

00343

4
2 2j



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

VARIACION GEOGRAFICA Y SISTEMATICA DE
Sciurus Yucatanensis (Rodentia : Scluridae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)
P R E S E N T A :
HUGO ANTONIO RUIZ PIÑA

DIRECTORA DE TESIS
M. EN C LIVIA SOCORRO LEON PANIAGUA

MEXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1994



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICO ESTA TESIS A MI ESPOSA, ANA GISELA, POR HABER SIDO EL MOTOR QUE SIEMPRE ME IMPULSÓ HACIA ESTA META, POR HABER TENIDO LA FUERZA INQUEBRANTABLE PARA SOPORTAR LAS AUSENCIAS, Y AÚN ASÍ, QUERER REGALARME UN FUTURO LLENO DE ALEGRÍA Y FELICIDAD PLENA.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
LISTA DE FIGURAS Y CUADROS	iv
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
GENERALIDADES DE LA FAMILIA <i>Sciuridae</i>	4
DISTRIBUCIÓN E HISTORIA TAXONÓMICA DE <i>Sciurus yucatanensis</i>	5
ÁREA DE ESTUDIO	10
MATERIAL Y MÉTODOS	17
RESULTADOS	25
DISCUSIÓN	45
TRATAMIENTO TAXONÓMICO DE <i>S. yucatanensis</i>	51
LITERATURA CITADA	53
APÉNDICE 1	61
APÉNDICE 2	65

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi profunda gratitud a todas aquellas personas que me orientaron y apoyaron durante mis estudios y trabajo de tesis, ya sea con su amistad o con sus ideas y argumentos siempre interesantes.

De manera especial, agradezco a mi directora de tesis, Livia León Paniagua, por la confianza depositada en mí, por su interés en otorgarme lo necesario para el desarrollo de mi trabajo, ya que sin su ayuda y apoyo, esta tesis difícilmente hubiera llegado a feliz término.

A los integrantes de mi comité tutorial, Carmen Pozo de la Tijera, Guillermina Urbano Vidales, Adolfo Navarro Sigüenza, quienes a pesar de mis inconsistencias me impulsaron para corregir el rumbo. De igual forma, quisiera hacer extensivo este agradecimiento a Isolda Luna Vega, Víctor Sánchez Cordero y David Espinosa Nahum, quienes afortunadamente se unieron en la etapa final de la tesis.

A mis padres Mirna del Socorro Piña de Ruiz y Luis Reyes Ruiz Canto, por regalarme la vida, formar mi educación y enseñarme el camino de la libertad. De la misma manera, a mis hermanos Lidia, Luis, Alejandro, Patricia y Ricardo, por su solidaridad y cariño que siempre me han hecho patente.

A la Familia Flores Serrano, por su gran apoyo moral y económico durante mis estudios, y porque siempre creyeron en mí, principalmente al M. en C. José Salvador Flores Guido por su desinteresada y gran ayuda moral durante mis estudios.

A Rosa María Flores Serrano y René Padrón Rosales, por su amistad y cariño, por facilitarme un espacio vital para estudiar, comer y dormir, y compartir momentos de alegría y esparcimiento.

Mi sincero y eterno agradecimiento a una persona que ha influido decisivamente en mi formación como profesional abriéndome las puertas a la investigación y por otorgarme su amistad y apoyo incondicional, el Dr. Jorge Zavala Velázquez.

Fuè muy afortunado al contar con la amistad sincera y abierta de muchas personas, quienes me hicieron sentir como en casa en el Museo de Zoología; siempre los llevaré en mi corazón: Claudia Rodríguez, Isabel Vargas, Griselda Escalona, Ela Martínez, Ada Ruiz, Rocío Villalón, Blanca Hernández, Leticia Ríos, Elsa Cárdenas, Livia León, Maribel Castillo, Fernando Mendoza, Gabriel Pérez, Armando Luis, Adolfo Navarro, Oscar Flores, Hesiquio Benítez, Héctor Alad, Saúl Aguilar, Efraín Hernández, Alfonso Delgadillo y Alejandro Gordillo.

Agradezco a los proyectos DGAPA IN-203493 y 201789, otorgados al Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por el apoyo financiero para los viajes de campo y para la revisión de ejemplares en museos de E.U. De igual forma, agradezco a Jorge Llorente y Armando Luis por el apoyo logístico del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Mi agradecimiento por el apoyo logístico y financiero al Museo de Zoología del Centro de Investigaciones de Quintana Roo y sobre todo, a Carmen Pozo de la Tijera, quien siempre se preocupó por mi trabajo de campo en Quintana Roo, brindándome su amistad y hospedaje en su hogar.

A los doctores Jorge Zavala Velázquez y Mario Barrera Pérez, les agradezco el haberme facilitado las instalaciones del Laboratorio de Parasitología y Micología de CIR "Dr. Hideyo Noguchi", UADY y por los vehículos proporcionados para mis viajes de campo en Yucatán.

También quiero agradecer a la Subdirección de Becas de la UNAM, por la beca de Intercambio Académico que me proporcionaron durante mis estudios de maestría y el desarrollo de mi tesis.

Griselda Escalona, Hesiquio Benítez, Townsend Peterson y Luis Godínez, contribuyeron en la asesoría y aportaron valiosas sugerencias en la aplicación y comprensión de los análisis estadísticos y multivariados.

No obstante a sus múltiples ocupaciones, Griselda Escalona, Fernando Mendoza, Hesiquio Benítez, Víctor Crisci, Mark Engstrom, Philip Myers, Robert Zink y Robert Dowler, cedieron parte de su tiempo para corregir los borradores de esta tesis e hicieron invaluable correcciones al documento final.

Quisiera agradecer a las personas que me ofrecieron su ayuda y compañía durante el trabajo de campo para la captura de ardillas, mis amigos; Enrique Escobedo, Angel Polanco, Antonio Padrón, Javier Escobedo, siempre estuvieron en la mejor disponibilidad de colaborar. A mis guías de campo en Quintana Roo, Cirilo González y Armando Hernández, de quienes aprendí el valor de la humildad y de su experiencia en la selva. También agradezco a Velia Castellanos por su valiosa ayuda en Balancán, Tabasco.

También quiero agradecer a Livia León, Carmen Pozo, Oscar Sánchez, Fernando Cervantes, Ticul Alvarez, Juan Carlos López, Enrique Escobedo, Alfred Gardner, Robert Fisher, Thorvald Holmes, Robert Timm, Lawrence Heaney, Philip Myers, Michael Carleton, Mark Engstrom, Burton Lim, Guy Musser, Ted Daeschler, Mark Hafner, Suzanne McLaren, Laura Abraczinskas, Maria Rutzmoser, curadores y responsables de las colecciones mastozoológicas de México, E.U. y Canadá, por haber hecho todo lo posible para facilitarme la revisión de los ejemplares. A Mary Lecroy del American Museum of Natural History, por haberme facilitado la gafa de colores que utilicé en mi trabajo de tesis.

Agradezco profundamente a Ellaine Holmes, Thorvald Holmes y Adrián Nieto, por su disponibilidad para facilitarme su casa y su ayuda durante mi estancia en Lawrence, Kansas; a Peter Bichier y Héctor Alad, desinteresadamente me brindaron su apoyo y un sitio para pasar la noche en Washington; un nuevo amigo, Andrei Mariz quien me brindó su amistad y compañía en Ann Arbor, Michigan; a Pat Ahrens y Gloria Lake por su auxilio eficaz en mi trabajo en Ann Arbor, Michigan.

