	0.060	0	0.052	0.054
FP	0	0.064	0.028	0.058	0.111

SDL-1	0.016	0.031	0	0.029	0.036
GAB	0.038	0.017	0.075	0.059	0.019

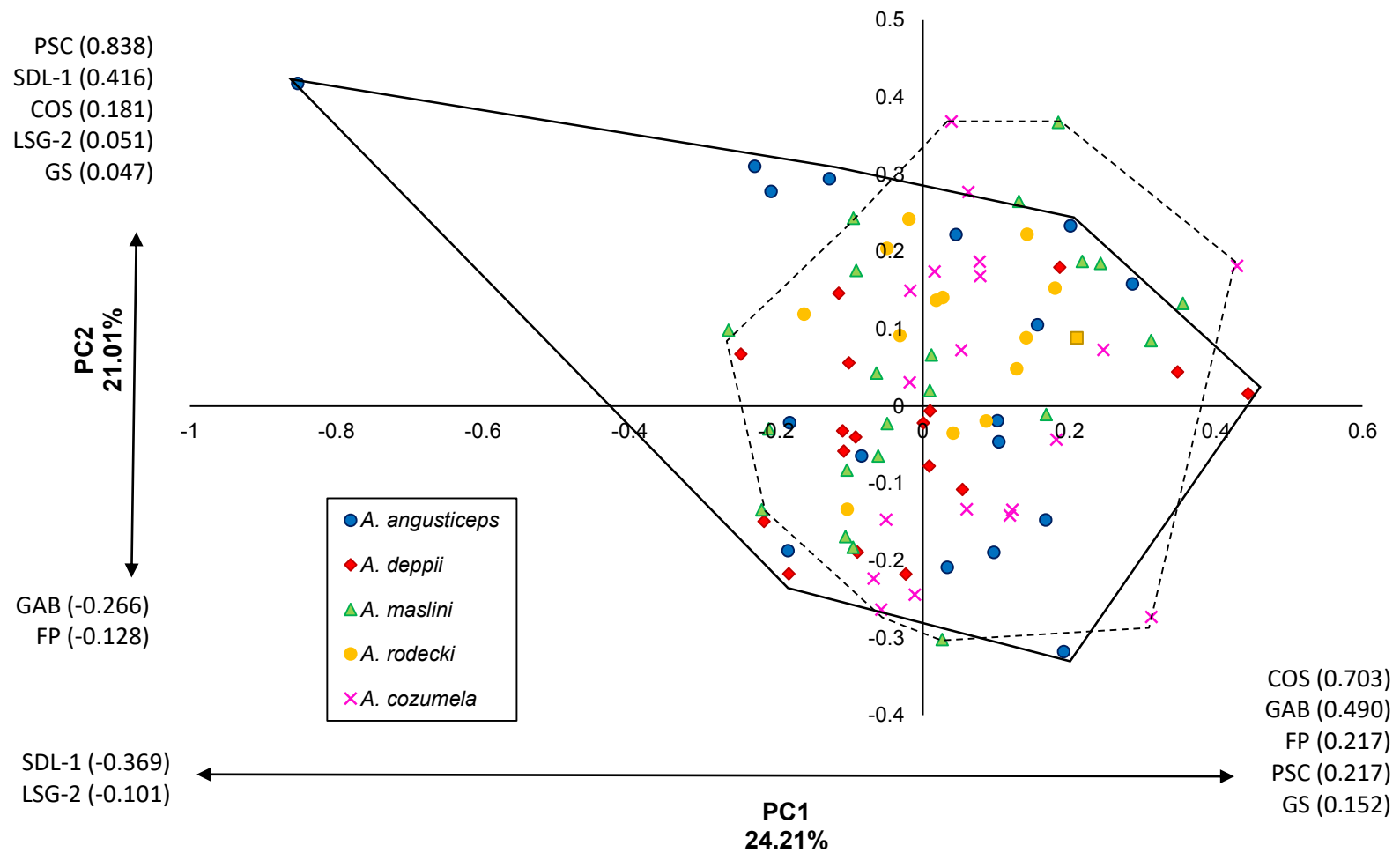


Figura 7. Gráfico de componentes principales de asimetría fluctuante por modo reproductor y por especies, polígono con línea continua indica modo sexual, polígono con línea discontinua indica modo partenogenético. A los extremos del grafico se encuentran las aportaciones de cada variable real a la nueva variable virtual resultante del PCA (loadings).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos, en el presente estudio, comprueban la hipótesis de que las especies partenogenéticas presentan menor variación morfológica en su patrón de escutelación principalmente en las variables SO, FP, SDL-1, FRP, COS, LSG-2 y GS respecto a sus especies gonocóricas relacionadas (Cuadro 2; Cuadro 3; Cuadro 4; Cuadro 7). Sin embargo, a diferencia de lo registrado en otras especies partenogenéticas, no se encontraron diferencias en la asimetría fluctuante entre modos reproductores.

Variación morfológica

Una interrogante constante en la biología evolutiva es la discusión de porqué los taxones partenogenéticos son mucho menos comunes que los taxones gonocóricos (Williams 1975; Maynard, 1978; Bell, 1982). Un linaje partenogenético, al no contar con machos, debería potencialmente tener una ventaja reproductiva doble sobre un linaje gonocórico, ya que se evitan los costos y riesgos asociados con el cortejo y apareamiento (Maynard, 1978). Pese a estas ventajas, solo el 0.1% de las especies conocidas son partenogenéticas (White, 1978). La respuesta a esta paradoja potencialmente está en los mecanismos y efectos deletéreos de la partenogénesis sobre la aptitud del organismo (Kearney y Shine, 2004).

Es bien sabido que la partenogénesis no solo tiene consecuencias en modificaciones fisiológicas, cariológicas o genéticas, si no también morfológicas (Vrijenhoek, 1998). En general, nuestros resultados concuerdan con otros estudios en los que comparan características de escutelación en especies de lagartijas partenogenéticas con sus especies gonocóricas parentales (Zweifel, 1965; Hernández-Gallegos *et al.*, 2010; Avise *et al.*, 1992; Taylor y Cooley, 1995; Manríquez-Morán, 2002; Taylor *et al.*, 2012; Abramjan *et al.*, 2019).

Diferencias en variación morfológica entre especies partenogenéticas y gonocóricas, también han sido registradas en otros teiidos como la lagartija *A. tessellatus* (especies gonocóricas más diversas; Zweifel, 1965; Taylor *et al.*, 2012), y en la lagartija *A. neomexicana* (diferencias morfológicas entre especies partenogenéticas y sus especies gonocóricos relacionados; Medica, 1967), así mismo en otras familias como las lagartijas del género *Darevskia*, *D. armeniaca* (mayor variación morfológica en especies gonocóricas; Abramjan *et al.*, 2019) y el gecko *Heteronotia binoei* (baja variabilidad en individuos partenogenéticos; Avise *et al.*, 1992).

La comparación, univariada y multivaridada, de las características de escutelación muestra que las especies partenogenéticas presentan menor variación en su patrón de escutelación. Se encontraron diferencias principalmente en las escamas SO, FRP, COS, PSC y FP.

En cuanto a las especies partenogenéticas nuestros resultados muestran que *Aspidoscelis maslini* es la especie partenogenética con mayor variación en sus características de escutelación (Figura 9). Lo anterior concuerda con estudios previos (Fritts, 1969; Hernández-Gallegos *et al.*, 1998; Taylor y Cooley, 1995) en los que registran que de las tres especies partenogenéticas del complejo *A. cozumela*, *A. maslini* es la que presenta la mayor variación morfológica, de acuerdo con Hernández-Gallegos *et al.*, (1998) es probable que dicha variación morfológica se deba a cambios genéticos o influenciados por el ambiente. Además de registrar mayor variación morfológica, estudios demuestran que *A. maslini* también presenta mayor variación cariológica (Fritts, 1969; Manríquez-Morán *et al.*, 2000; Manríquez-Morán, 2002) y genética (Manríquez-Morán, 2002). Resulta también la especie con mayor distribución geográfica.

Por el contrario, *Aspidoscelis cozumela* fue la especie partenogenética con menor variación en sus características de escutelación (Figura 9), esta especie es microendémica de la Isla de Cozumel y por habitar en un área muy restringida tiene el menor ámbito hogareño que se ha documentado en el género *Aspidoscelis* (Hernández-Gallegos *et al.*, 2015).

La baja variación en especies partenogenéticas confirma que, por la recombinación genética dada por la reproducción sexual, las especies gonocóricas son fenotípicamente más variables que las especies partenogenéticas (Zweifel 1965). A diferencia de las especies gonocóricas, en las especies partenogenéticas los gametos se producen sin reducción en la ploidía, resultando en organismos genéticamente idénticos a la madre (Cuellar, 1971; Figura 8).

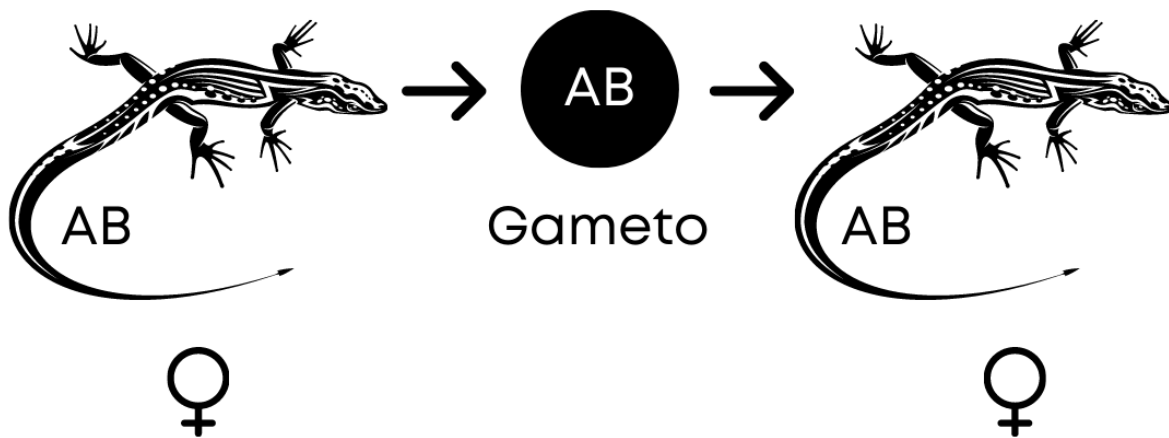


Figura 8. Esquema de partenogénesis obligada.

Aspidoscelis angusticeps fue la especie gonocórica que presentó mayor variación en su patrón de escutelación, esta especie tiene una amplia distribución en la Península de Yucatán, además de presentar mayor variación morfológica también se ha registrado que presenta una

gran variación en el patrón de coloración (Beargie y McCoy, 1964; Manríquez-Morán, 2002) e incluso se ha documentado variación entre poblaciones (Beargie y McCoy, 1964; Campbell, 1998; Lee, 2000; Moritz *et al.*, 1989).

Un resultado intrigante de este estudio es el hecho de que *Aspidoscelis deppii* (especie gonocórica) presenta menor variación en sus características de escutelación respecto a las especies partenogenéticas (Figura 9). ¿Por qué una especie gonocórica es menos variable que las especies partenogenéticas? En el estudio realizado por Manríquez-Morán (2002), sobre la diversidad clonal en lagartijas de la Península de Yucatán, los análisis de mtDNA han revelado también que dentro de las especies partenogenéticas existe cierto grado de variación génica, pero dicha diversidad es considerablemente menor o similar a la que presentan sus ancestros parentales gonocóricos (Avice *et al.*, 1992; Moritz *et al.*, 1992). Niveles altos de variación génica aumentan el potencial de las poblaciones para responder ante los cambios ambientales y mantener la aptitud de los individuos (Esquer, 2008). Por el contrario, niveles bajos de variación génica aumentan la endogamia lo que reduce el éxito reproductivo y aptitud de los individuos y por consiguiente las probabilidades de persistencia de las poblaciones (Freeland, 2005; Esquer, 2008). La variación genética surge a través de mutaciones y está influenciada por eventos como la migración, deriva genética y selección natural (Esquer, 2008). En prácticamente todas las poblaciones, estos eventos actúan de forma simultánea, pero la deriva genética juega un papel predominante en el nivel de variación genética neutral en poblaciones pequeñas y aisladas (Freeland, 2005), tal como en las poblaciones de islas. Todos los organismos evaluados de *A. deppii* fueron colectados en ciudad del Carmen, una isla, por lo anterior, el factor que pudo provocar baja variación

genética, y por lo tanto morfológica, es el aislamiento, por lo cual, no se puede descartar que estos resultados estén sesgados por la pequeña área de la muestra.