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

FIGURA 1. Distribución de <i>Sciurus yucatanensis</i>	6
FIGURA 2. Mapa de la Península de Yucatán	11
FIGURA 3. Clima de la Península de Yucatán	14
FIGURA 4. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán	16
FIGURA 5. Caracteres Craneales utilizados en el estudio	19
FIGURA 6. Caracteres de Patrón de Coloración utilizados en el estudio	21
FIGURA 7. Agrupamiento de localidades (OGUs)	22
CUADRO 1. Valores Estadísticos de las OGUs	26
CUADRO 2. Valores Estadísticos de la OGU C	29
CUADRO 3. Valores Estadísticos de la OGU H	30
FIGURA 8. Variación Norte-Sur de caracteres craneales de las OGUs	33
FIGURA 9. Variación Norte-Sur de caracteres craneales de las OGUs	34
CUADRO 4. Resultados de Variación Geográfica entre OGUs	35
CUADRO 5. Variación Intra e InterOGUs	36
CUADRO 6. Resultados del Análisis de Componentes Principales	37
FIGURA 10. Proyección de Componentes Principales	39
FIGURA 11. Resultados del Análisis de Agrupamiento de caracteres craneales	40
FIGURA 12. Resultados del Análisis de Agrupamiento de caracteres de coloración	41
CUADRO 7. Estados de carácter de los caracteres de coloración de las OGUs	42
CUADRO 8. Presencia y longitud de los copetes auriculares (CAU) en las OGUs	44

RESUMEN

Sciurus yucatanensis (Rodentia:Sciuridae) es una ardilla gris con distribución restringida a la Península de Yucatán. Desde que fue descrita en 1877 por J.A. Allen, este taxón no había sido sujeto a una evaluación taxonómica, a excepción de las descripciones de las subespecies *S. y. baliolus* (Nelson, 1901) y *S. y. phaeopus* (Goodwin, 1932). En este estudio, se evaluaron los patrones de variación craneal y de coloración, y patrón de coloración de las poblaciones de *S. yucatanensis* en toda su área de distribución, mediante el uso de análisis univariados y multivariados. Se hizo un agrupamiento de localidades (OGUs) para la detección de la variación geográfica y no geográfica. El análisis de los resultados obtenidos por Componentes Principales y de Agrupamiento (Cluster) de los caracteres escogidos, revelaron dos agrupaciones de OGUs; una agrupación que representa poblaciones del norte y noreste, y otra representante del centro y sur de la Península de Yucatán. La presencia de características de coloración y patrón de coloración únicas, la ausencia de evidencia de intergradación y la gran diferencia estadística observada (<0.001) en los caracteres craneales entre ambas poblaciones, permiten inferir que representan dos especies distintas (*S. yucatanensis* y *S. baliolus*). De igual manera, se consideraron los eventos históricos del Pleistoceno como causas probables para explicar la divergencia de las especies propuestas. Finalmente, se discute brevemente los conceptos de especie biológico y filogenético de especie para la definición de *S. yucatanensis* y *S. baliolus*.

INTRODUCCIÓN

La variación geográfica es definida como la presencia de diferencias genotípicas y/o fenotípicas en las poblaciones de una especie como respuesta a presiones selectivas con base en su distribución espacial (Futuyma, 1976). El estudio de la variación geográfica siempre ha sido de mucho interés para los taxónomos que trabajan principalmente a niveles infraespecíficos, ya que permite establecer y cuantificar el patrón y el grado de diferenciación morfológica y genética entre poblaciones aisladas; desde un contexto evolutivo, su papel principal radica en su inferencia sobre la naturaleza de la especie y la especiación (Gould y Johnston, 1972). De igual forma, el estudio de la variación geográfica permite detectar patrones de relación entre poblaciones de una especie (i.e. variación clinal, aislamiento geográfico y zonas de intergradación) (Mayr, 1970). Algunos autores han enfatizado en la distinción entre los componentes genéticos y no genéticos de la variación geográfica (Zink y Remsen, 1986), ya que si bien se ha demostrado que ciertos patrones de variación se originan y mantienen por selección natural (o adaptación local), las diferencias genotípicas y fenotípicas a menudo no covarían significativamente (Barrowclough, 1980). Por ello, la influencia de los factores ambientales o no genéticos, podría ocasionar confusión en inferencias sobre procesos evolutivos y patrones históricos (Chernoff, 1982).

Las diferencias en tamaño e intensidad de coloración relacionados con el medio, es una característica que comparten los vertebrados homeotermos, aves y mamíferos (Kowalski, 1981; James, 1983). Estas diferencias han sido resumidas en varias reglas ecogeográficas (i.e. Regla de Allen, Regla de Gloger y Regla de Bergman) (Paterson, 1978; Zink y Remsen, 1986). No obstante, no todos los vertebrados parecen obedecer, por lo menos en el mismo grado, estas reglas ecogeográficas; por ejemplo, se considera que la coloración de las aves de Norteamérica parece seguir un patrón que se ajusta a la regla de Gloger, mientras que aún no se ha demostrado que las reglas de Bergman y de Allen expliquen la variación en tamaño encontrada en estos organismos (Zink y Remsen, 1986). Entre los mamíferos, las ardillas arborícolas del género *Sciurus* se caracterizan por presentar una gran variación geográfica e individual, misma que ha complicado su tratamiento taxonómico (Allen, 1877; Alston, 1879-1882; Nelson, 1899; Alvarez, 1961; Leopold, 1977; Musser, 1968; Hall, 1981). Además, pocos estudios han examinado la variación morfológica de los miembros de este taxón utilizando métodos multivariados, por lo que se desconocen las tendencias de variabilidad morfológica que pudieran exhibir este grupo de

roedores.

El subgénero *Sciurus* agrupa la mayoría de las especies de ardillas cuya distribución incluye parcial o totalmente el territorio de México. Entre éstas, se encuentra *S. yucatanensis*, una ardilla gris con distribución restringida a la Península de Yucatán. Debido al elevado endemismo biótico que presenta la Península de Yucatán (Barrera, 1962), esta región ha sido objeto de numerosos estudios en relación a su mastofauna (i.e. Gaumer, 1917; Birney *et al.*, 1974; Jones *et al.*, 1974; entre otros); no obstante, la mayoría de ellos han sido de carácter distribucional y no existe alguno que haya examinado los patrones de variación de sus especies utilizando análisis multivariados. Por esta razón, el conocimiento taxonómico de *S. yucatanensis* es incompleto y, desde su descripción, esta especie no ha sido objeto de una evaluación taxonómica.

El objetivo de este trabajo fue el de estudiar las características fenotípicas, principalmente de morfometría craneal y patrones de coloración, que presentan las poblaciones de *S. yucatanensis* en su área de distribución, utilizando análisis univariados y multivariados, para reconocer sus posibles patrones de variación intra e interpoblacional. Con estos análisis, se pretendió establecer si las poblaciones de *S. yucatanensis* presentan clinas o variaciones geográficas continuas en su morfología, que sugieran la existencia de un flujo genético interpoblacional importante, variaciones que resultan determinantes para la definición de su *status* taxonómico.