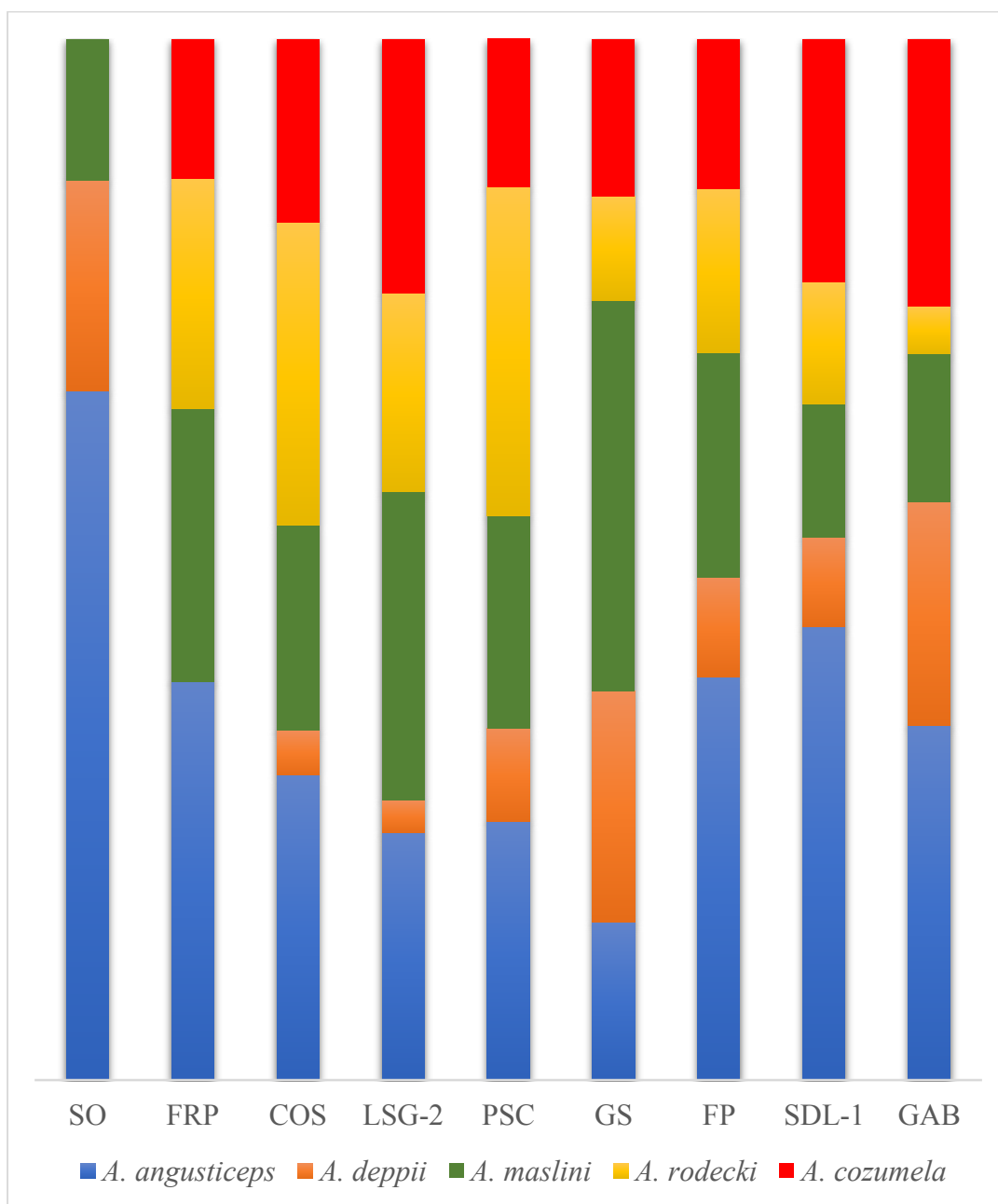


Figura 9. Gráfico de variación morfológica de varianzas entre especies en las características de escutelación.

Asimetría fluctuante

La estabilidad del desarrollo se considera la capacidad de un organismo para seguir una vía predeterminada del desarrollo frente a perturbaciones aleatorias (Van Dongen y Lens, 2000). Generalmente, la estabilidad del desarrollo se evalúa con el nivel de asimetría fluctuante. Varios factores de estrés ambiental y genético pueden aumentar la inestabilidad del desarrollo en una población. Actualmente, el uso de la asimetría fluctuante como medida de la inestabilidad del desarrollo y su relación con otras medidas genéticas y estrés ambiental, sigue siendo controversial (Abramjan *et al.*, 2019). A pesar de que los ectotermos, generalmente, se consideran buenos indicadores de estrés ambiental (Leary y Allendorf 1989), existen pocos estudios sobre la estabilidad del desarrollo en reptiles, particularmente en lagartijas hay pocos estudios de asimetría, esto es inesperado, dado que estos organismos poseen muchas características emparejadas que se pueden medir (por ejemplo, extremidades, ojos, cabeza dimensiones) o contar (por ejemplo, varios tipos de escamas, poros femorales) con relativa facilidad (Soule, 1967).

Son pocas las evidencias de estudios de asimetría fluctuante en lagartijas partenogenéticas, pero se sabe de estudios realizados en varios animales asexuales que estos organismos presentan una sensibilidad alta a los factores ambientales y variación fenotípica de magnitud casi similar a la que presentan las especies gonocóricas (Lynch y Gabriel, 1983).

Contrario a las predicciones teóricas, los resultados obtenidos en este estudio muestran que las especies de lagartijas partenogenéticas de la Península de Yucatán no se ven más afectadas por la inestabilidad del desarrollo. Los análisis univariados y multivariados muestran que los índices de asimetría fluctuante basado en las 9 características de escutelación no difieren entre especies partenogenéticas y sus especies gonocóricas

parentales, solo se encontró diferencias estadísticamente significativas en la variable LSG-2 y esto puede deberse a que diferentes características pueden verse influenciadas de forma independiente durante el desarrollo (Arnold y Peterson, 2002; Van Valen, 1962; Vrijenhoek y Lerman, 1982).

Los resultados concuerdan con los registrados por Jackson (1973) en su estudio de asimetría fluctuante por hibridación en lagartijas espinosas *Sceloporus woodi* en el que registro una asimetría nula en la que no difieren notablemente los rasgos de escutelación para los cruces entre especies o razas cromosómicas respectivamente. Por el contrario Abrajam *et al.* (2019) registraron diferencias estadísticamente significativas en su estudio de estabilidad del desarrollo entre especies partenogenéticas y gonocóricas de lagartijas del género *Darevskia*, siendo las especies partenogenéticas las que presentan mayor inestabilidad del desarrollo y por ende, mayor asimetría.

Varios estudios han confirmado que la partenogénesis y su origen híbrido de las especies ocasiona baja variación genética entre individuos y elevada heterocigosidad individual. Se cree que el grado de heterocigosidad genética es un determinante importante del éxito y la estabilidad del desarrollo (Avice *et al.*, 1992; Dessauer y Cole, 1989). Por lo anterior, se puede asumir que las lagartijas partenogenéticas del complejo *Aspidoscelis cozumela* presentan una alta heterocigosidad que se mantiene a través de la reproducción clonal en lugar de sufrir los posibles efectos secundarios de la uniformidad genética o de la depresión exogámica (Jančúchová-Lásková *et al.*, 2015).

Las poblaciones de lagartijas de la Península de Yucatán se asemejan notablemente en simetría, porque es probable que las presiones de selección en todas las poblaciones se estén estabilizando. En especies gonocóricas las oportunidades para el flujo de genes y el tiempo

evolutivo in situ equilibran las poblaciones. En especies partenogenéticas podemos decir que se mantiene un índice estable de anomalías, independientemente de su causa, por ejemplo, depresión exógena, y esto no necesariamente es una consecuencia de la reproducción clonal (Abramjan et al., 2019; Jackson, 1973).

Las medianas de los índices (Cuadro 13; Cuadro 14) sugieren que las especies de lagartijas partenogenéticas de la Península de Yucatán y sus especies gonocóricas parentales presentan una estabilidad del desarrollo que se ve perfectamente reflejada en su simetría bilateral.

Al tener individuos de poblaciones insulares se esperaba que, como en otros estudios realizados, las especies insulares del complejo *Aspidoscelis cozumela* tuvieran mayores modificaciones fenotípicas (Hernández-Gallegos 2004) que se verían reflejadas en su simetría. De acuerdo con Mac Arthur y Wilson (1967) la inestabilidad del desarrollo medida por la asimetría fluctuante es posiblemente más elevada en las poblaciones de islas pequeñas, esto debido a que están más expuestas al estrés genético (Young et al. 1995, Frankham 1998, Crawford et al., 2001), sin embargo, nuestros resultados no concordaron con tal predicción.

No obstante, lo que es válido para el complejo *Aspidoscelis cozumela* no tiene que ser válido universalmente. Como los linajes unisexuales surgieron independientemente en varios grupos de reptiles, cada uno de ellos es único en cierto modo y la evidencia empírica difiere de un caso a otro (Abramjan et al., 2019).

CONCLUSIONES

- Las especies de lagartijas partenogenéticas de la Península de Yucatán, al igual que otros complejos de especies clonales, presentan menor variación morfológica en su patrón de escutelación respecto a sus especies gonocóricas relacionadas.
- La asimetría fluctuante en el complejo *Aspidoscelis cozumela* no es diferente a la de sus especies gonocóricas parentales.

GLOSARIO

A

Ambiente

Es el conjunto de factores externos (atmosféricos, climáticos, hidrológicos, geológicos y biológicos) que actúan sobre un organismo, una población o una comunidad.

Asimetría

La asimetría implica la ausencia de simetría: la diferencia entre dos partes relacionadas con respecto a un atributo (o conjunto de atributos) observable.

D

Desequilibrio de ligamento

En genética se denomina desequilibrio del ligamiento a la propiedad de algunos genes de las poblaciones genéticas de no segregar de forma independiente, esto es, poseen una frecuencia de recombinación menor del 50 %.

Descendencia

En biología, las crías o guacharros, la progenie, o la descendencia, es el resultado de la reproducción, es decir, el individuo o individuos producidos mediante la intervención de uno o más parentales.

Diploide

Significa que cada célula de ese organismo tiene dos copias de cada tipo de cromosoma.

Divergencia

En evolución, la divergencia es la acumulación de diferencias entre poblaciones estrechamente relacionadas dentro de una especie, lo que conduce a la especiación.

E

Especie

La especie es el grupo de organismos que pueden reproducirse y producir descendencia fértil. En general, los individuos de una especie se reconocen porque son similares en su forma y función.

Estrés ambiental

Efecto provocado en el ambiente que rompe el equilibrio de un organismo, es decir, su estado homeostático, como consecuencia de la acción de un estímulo proveniente del exterior o del interior del organismo, que recibe el nombre de agente estresante.

F

Fecundación

Es el proceso por el cual dos gametos (masculino y femenino) se fusionan durante la reproducción sexual para crear un cigoto con un genoma derivado de ambos progenitores.

Fenotipo

En genética, se habla de fenotipo para referirse a las características físicas observables de un organismo, producto de la expresión o manifestación de la información genética contenida en el genotipo, en concordancia con las condiciones del ambiente determinado en el que hace vida el organismo.

G

Gametos

Son las células sexuales haploides de los organismos pluricelulares originadas por meiosis a partir de las células germinales (o meiocitos en el caso de células diploides).

Genoma

El genoma es el conjunto de genes contenidos en cromosomas, lo que puede interpretarse como la totalidad del material genético que posee un organismo o una especie en particular.

Genotipo

El genotipo se refiere a la información genética que posee un organismo en particular, en forma de ADN.

Gonocóricos

En biología, se denomina gonocorismo o unisexualismo a la condición de un individuo de tener solo uno de al menos dos posibles sexos.

H

Haploide

Se refiere a una célula u organismo con un único conjunto de cromosomas.

L

Linaje

En biología, se conoce como linaje a la secuencia de especies que están vinculadas de manera directa a través de la evolución. Esto quiere decir que cada nueva especie del linaje es una consecuencia del proceso evolutivo de la especie antecesora.

M

Meiosis

La meiosis es un proceso de división celular a través del cual a partir de una célula diploide se producen cuatro células haploides.

Mutación

Una mutación es un cambio en la secuencia del ADN.

P

Ploidía

Es el número de juegos completos de cromosomas en una célula.

Población

En biología, el término población se refiere a todos los seres vivos del mismo grupo o especie, que viven en un área geográfica particular.

R

Reproducción

La reproducción es un proceso biológico que permite la creación de nuevos organismos, siendo una propiedad común de todas las formas de vida conocidas.

T

Trinquete de Muller

En genética evolutiva se conoce por trinquete de Muller al proceso por el que los genomas de una población asexual acumulan mutaciones perjudiciales de forma irreversible.

V

Variabilidad genética

La variabilidad genética se refiere a la variación en el material genético de una población o especie, e incluye los genomas.

Variación

Es un fenómeno cotidiano en la naturaleza y por ello hay una notable variabilidad entre los individuos de una misma familia, así como entre familias dentro de una misma variedad, especie o raza

LITERATURA CITADA

- Abramjan, A., Frýdlová, P., Jančúchová-Lásková, J., Suchomelová, P., Landová, E., Yavruyan, E., y Frynta, D. (2019). Comparing developmental stability in unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia*. *Evolution & Development*. 21: 175– 187.
- Arnold, S. J., y Peterson, C. R. (2002). A model for optimal reaction norms: The case of the pregnant garter snake and her temperature-sensitive embryos. *The American Naturalist*, 160(3), 306–316. <https://doi.org/10.1086/341522>.
- Avise, J. C., Quatro, J. M., y Vrijenhoek, R. C. (1992). Molecular clones within organismal clones: Mitochondrial DNA phylogenies and the evolutionary histories of unisexual vertebrates. *Evolutionary Biology*, 26:225-246.
- Băncilă, R., Van Gelder, I., Rotteveel, E., Loman, J. y Arntzen, J.W. (2010). Fluctuating asymmetry is a function of population isolation in island lizards. *Journal of Zoology*, 282: 266-275. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00736.x>.
- Beardie, K., y McCoy, C.J. (1964). Variation and relationships of the teiid lizard *Cnemidophorus angusticeps*. *Copeia* 1964: 561–570.
- Bell, G. (1982). The masterpiece of nature. Univ. of California Press, Berkeley, CA
- Bererhi, B., Wapstra, E., Schwartz, T.S. *et al.* (2019). Inconsistent inbreeding effects during lizard ontogeny. *Conserv Genet* 20, 865–874. <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01180-6>
- Booth, W., Johnson, D. H., Moore, S., Schal, C., y Vargo, E. L. (2011). Evidence for viable, non-clonal but fatherless *Boa constrictors*. *Biology letters*, 7(2), 253–256. doi:10.1098/rsbl.2010.0793.

Campbell, J.A. (1998). Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. *Animal Natural History Series*, Vol. 4, University of Oklahoma Press, USA.