GENERALIDADES DE LA FAMILIA *Sciuridae*

La Familia *Sciuridae* consta de 49 géneros y 251 especies. Su distribución es casi cosmopolita, con excepción de la región Australiana, Madagascar, el sur de Sudamérica, Egipto y la Península de Arabia (Novak y Paradiso, 1983). El género *Sciurus* consta de seis subgéneros y 28 especies cuya distribución en el continente americano abarca desde el sur de Canadá hasta Panamá (Hall, 1981; Hoffman *et al.*, 1993).

El arreglo subgenérico actual del género *Sciurus* está basado principalmente en algunas características craneales y de morfología externa (Hall, 1981; Bryant, 1945). Las ardillas pertenecientes al subgénero *Sciurus*, presentan las siguientes características; a) un cráneo deprimido posteriormente y que carece de crestas prominentes; b) los arcos zigomáticos son casi paralelos al eje longitudinal del cráneo, carácter que los diferencia de los otros géneros de la familia (en estos últimos tienden a converger anteriormente); c) el paladar duro es amplio, casi cuadrado posteriormente y termina más allá del último molar; d) el agujero infraorbital siempre forma un canal; e) los tubérculos maseteros son frágiles; f) su fórmula dental es, I (incisivos) 1/1; C 0/0; P (premolares) 1-2/1; M (molares) 3/3= 20-22; M₁ y M₂ (primer y segundo molar maxilar) tienen cuatro crestas transversales (la segunda y la tercera son más prominentes) y terminan en cúspides bien definidas; M₃ (tercer molar maxilar) presenta una cresta transversal prominente; generalmente carecen de P₃ (tercer premolar maxilar), pero cuando se presenta, éste es vestigial; g) su tamaño corporal es mediano; h) la cola tiene un pelaje denso; i) las orejas son prominentes, con manchas en la base dorsal de algunas especies (Alvarez, 1961; Hall, 1981; McLaughlin, 1984).

El área de distribución antigua de la familia *Sciuridae* abarca desde el Oligoceno al Reciente en Europa y Norte América; del Pleistoceno al Reciente en Asia y el Reciente en América del Sur y África (McLaughlin, 1984). Este taxón está considerado como el grupo más primitivo del orden *Rodentia* (Alvarez, 1961; Emry y Thorington, 1984). El hallazgo de un esqueleto esciúrido (*Protosciurus*) de principios del Oligoceno, que presenta mucha similitud osteológica con el género *Sciurus*, sobre todo con *S. niger* (Emry y Thorington, 1982), permiten especular que estos mamíferos han divergido tan poco de sus ancestros que se les ha llegado a considerar fósiles vivientes (Emry y Thorington, 1984). A diferencia de este conservacionismo

osteológico, las especies del género *Sciurus* presentan una gran plasticidad fenotípica, a la cual se le ha atribuido su origen a factores climáticos (Nelson, 1899; Musser, 1968, 1970). La evidencia de esta plasticidad ha sido documentada por numerosos autores desde el siglo pasado, y ha hecho difícil el establecimiento de las relaciones taxonómicas de las ardillas arborícolas.

DISTRIBUCIÓN E HISTORIA TAXONÓMICA DE *S. yucatanensis* Allen, 1877.

S. yucatanensis es uno de los taxa endémicos a la Península de Yucatán (incluyendo además, el norte de Belice y gran parte de Guatemala), aunque llega a alcanzar el este de Tabasco y noreste de Chiapas (Musser, 1968); actualmente son reconocidas tres subespecies, *S. y. yucatanensis* (Allen, 1877), *S. y. ballotus* (Nelson, 1901) y *S. y. phaeopus* (Goodwin, 1932), con distribución en el norte, centro y sur de la Península, respectivamente (Figura 1). En toda su área de distribución es simpátrica con poblaciones de *S. deppei* (Hall, 1981), en el noreste de Guatemala con *S. variegatoides* (Harris, 1937), y con *S. aureogaster* en una pequeña región en Secanquim, Guatemala, al noreste de Chiapas, y en Monte Cristo, Tabasco (Musser, 1968).

S. yucatanensis fue descrita por Allen en 1877, basado en ejemplares colectados en Mérida, en el estado de Yucatán. Las características que llevaron a este autor a la descripción de este taxón fueron: talla pequeña, orejas angostas y puntiagudas, pelaje áspero y la presencia de una franja centro-dorsal café-amarillenta, concluyendo que "...es un animal específicamente distinto de cualquier otra especie del género *Sciurus*" (Allen, 1877). Posteriormente otros autores (Allen y Chapman, 1897; Nelson, 1899; Gaumer, 1917) abundaron en otras características de la coloración y aspecto del pelaje de este taxón, y cuya descripción se menciona a continuación: *S. yucatanensis* es una ardilla que presenta un pelaje largo y áspero; las partes superiores, incluyendo las patas, son generalmente de una coloración grisácea y negra-parduzca (algunas veces mezclada con una coloración amarillenta); a lo largo de la mitad del dorso se observa un tono más amarillento y, en los lados de la nariz, cuerpo y patas, presenta una tonalidad gris pálida; las partes inferiores varían de blanco a gris-parduzco pálido; la coloración dorsal de la cola presenta un tono oscuro (a excepción de la base que es de coloración como el dorso) y las puntas del pelo terminan en blanco, lo que le da una apariencia "lavada"; ventralmente en la cola se observa una línea negra bien definida en cada lado del centro (dos barras angostas negras),