Card, D.C., Vonk, F.J., Smalbrugge, S. *et al.* (2021). Genome-wide data implicate terminal fusion automixis in king cobra facultative parthenogenesis. *Sci Rep* 11, 727. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86373-1>

Cole, C. J. (1979). Chromosomal inheritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles. *Journal of Heredity*, 70, 95-102.

Crawford, D. J., E. Ruiz, T. F. Stuessy, E. Tepe, P. Aqueveque, F. Gonzalez, R. J. Jensen, G. J. Anderson, G. Bernardello, C. M. Baeza, U. Swenson y M. Silva. (2001). Allozyme diversity in the endemic flowering plant species of the Juan Fernandez Archipelago, Chile: ecological and historical factors with implications for conservation. – *American Journal of Botany*, 88: 2195–2203.

Cuellar, O. (1971). Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. *The Journal of Morphology*, 133: 139-166.

Cullum, A. J. (2000). Phenotypic variability of physiological traits in populations of sexual and asexual whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). California, USA: University of California.

Darevsky, I. S., L. A. Kupriyanova y T. Uzzell. (1985). Parthenogenesis in reptiles. 411-526. *Biology of the Reptilia*. Vol. 15B. C. Gans y F. Billet (eds.). Wiley, New York.

Darevsky, I. S. (1992). Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. 21- 39. *Herpetology: current research on the biology of amphibians and reptiles*. K. Adler (ed.).

Proceedings of the First World Congress of Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contribution on Herpetology, Oxford, Ohio.

Dawley, R. M., y Bogart J. P. (1989). Evolution and ecology of unisexual vertebrates. New York State Museum, New York.

Dessauer, H. C. y Cole C. J. (1989). Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. 49-71. *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York.

Elizalde-Rocha, S. P., Méndez-de la Cruz, F. R., Méndez-Sánchez, J. F., Granados-González, G., y Hernández-Gallegos, O. (2008). Variación morfológica de la lagartija partenogenética *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): implicaciones evolutivas y de conservación [Morphologic variation of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): evolutionary and conservation implications]. *Revista de biología tropical*, 56(4), 1871–1881.

Esquer-Garrigós, Y. S., (2008). Variación y estructura genética en la lagartija de cola rayada *Aspidoscelis hyperythra* (Sauria: Teiidae) mediante en el uso de marcadores microsatélites. (Tesis de maestría). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, B. C. S.

Feldheim, K.A., Clews, A., Henningsen, A., Todorov, L., McDermott, C., Meyers, M., Bradley, J., Pulver, A., Anderson, E. y Marshall, A. (2017). Multiple births by a captive swellshark *Cephaloscyllium ventriosum* via facultative parthenogenesis. *J Fish Biol*, 90: 1047-1053. doi: 10.1111/jfb.13202.

Flores-Villela, O. (1993). Herpetofauna Mexicana. Carnegie Museum of Natural History 171-73.

Frankham, R. (1998). Inbreeding and extinction: island populations. – *Conservation Biology*, 12: 665–675.

Freeland, J. R., (2005). Molecular ecology. Ed. John Wiley and Sons, Ltd. England. 388 pp.

Fritts, T. (1969). The Systematics of the Parthenogenetic Lizards of the *Cnemidophorus cozumela* Complex. *Copeia*, 1969(3), 519-535. Doi:10.2307/1441932

Fujita MK, y Moritz C. (2009). Origin and evolution of parthenogenetic genomes in lizards: current state and future directions. *Cytogenet Genome Res.* 127(2-4):261-272.

Harmon, T.S., Kamerman, T.Y., Corwin, A.L. y Sellas, A.B. (2016). Consecutive parthenogenetic births in a spotted eagle ray *Aetobatus narinari*. *J Fish Biol*, 88: 741-745. doi:10.1111/jfb.12819.

Hernández Gallegos, O., Manríquez Morán, N. L., Méndez de la Cruz, F. R., Villagrán Santa Cruz, M. y Cuellar, O. (1998). Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatan Peninsula of México. *Biogeographica*, 74:117-124.

Hernández, G. O., Méndez, C. F. R., y Méndez, S. J. F. (2010). Reproducción en reptiles: Morfología, ecología y evolución. Toluca, México: Universidad Autónoma del Estado de México.

Hernández-Gallegos, Oswaldo, López-Moreno, Ana Esthela, Méndez-Sánchez, José Fernando, Rheubert, Justin Lloyd, & Cruz, Fausto Roberto Méndez-de la. (2015). Ámbito

hogareño de *Aspidoscelis cozumela* (Squamata, Teiidae): una lagartija partenogenética microendémica de Isla Cozumel, México. *Revista de Biología Tropical*, 63(3), 771-781.

Jackson, J. F. (1973). A search for the population asymmetry parameter. *Systematic Biology*, 22(2), 166–170.

Jančúchová-Lásková, J., Landová, E., y Frynta, D. (2015). Are genetically distinct lizard species able to hybridize? A review. *Current Zoology*, 61(1), 155–180.
<https://doi.org/10.1093/czoolo/61.1.155>

Kearney, M., Fujita, M.K., y Ridenour, J. (2009). Lost sex in the reptiles: constraints and correlations. See Schön et al. 2009, pp. 447–74.

Kearney, M., y Shine R. (2004). Developmental success, stability, and plasticity in closely related parthenogenetic and sexual lizards (*heteronotia*, gekkonidae). *Evolution* 58(7), 1560-1572.

Lampert, K. P. (2008). Facultative parthenogenesis in vertebrates: reproductive error or chance?. *Sexual Development* 2: 290–301.

Lazić, M.M., Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A., y Crnobrnja-Isailović, J. (2013). Lizards from Urban Areas Are More Asymmetric: Using Fluctuating Asymmetry to Evaluate Environmental Disturbance. *PLoS ONE* 8 (12): e84190.

Leary, R. F., y Allendorf, F. W. (1989). Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology. *Trends in ecology & evolution*, 4(7), 214–217.
[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90077-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90077-3)

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. J., Wright, J.W., Cole, C. J., y Bezy, R. L. (1970). Natural Hybridization Between the Teiid Lizards *Cnemidophorus Sonorae* (Parthenogenetic) and *Cnemidophorus Tigris* (Bisexual). *Systematic Biology*. 19(2), 114-127. doi: 10.2307/2412449.

Lynch, M., y Gabriel, W. (1983). Phenotypic evolution and parthenogenesis. *The American Naturalist*, 122:745-764.

Manríquez-Morán, N. L., Villagrán-Santa Cruz, M., y Méndez-de la Cruz, F. R. (2000). Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology* 34:634-637.

Manríquez-Morán, N. L. (2002). Origen y diversidad clonal en las especies de lagartijas partenogenéticas del complejo *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia: Teiidae). (Tesis inédita de doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Manríquez Morán, N. L. (2007). Diversidad clonal en los lacertilios unisexuales del género *Aspidoscelis*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 15:1-12.

Jordan, M., Perrine, N., y Carter, E. (2015). An Independent Observation of Facultative Parthenogenesis in the Copperhead (*Agkistrodon contortrix*). *Journal of Herpetology*, 49(1), 118-121.

MacCulloch, R. D., Murphy, R. W., Kupriyanova, L. A., Darevsky, I. S., y Danielyan, F. D. (1995). Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome*, 38:1057–1060.

- Maynard S., J. (1978). The evolution of sex. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K
- Medica, P. A. (1967). Food habits, habitat preference, reproduction, and diurnal activity in four sympatric species of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in South Central New Mexico. Bull. So. Cal. Acad. Sci.
- Moritz C, Brown WM, Densmore LD, Wright JW, Vyas D, Donnellan S, *et al.* (1989). Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and Heteronotia (Gekkonidae). In “Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates” Ed by M Dawley, JP Bogart, New York State Museum Bulletin 466, New York, pp 87–112.
- Muller, H. (1964). The relation of recombination to mutational advance. Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms Of Mutagenesis, 1(1), 2-9. doi: 10.1016/0027-5107(64)90047-8.
- Neaves, W.B., y Baumann, P. (2011). Unisexual reproduction among vertebrates. Trends Genet. 27(3):81–88
- Normark, B., y Kirkendall, L. (2009). Parthenogenesis in Insects and Mites. *Encyclopedia Of Insects*, 753-757. doi: 10.1016/b978-0-12-374144-8.00201-0.
- O'Shea. (2016). *Eunectes murinus* (Green Anaconda) Reproduction / Facultative Parthenogenesis. *Herpetological Review*. 47. 73.
- Palmer A. R., y Strobeck, C. (1986). Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. Annual Review of Ecology, *Evolution, and Systematics* 17: 391-421.

Palmer, A. R., y Strobeck, C. (1992). Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica*, doi:10.1348/000712601162284.

Parker, E. D., y Selander, R. K. (1984). Low clonal diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*, 40:245-252.

Parker, E. D., Walker, J. M., y Paulissen, M. A. (1989). Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. En R. M. Dawley y J. P. Bogart.

Parsons, P. A. (1990). Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol Rev*, 65: 131–145.

Pearcy, M., Hardy, O. y Aron, S. Thelytokous. (2006). Parthenogenesis and its consequences on inbreeding in an ant. *Heredity* 96, 377–382. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800813>.

Ramachandran, R, y McDaniel, C. D. (2018). Parthenogenesis in birds: a review, *Reproduction*, 155(6), R245-R257.

Schall, J. (1978). Reproductive Strategies in Sympatric Whiptail Lizards (*Cnemidophorus*): Two Parthenogenetic and Three Bisexual Species. *Copeia*, 1978(1), 108-116. doi:10.2307/1443830.

Schuett, G. W., Fernandez, P. J., Gergits, W. F., Casna, N. J., Chiszar, D., Smith, H. M., Mitton, J. B., Mackessy, S. P., Odum, R. A. y Demlong, M.J. (1997). Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes. *Herpetological Natural History* 5: 1–10.

Schuett, G.W., Fernandez, P. J., Chiszar, D. y Smith, H. (1998). Fatherless sons: a new type of parthenogenesis in snakes. *Fauna* 1: 19–25.

Sinclair, E. A., Pramuk, J. B., Bezy, R. L., Crandall, K. A., y Sites, J. W. (2010). DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates. *Evolution* 64: 1346–1357.

Shine, R., Langkilde, T., Wall, M., y Mason, R. T. (2005). The fitness correlates of scalation asymmetry in garter snakes *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Functional Ecology*, 19(2), 306–314. doi:10.1111/j.1365-2435.2005.00963.x

Sites, J. W., Reeder, T.W., y Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42:227–44.

Soule, M., E. (1967). Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard. *American Naturalist* 101:141-160

Taylor, H., y Cooley, C. (1995). A Multivariate Analysis of Morphological Variation among Parthenogenetic Teiid Lizards of the *Cnemidophorus cozumela* Complex. *Herpetologica*, 51(1), 67-76.

Taylor, H., Cole, C., Manning, G., Cordes, J., y Walker, J. (2012). Comparative Meristic Variability in Whiptail Lizards (Teiidae, *Aspidoscelis*): Samples of Parthenogenetic *A. tessellata* Versus Samples of Sexually Reproducing *A. sexlineata*, *A. marmorata*, and *A. gularis septemvittata*.

Taylor, H., Cole, C., y Cooley, C. (2014). Origins and Evolution in the *Aspidoscelis* cozumela Complex of Parthenogenetic Teiid Lizards: Morphological and Karyotypic Evidence and Paradoxes. *Journal of Herpetology*, 48(3), 343-354.

Van Dongen, S. y L. Lens (2000): The evolutionary potential of developmental instability. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 326–335.

Van Valen, L. (1962). A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16(2), 125–142.

Vrijenhoek, R. C., y Lerman, S. (1982). Heterozygosity and developmental stability under sexual and asexual breeding systems. *Evolution*, 36(4), 768–776. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1982.tb05443.x>

Vrijenhoek, R. C. (1989). Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates. 24-31. In: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. R. M. Dawley y J. P. Bogart (eds.). Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York.

Vrijenhoek, R. C. (1998). Animal clones and diversity: are natural clones generalists or specialists? *Bioscience* 48: 617-628

Walker, J. M., Cordes, J. E., y Taylor, H. L. (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.

Watt. P. C., Buley, K. R., Sanderson, S., Boardman, W., Ciofi, C., y Gibson, R. (2006). Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature*, 444:1021-1022.

Williams, G. C. (1975). *Sex and evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

White, M. J. D. (1978). Modes of speciation. W. H. Freeman and Co., San Francisco, CA.

Young, W. P., Wheeler, P. A., y Thorgaard, G. H. (1995). Asymmetry and variability of meristic characters and spotting in isogenic lines of rainbow trout. *Aquaculture*, 137(1–4), 67–76. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01117-X](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01117-X).

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

ANEXOS

Anexo 1. Cuadro de tamaño de la muestra y rango de la prueba de Kruskal-Wallis para el CP1.

SP.	Tamaño Muestra	Rango Promedio
<i>A. angusticeps</i>	17	42.9412
<i>A. cozumela</i>	19	54.1053
<i>A. deppii</i>	17	34.8824
<i>A. maslini</i>	21	41.8095
<i>A. rodecki</i>	14	49.0714

Anexo 2. Cuadro de tamaño de la muestra y rango de la prueba de Kruskal-Wallis para el CP2.

SP.	Tamaño Muestra	Rango Promedio
<i>A. angusticeps</i>	17	46.9412
<i>A. cozumela</i>	19	41.1579
<i>A. deppii</i>	17	33.9412
<i>A. maslini</i>	21	46.5238
<i>A. rodecki</i>	14	55.8571

Anexo 3. Fotografías y descripción de las nueve características de escutelación evaluadas en este trabajo.