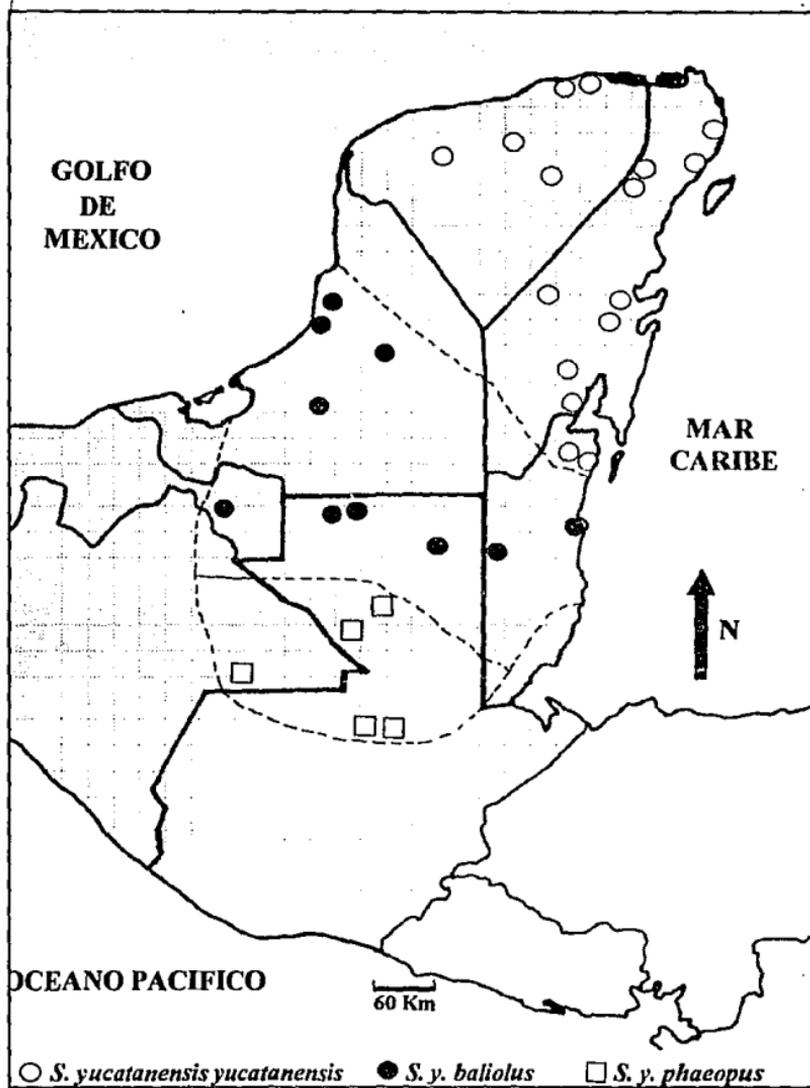


FIGURA 1. Distribución de *Sciurus yucatanensis*. Modificado de Hall (1981).

además, una banda extensa delimita el área central y la punta está finamente punteada de blanco; las orejas algunas veces son color gris oscuro, manchadas con blanco, observándose una mancha de pelo muy fino en la base posterior de las orejas, cuyo color varía de blanco sucio a rojizo-amarillento (manchas postauriculares); una de las principales características de esta especie, es que en las puntas de las orejas presenta copetes de pelo de color amarillento, que pueden alcanzar de 8 a 9 mm de largo, aunque se piensa que la presencia de este copete es estacional; algunas veces se presenta un anillo blancuzco-amarillento alrededor del ojo.

En 1901 E.W. Nelson al analizar un individuo macho colectado en Apazote, Campeche, México, encontró una coloración más oscura en el dorso y en las partes inferiores que en *yucatanensis*, diferencia que consideró importante para la descripción de *S. y. baliolus*. Restringió el área de distribución de esta subespecie a los bosques húmedos del sur de Campeche, y los límites con Tabasco. Sin embargo, consideró la posibilidad de alcanzar regiones del norte de Yucatán donde se presenta la selva mediana subperennifolia.

En 1932 Goodwin describió la subespecie *S. y. phaeopus*, basándose en una serie de 11 ejemplares colectados en el centro de Guatemala. El ejemplar tipo fue colectado en Secanquim, Distrito de Alta Verapaz, en Guatemala, a 560 metros de altitud. Parte de la descripción hecha por Goodwin es la siguiente: *S. y. phaeopus* presenta una coloración uniforme más oscura, especialmente en las extremidades, y de manera más notable, en la acentuación de las marcas oscuras. Como caracteres diagnósticos de la descripción de esta subespecie, Goodwin (1934) estableció algunas marcas oscuras en algunas regiones de la cabeza. Por ejemplo, esta subespecie presenta una pequeña mancha amarillenta sobre la nariz, alrededor del ojo presenta un anillo (que lo diferencia de *baliolus*), en la base posterior de las orejas es evidente una mancha negra y un copete en las puntas de las orejas. Sin embargo, algunos especímenes pueden carecer de las manchas postauriculares negras, las cuales están ausentes o sólo ligeramente indicadas en *baliolus*. Estableció que la variación individual de *phaeopus* consiste principalmente en la acentuación de las tonalidades negras. Este mismo autor consideró que esta subespecie es similar a *baliolus* en cuanto a caracteres generales, pero con diferencias importantes en coloración y patrón de coloración, aunque planteó la posibilidad de intergradación entre ambas subespecies en el norte de Guatemala (Goodwin, 1934).

Como es evidente, en las descripciones de las subespecies no se establecieron diferencias de osteología craneal, únicamente se basaron en características de coloración y patrón de coloración. En este contexto, algunos autores notaron ciertas diferencias interpopulacionales en *S. yucatanensis*; por ejemplo, Gaumer (1917) encontró diferencia entre sexos en el color ventral en ejemplares colectados en Izamal, Yucatán. Según este autor, las hembras se caracterizaban por tener el vientre amarillento, y los machos totalmente blanco. Murie (1935), encontró diferencias en la coloración dorsal y ventral en ejemplares de Belice. Jones *et al.*, (1974) enfatizaron la gran diferencia en coloración y tamaño que presentan las poblaciones del sur con las del norte de la Península.

Con respecto al cráneo, se ha establecido que la principal diferencia de *S. yucatanensis* con otras especies congénicas de distribución simpátrica es el tamaño, que junto con *S. deppei*, son las especies más pequeñas que se distribuyen en México. Al respecto, Alvarez (1961) consideró como características craneales diagnósticas de *S. yucatanensis*, la longitud total del cráneo menor de 46 mm, la longitud de los huesos nasales y la anchura interorbital menor de 17 mm, entre las más importantes. Hall (1981) distinguió a *S. yucatanensis* de las demás especies del subgénero *Sciurus*, por tener la longitud craneal más pequeña del grupo (menor de 45 mm).

Algunos autores han aportado información adicional sobre la variación geográfica e individual de esta especie. No obstante, debido a la carencia de un buen número de ejemplares, esta información es confusa y a veces contradictoria. Tal es el caso de Nelson (1899), quien consideró a *S. yucatanensis* atípica dentro del subgénero *Echinosciurus* (= *Sciurus*), por presentar mechones de pelo o copetes blancuzcos en la punta de las orejas, carácter que consideró de importancia taxonómica para distinguirla de otras ardillas mexicanas y centroamericanas. No obstante, consideró como variación individual la ausencia de estos copetes auriculares, además de ligeros cambios en las tonalidades y patrón de coloración. A nivel craneal, Nelson (1899) sólo encontró diferencias de tamaño respecto a *S. aureogaster*.

Jones *et al.* (1974) en una revisión de la distribución geográfica de los mamíferos de la región mexicana de la Península de Yucatán, no encontraron diferencias importantes entre *baliolus* y *yucatanensis*, por lo que sugirieron suprimir el nombre subespecífico de *baliolus*. Así mismo, mencionaron que *S. yucatanensis* presentaba una variación geográfica clinal, siendo los

individuos más pequeños y pálidos en el norte, y más grandes y oscuros en el sur, sin embargo, el reducido número de especímenes disponibles para ellos, no les permitió ir más allá de una sugerencia.

Las relaciones entre *S. yucatanensis* y otras especies congénéricas son confusas. Harris (1937), realizó una extensa revisión morfológica de *S. variegatoides*, y aunque consideró la posibilidad de que estas especies se encuentren en el noreste de Guatemala, no encontró evidencia de intergradación. Sin embargo, Musser (1968) sugirió la existencia de flujo genético entre estos dos taxa. Este último autor, concluyó que ambas especies son muy similares en coloración y en el patrón de coloración, a las poblaciones de Chiapas y Guatemala de *S. variegatoides*, por lo que argumentó la posibilidad de intergradación entre estas dos especies. Posteriormente, Hall (1981) consideró a estos dos taxa específicamente distintos con base en características craneales y de coloración.

El único registro fósil de *S. yucatanensis* lo constituyen los restos óseos hallados en las cuevas de Loltún, Yucatán (Alvarez y Polaco, 1982). A partir de este material, los autores establecieron que esta especie es de edad pleistocénica.