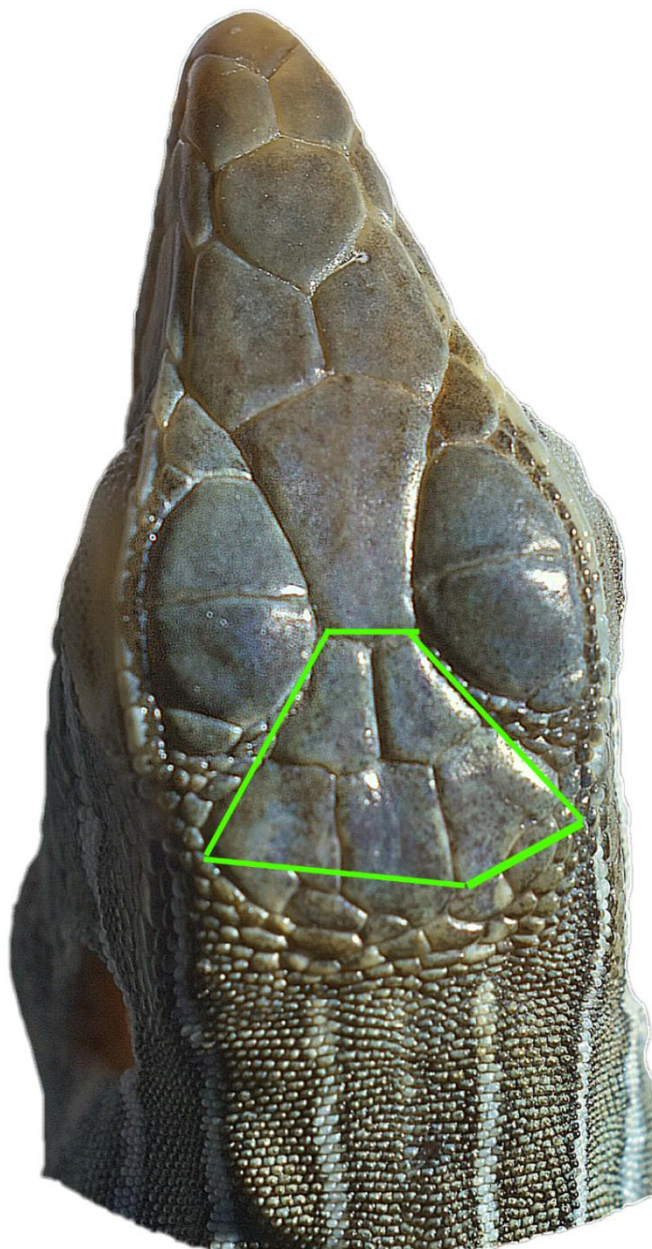


Figura 1. FRP-Número total de escamas frontoparietales.

Número total de escamas ubicadas detrás de los ojos, entre las escamas frontales y las escamas parietales.



Figura 2. COS-Número total de escamas circumorbitales en ambos lados de la cabeza.

Número total de escamas contando en filas individuales desde las escamas temporales agrandadas dorsal y anteriormente contra las escamas mediales agrandadas. Basado en Zweifel



Figura 3. LSG-2-Número total de gránulos supraoculares en ambos lados de la cabeza.

Número de escamas granulares entre las escamas superciliares y las escamas supraoculares del lado derecho ubicadas anterior a una línea imaginaria opuesta a la sutura entre el tercer y cuarto supraoculares.



Figura 4. PSC- Escamas alrededor del perímetro de las escamas parietales e interparietales

Suma total de escamas alrededor del perímetro de las escamas parietales e interparietales.



Figura 5. SO-Número total de escamas supraoculares.

Número total de escamas. Normalmente, cuatro están presentes por encima de cada región orbital.

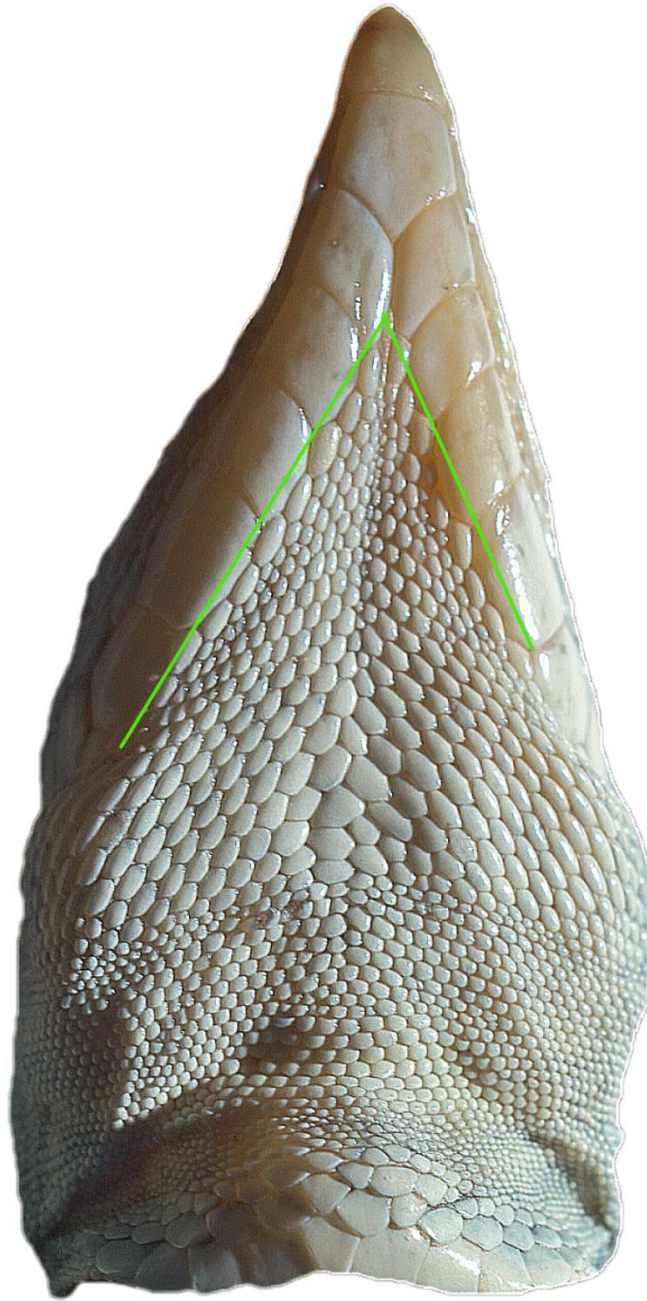


Figura 6. GS-Número de escamas gulares.

Escamas situadas en la parte anterior de la región gular o garganta.