Además de lo ya mencionado, existen otros trabajos que únicamente hacen referencia a las localidades de colecta de esta especie o únicamente citan su distribución geográfica (Allen y Chapman, 1897; Allen, 1906; Hatt, 1938; Hatt y Villa, 1950; Ingles, 1958; Goldman, 1951; Laurie, 1953; Barrera, 1962; Birney *et al.*, 1974).

ÁREA DE ESTUDIO

La Península de Yucatán es una región que presenta características bióticas y abióticas exclusivas, que la distinguen del resto del territorio mexicano. Ubicada en el sureste del país, esta región comprende los estados mexicanos de Campeche, Yucatán, Quintana Roo, la porción este de Tabasco y noreste de Chiapas; también se encuentra incluido el norte de Guatemala (El Petén) y todo el territorio de Belice (Figura 2). Su área se encuentra comprendida entre los paralelos 16° a 22° latitud norte y 86° a 91° longitud oeste, y cubre una superficie de 300,000 km² (López-Ramos, 1979). Los límites de la Península de Yucatán son: al norte y noroeste por el Golfo de México, al noreste por el Mar Caribe, al sur por el relieve del Arco de La Libertad, que incluye el Petén de Guatemala y las Montañas Cockscob en Belice.

GEOLOGÍA. La geología de la Península de Yucatán es relativamente simple, con depósitos de caliza planos, dolomita y cuerpos evaporíticos del Cenozoico (López-Ramos, 1979). Se considera que la Península pertenece geológicamente a América del Norte, formando parte de la llamada Llanura Costera del Atlántico Norte junto a la planicie costera del Golfo de México (López-Ornat, 1983). La formación de la Península es muy reciente, y su origen se atribuye a levantamientos epirogénicos sucesivos que se iniciaron desde el Cenozoico Superior (Buterlin, 1958). A principios del Mioceno comenzó un hundimiento de la Península de Yucatán dando como resultado que el mar inundase el sureste de la misma, formándose bahías de poca profundidad, canales e islas (Wadell, 1926; Robles-Ramos, 1959). Durante el Mioceno Superior comenzó un levantamiento, que posteriormente fue un hundimiento en el Plioceno. Actualmente, existe de nuevo una emersión de la región noreste-este de la Península (Wadell, 1926). En toda la Península de Yucatán no existe actividad sísmica y volcánica.

La base de la Península de Yucatán se constituye en el Eoceno tardío a principios del Mioceno; la mitad austral se constituye durante el Mioceno y la mitad septentrional emerge en el Plioceno, y continuando aún esta emergencia durante el Pleistoceno-Holoceno (Barrera, 1962).

Existe evidencia suficiente para establecer que una tercera parte del norte de la Península, así como sus costas, estuvieron sumergidas durante el Pleistoceno (Jones *et al.*, 1973). Otras regiones quizá estuvieron inundadas en el Eoceno, sin embargo, no existen datos que apoyen una sumersión posterior. Tampoco existe evidencia de que esta región haya sufrido un cambio

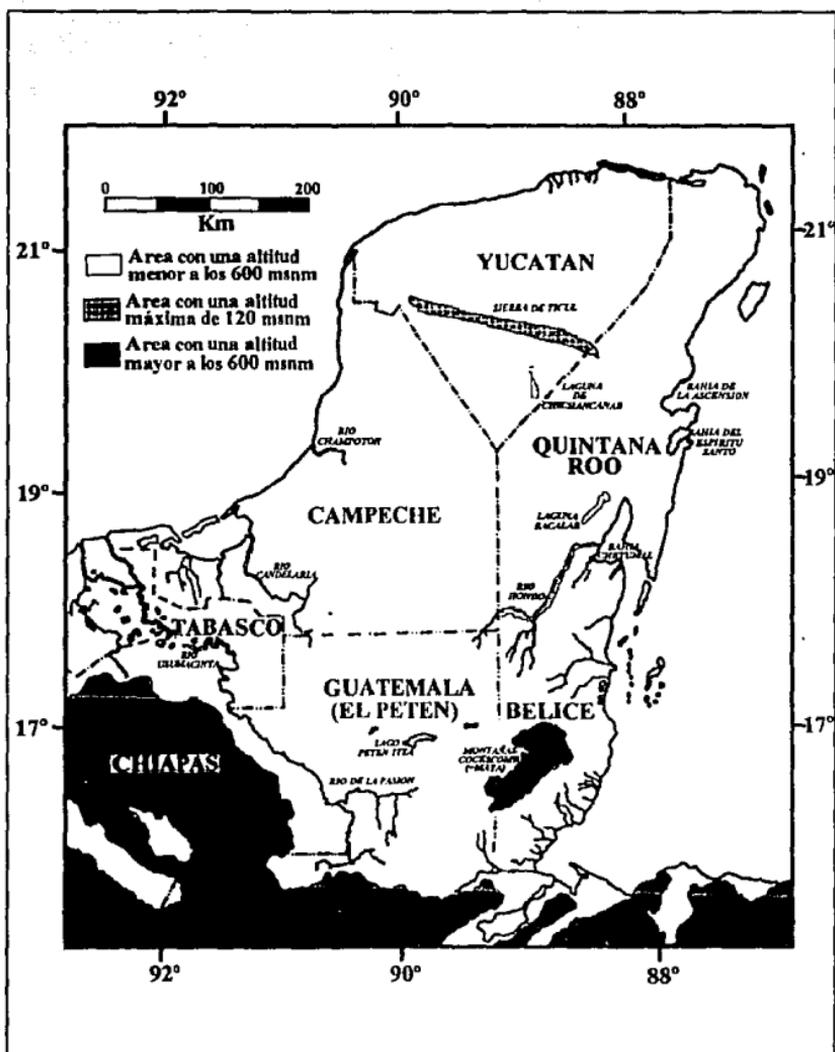


FIGURA 2. Mapa de la Península de Yucatán, mostrando los principales relieves topográficos y características hidrológicas. Modificado de Lee (1980).

climático importante en al menos los últimos 1400 años (Page, 1933 in Paynter, 1955).

GEOLOGÍA HISTÓRICA (López-Ramos, 1979): Se considera que gran parte de la Península era de carácter platafórmico en el Paleozoico, estando sumergida hasta el Triásico-Jurásico. En el Cretácico Inferior comenzó un depósito de grandes masas evaporitas, que fueron las responsables de la formación de las masas salinas presentes en el subsuelo del norte del Petén de Guatemala. Sin embargo, el resto de la Península que corresponde a México y Belice, carece de masas salinas lo que sugiere que la sedimentación de evaporitas (calizas, dolomias y anhidritas) se inició en el Albiano-Cenomaniano (Comancheano), condiciones que prevalecieron durante el Cretácico Superior en la parte media y sur de la Península, y casi en todo el Terciario. Es interesante denotar que el norte de la Península estuvo sumergido durante el Cretácico Superior y parte del Terciario, confiriéndole a esta región características margosas. Durante el Plioceno tardío y el Cuaternario la península adquirió la forma actual, aunque siguen desarrollándose grandes alineamientos de arrecifes de tipo biostromal al norte del Banco de Campeche.

FISIOGRAFÍA. La Península de Yucatán está formada por una meseta calcárea que presenta una ligera inclinación en dirección sur a norte (Barrera, 1962). Aproximadamente el 95% de su territorio presenta alturas no mayores a los 200 msnm (Rzedowsky, 1981) (Figura 2). Gran parte del territorio de la Península carece de accidentes topográficos importantes, a excepción de la Sierra de Ticul cuya longitud es de 120 km y no sobrepasa los 150 m de altitud (Barrera, 1962). La parte central de la Península se eleva a una altitud no mayor a los 350 msnm en el sureste de Campeche (Paynter, 1955). En Belice, las Montañas de Cockscomb constituyen la formación orográfica de mayor importancia alcanzando una altitud de 1158 msnm (Wadell, 1926). En contraste con estas cadenas montañosas, en el norte de Guatemala se presenta las tierras bajas del Petén, región que se encuentra rodeada en el oeste, este y sur por las montañas de Chiapas, Alta Verapaz y las Montañas de Cockscomb, respectivamente. El Petén es una región llana y cuya elevación en su mayor parte, es menor a los 330 msnm (Murie, 1935).

La Península de Yucatán puede dividirse en tres regiones que presentan características distintas: a) La Planicie Mérida-Valladolid-Puerto Juárez, localizada en el norte de la Península, y que se extiende con una ligera inclinación de norte a sur, elevándose muy pocos metros del nivel del mar; b) La Sierra de Ticul y, c) la Planicie Central, que es un área extensa localizada al sur y suroeste de la sierra de Ticul. El límite sur de esta planicie lo constituye la parte norte del Petén guatemalteco, al sureste las montañas de Cockscorn, al este el Mar Caribe, y al oeste el Golfo de México. Esta planicie es un terreno ligeramente rugoso u ondulado, con excepción de algunas lomas en el sur y sureste de Quintana Roo que se unen entre sí y forman pequeñas cadenas orientadas de norte a sur.

HIDROGRAFÍA. Las condiciones hidrográficas de la Península de Yucatán son muy especiales debido a las características de su subsuelo. Abundan formas de tierra calizas debido a su naturaleza calcárea. La región norte de la Península presenta una zona de cenotes y carece de drenaje superficial (Barrera, 1962). En la parte norte y central de la Península no existen ríos, el agua de las lluvias se percola en los suelos superficiales y forman un manto freático muy cerca de la superficie. Estas corrientes subterráneas ocasionalmente disuelven las calizas superficiales, dando origen a los cenotes, muy comunes en el norte de la península (López-Ramos, 1979). Al oeste de la Península, se localiza el río Candelaria y, al este se encuentra el río Hondo que sirve de frontera entre México y Belice (López-Ramos, 1979) (Figura 2). Los cuerpos de agua más sobresalientes de la Península son, la Laguna de Chichancanab en Quintana Roo, el Lago Petén Itzá en el Petén guatemalteco.

CLIMA. El clima de la Península se caracteriza por ser tropical subhúmedo con una temperatura promedio anual relativamente constante (Paynter, 1955). El tipo de clima predominante es Aw (caliente subhúmedo con lluvias en verano), aunque es preciso resaltar que se presentan diferentes subtipos climáticos (Figura 3). El subtipo BS se localiza sólo en la esquina noroeste de la Península, y el resto presenta un clima tipo Aw (tropical lluvioso, con una larga temporada de secas), con los subtipos Aw₁ y Aw₂ que varían de acuerdo a la precipitación pluvial (García, 1988). En la Península son muy marcadas las temporadas de lluvias y de secas; la temporada de lluvias se inicia desde junio y finaliza en noviembre, y la de secas, abarca los meses de diciembre

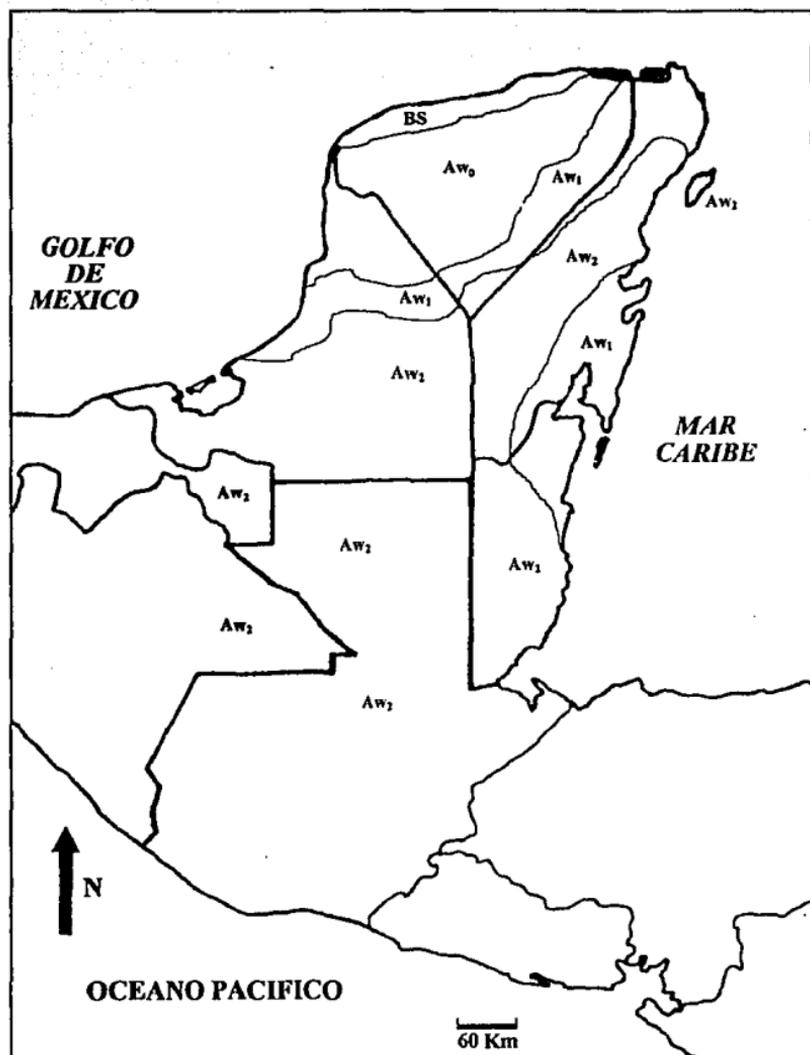


FIGURA 3. Tipos de Climas presentes en la Península de Yucatán. Modificado de García (1988).

hasta junio (Goldman, 1951). Durante el período de secas, suelen presentarse algunas lluvias ocasionales, que aunado a la presencia de neblina, mantienen el ambiente húmedo. Estas lluvias son ocasionadas por los vientos que prevalecen en las costas del Caribe y en el sureste de la Península (Goldman, 1951). A pesar de que existe una marcada estacionalidad en la precipitación pluvial, existen ciertas zonas donde este parámetro climático difiere significativamente con el resto de la Península. De esta manera, existe un marcado incremento en la cantidad de precipitación pluvial en una dirección norte-sur, donde en el departamento de Alta Verapaz, específicamente en las cadenas montañosas de Pocolhá, la precipitación llega a alcanzar un valor de 5000 mm (Stuart, 1950), mientras que en el extremo norte de Yucatán (Mérida) este factor climático es del orden de 450 mm (García, 1988). Cabe señalar que en la figura 3, se tomó la nomenclatura de García (1988) para designar el tipo de clima prevaleciente en Belice y Guatemala, esto se hizo con base en los valores de precipitación pluvial ahí registrados en la literatura.