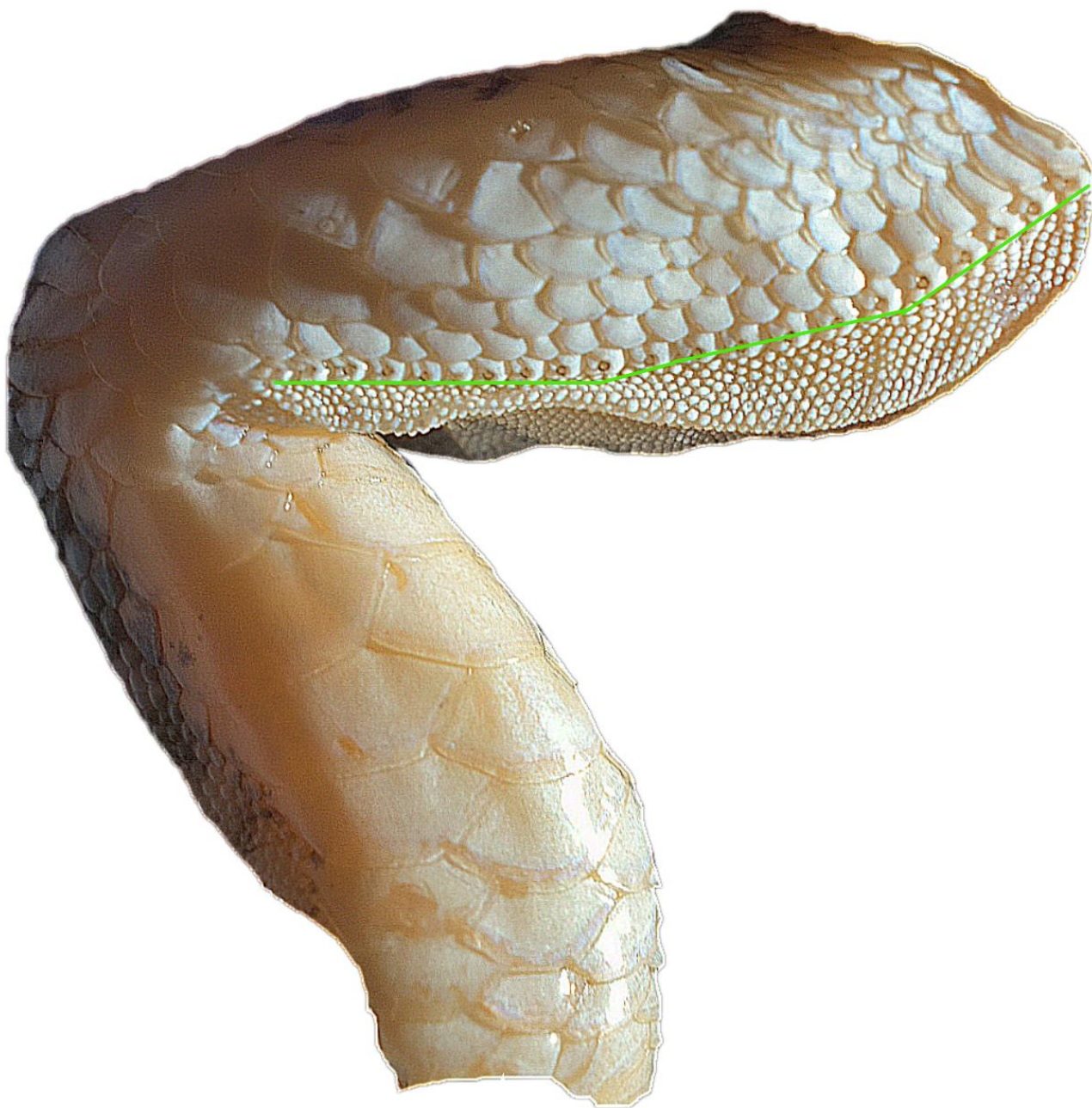


Figura 7. FP- Número total de poros femorales.

Número total de poros en las superficies ventrales de ambas extremidades posteriores.



Figura 8. SDL-1-Número de láminas subdigitales.

Número de laminillas en la superficie ventral del cuarto dedo de ambas extremidades.

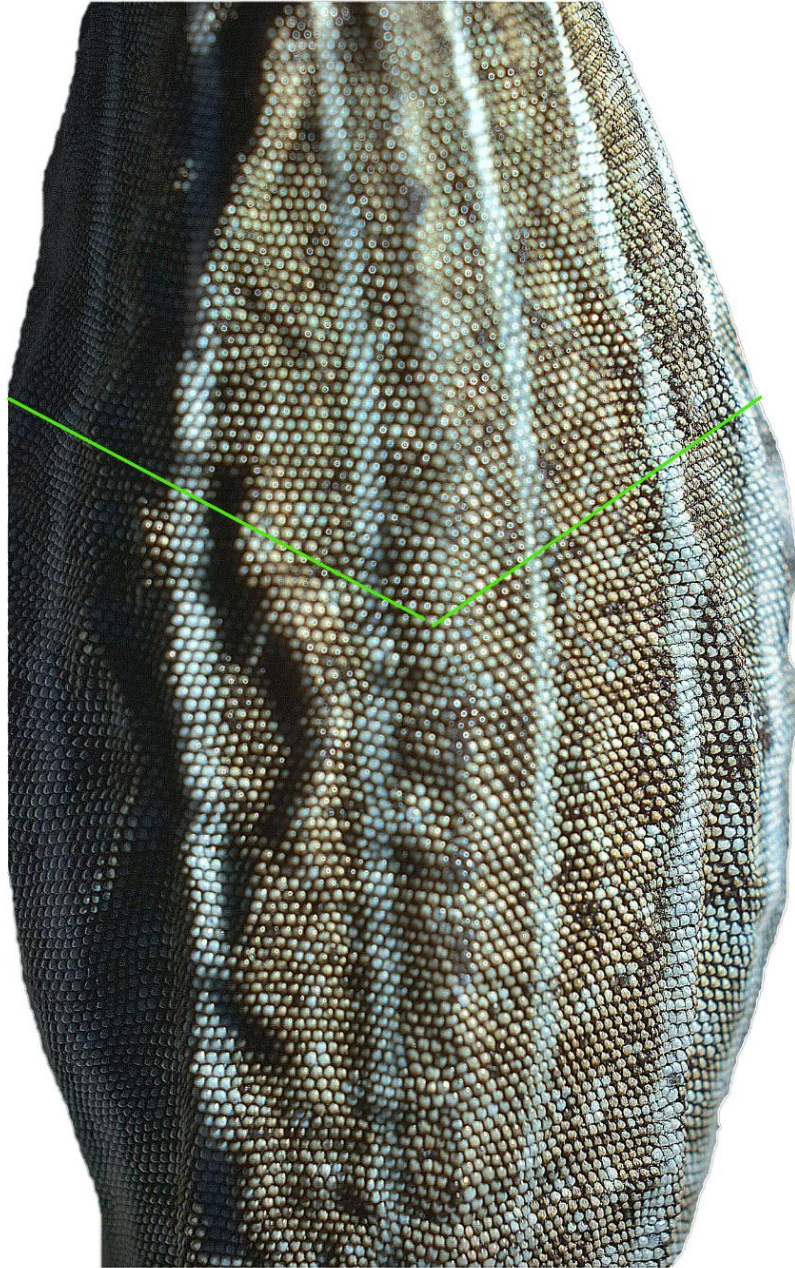


Figura 9. GAB-Número de escamas dorsales alrededor de la región media del cuerpo.

Gránulos alrededor del cuerpo medio, número de escamas desde un punto adyacente a las escamas ventrales del lado derecho (a medio camino entre las extremidades posteriores y las anteriores) sobre el dorso hasta un punto similar en el lado izquierdo.