VEGETACIÓN. La vegetación de la Península de Yucatán, como es de esperarse, es muy diversa. En términos generales, puede decirse que existe un incremento en altura de la vegetación de norte-sur, y de la costa al interior (Miranda, 1959; Jones *et al.*, 1973). Los tipos de vegetación que existen en la Península incluyen desde matorral xerófilo y selva baja caducifolia en el norte de Yucatán y en el extremo norte de Quintana Roo, hasta selva alta perennifolia en el sur de Quintana Roo, Campeche, Belice y Guatemala (Miranda, 1959;; Rzedowsky, 1981) (Figura 4). En la franja costera de Yucatán existe un tipo de selva baja (menos de 15 metros de altura) de aspecto más xerófilo, que se caracteriza por cactáceas candelabrifomes (Rzedowsky, 1981). Los denominados "bajos" presentes en el norte de Yucatán, son considerados como una variante del matorral espinoso. Estos "bajos" son hondonadas de suelos profundos, y que por su mal drenaje, se inundan temporalmente (Miranda, 1959). Lundell (1937) consideró que el matorral xerófilo y selva baja decidua encontrados en el norte de la Península, son consecuencia de la técnica de agricultura "roza-tumba-quema" utilizada por los mayas durante siglos, y que modificaron la selva alta subperennifolia que una vez estuvo presente en el norte de la Península.

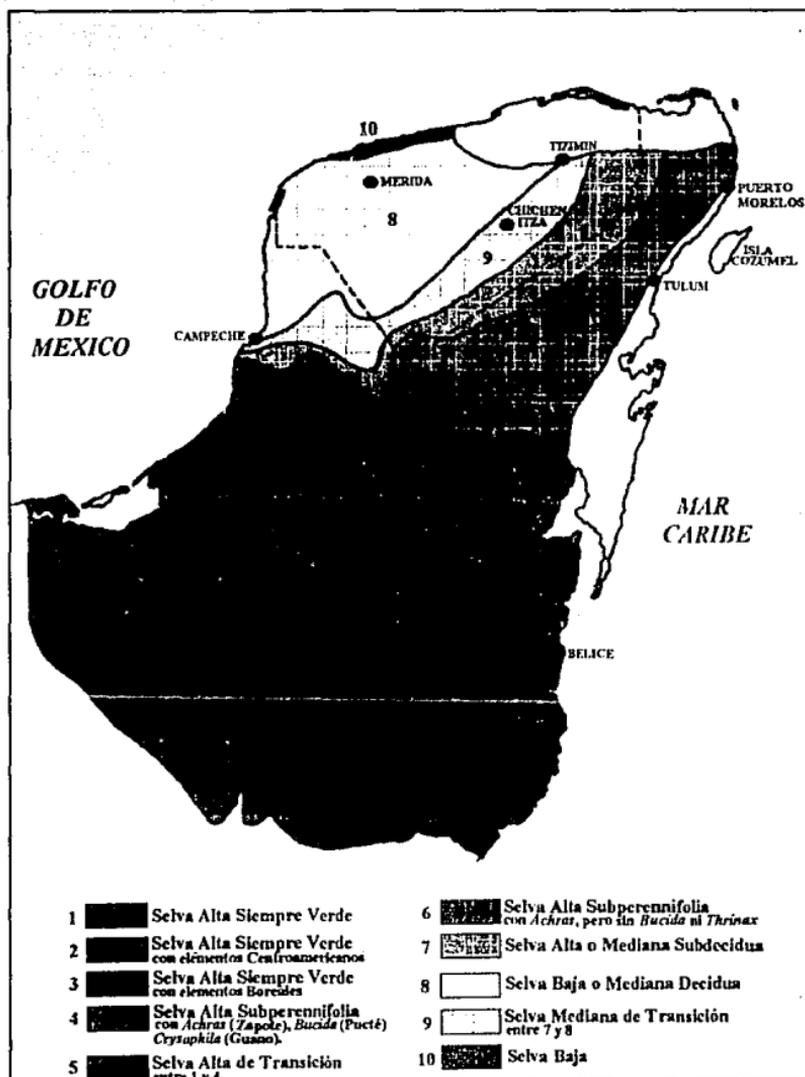


FIGURA 4. Vegetación de la Península de Yucatán. Modificado de Miranda (1959).

La vegetación de la Península se torna más alta y exuberante a medida que se avanza hacia el sur. En una gran extensión del estado de Quintana Roo la vegetación es del tipo selva alta subperennifolia, a excepción de sus costas del norte y del este, donde los manglares son abundantes al igual que alrededor de la Laguna de Términos en Campeche (Flores *et al.*, 1971). La selva alta o mediana subdecidua se presenta intercalándose a manera de transición entre la selva baja o mediana de transición y la selva alta subperennifolia. Esta selva subdecidua se extiende como una franja sinuosa estrecha que va desde el Cabo Catoche en el noreste de Yucatán, hasta el norte de Champotón (Rzedowsky, 1981). En Campeche, todo Belice y el Petén de Guatemala los tipos de vegetación son muy similares a los de Quintana Roo, no obstante, la presencia de *Bucida* y *Crysophila*, caracterizan su selva alta subperennifolia (Miranda, 1959). Ya en terrenos del centro y sur de Belice, se localiza una vegetación que incluye elementos boreales como son los bosques templados de las montañas de Cockscomb. En el departamento de Alta Verapaz en Guatemala, se presenta una diversidad vegetacional que incluye Selva Alta Perennifolia, Sabanas, Bosque de Pino y Bosque de Niebla o Bosque Mesófilo de Montaña (Stuart, 1950).

MATERIAL Y MÉTODOS.

TRABAJO DE CAMPO: Con el fin de aumentar el número de ejemplares para el estudio, se realizó un trabajo de campo que incluyó siete salidas para coleccionar individuos de *S. yucatanensis*. Para la captura de las ardillas, se realizaron recorridos matutinos y vespertinos que son los horarios donde existe mayor actividad de estos roedores, y se utilizó escopeta y rifle de diversos calibres (principalmente del tipo "mostacilla" y calibre 21, respectivamente). Estas armas fueron propiedad de los habitantes o guías de cada localidad visitada. Durante este trabajo de campo se obtuvieron 11 ejemplares de *S. yucatanensis*, en los estados de Yucatán y Quintana Roo (ver Apéndice 1). Los ejemplares coleccionados fueron preparados obteniéndose piel y cráneo, y algunas veces el esqueleto completo (Hall, 1981) en el campo o, en su defecto, se conservaron en refrigeración para su preparación posterior en el laboratorio. Los ejemplares se depositaron en las colecciones mastozoológicas del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC) y en el Museo de Zoología del Centro de Investigaciones de Quintana Roo (MZCIQRO).

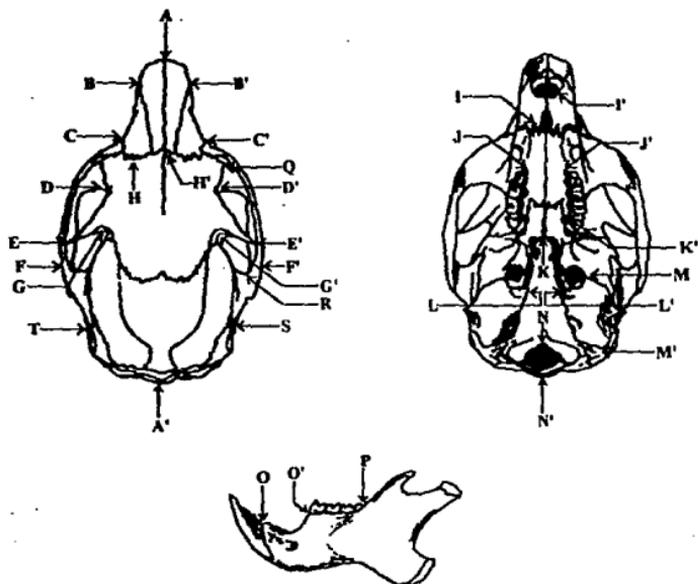
REVISIÓN DE EJEMPLARES EN COLECCIONES: En la revisión de ejemplares de *S. yucatanensis* depositados en colecciones científicas de México, se visitaron todas aquellas instituciones con especímenes de esta especie. Se realizó un viaje a las diferentes colecciones y museos de E.U. que poseen la mayoría de los ejemplares de *S. yucatanensis* depositados, con el fin de revisar la mayor cantidad de individuos. La lista de las instituciones de México y los E.U. visitadas se encuentra en el Apéndice 1.

Los viajes realizados a las diferentes colecciones de México y de E.U., así como las salidas de campo, tuvieron el apoyo financiero y logístico del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC) y del Museo de Zoología del Centro de Investigaciones de Quintana Roo (MZCIQRO).

OBTENCIÓN DE DATOS.

Caracteres Cuantitativos: Un total de 22 medidas craneales, con una precisión de 0.1 mm, fueron registradas para cada ejemplar utilizando un vernier digital (Mitutoyo Corporation, Mod. CD-6") (Figura 5). Los métodos para registrar estas medidas, fueron tomados de Goldman (1918), Moore (1959), Alvarez (1961), y Deblase y Martin (1981). Sólo se consideraron en el análisis individuos adultos para reducir al máximo el efecto de la edad en los análisis estadísticos. Los criterios utilizados para considerar a un individuo adulto están basados en trabajos previos que han demostrado ser confiables para discriminar entre juveniles y adultos (Musser, 1968; Diersing, 1980; Cothran, 1983). Estos criterios son: a) Suturas craneales completamente cerradas, principalmente la sutura entre los huesos basioccipital y basiesfenoide; b) Desgaste molar evidente, y c) Presencia del tercer premolar superior (P^3).

Se registraron también las medidas somáticas convencionales en mamíferos (**LTO**, longitud total; **LCO**, longitud de la cola vertebral; **LOJ**, longitud de la oreja desde la escotadura; **LPT**, longitud de la pata trasera). Estos datos se tomaron de las etiquetas originales de los colectores, sin embargo, debido a la heterogeneidad de personas y técnicas con que fueron tomadas, estos caracteres no se utilizaron en el análisis de variación geográfica y tampoco fueron sometidas a pruebas de significancia estadística al hacer las comparaciones entre muestras. También se registró la longitud de los copetes auriculares (**CAU**) (Figura 6).



Máxima Longitud del Cráneo (LMC); A-A'
 Mínima Constricción Postorbital (MCP); G-G'
 Máxima Longitud de los Nasales (MLN); A-H'
 Distancia entre Bulas Auditivas (DIB); L-L'
 Máxima Abertura Interzigomática (MIZ); F-F'
 Longitud de Línea Molar Maxilar (LJM); J'-K'
 Anchura Intermolar en P₁ (AIM); J-J'
 Longitud del Diastema Maxilar (LDM); I'-J'
 Longitud Del Rostro (LRO); A-H'
 Longitud del Paladar Duro (LPD); I-K
 Diámetro del Agujero Magno (DAM); N-N'

Longitud de la Bula Auditiva (LBA); M-M'
 Anchura del Rostro (LRO); C-C'
 Longitud del Diastema Mandibular (LDN); O-O'
 Máxima Anchura de los Nasales (MAN); B-B'
 Mínima Anchura Interorbital (MAI); D-D'
 Longitud entre Procesos Postorbitales (LIP); E-E'
 Longitud Postpaladar Duro (LTD); K-N'
 Longitud de Línea Molar Mandibular (LLN); O'-P
 Longitud Orbito-Nasal (LON); Q-A
 Longitud de la Órbita (LOR); Q-R
 Anchura del Cráneo (ACC); S-T

FIGURA 5. Caracteres craneales utilizados en el estudio. Dibujo modificado de Ellerman (1940).

Caracteres Cualitativos: Basándose en las descripciones de las subespecies de *S. yucatanensis*, y como un complemento a los caracteres craneales, se registraron los siguientes caracteres de coloración y patrón de coloración: **DOR**, color del dorso; **VIE**, color del vientre; **PAT**, color de las patas; **POR**, patrón de manchas en el borde interno de las orejas; **PDB**, franja oscura lateral; **MPA**, manchas postauriculares; **MAS**, máscara oscura; **MSO**, manchas oscuras sobre ojos; **CD**, franja centro-dorsal; **MPB**, mancha oscura en la base de la oreja (Figura 6). Los caracteres de patrón de coloración (**MPA**, **MAS**, **MSO**, **PDB**, **POR**, **CD** y **MPB**), fueron codificados para su análisis como: 0= Ausente o inaparente, 1= Ligeramente evidente, y 2= Evidente. La intensidad de color de las variables de coloración **VIE** y **PAT** fueron codificadas como 0= blanco, 1= gris-pálido a gris, 2= gris-oscuro a negro; y **DOR** se codificó como 0= gris pálido, 1= gris, 2= gris-oscuro a negro. La medición y descripción de los caracteres de coloración se realizó tomando como base el catálogo de colores de Smithe (1975). A pesar de que para *S. yucatanensis* se ha descrito la presencia de un anillo blancuzco o amarillento alrededor de los ojos, este carácter fue difícil de evaluar en muchos de los ejemplares revisados debido al manejo y técnicas de preparación de las pieles, por ello no fue considerado en este trabajo. De la misma forma, la coloración de la cola no fue considerada de importancia para la evaluación de la variación geográfica de *S. yucatanensis*, ya que en los ejemplares examinados se observó gran variación entre la coloración y los patrones de coloración, incluso entre individuos de la misma localidad.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los análisis estadísticos se realizaron en los paquetes SAS ver. 6.04 (S.A.S., 1987), NTSYS ver. 1.60 (Rohlf, 1988), STATGRAPHICS ver. 3.0 (STATGRAPHICS, 1985-1989), instalados en las computadoras del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

En el Apéndice 1, se enlistan los ejemplares adultos utilizados en este estudio. Estos ejemplares representaron 50 localidades que fueron agrupadas en unidades geográficas operacionales (OGUs) con el objeto de maximizar el tamaño de muestra y poder analizar la variación geográfica (Apéndice 2, Figura 7). Estos agrupamientos se realizaron con base en la proximidad geográfica entre localidades, en la continuidad de hábitat, y sin ninguna barrera física

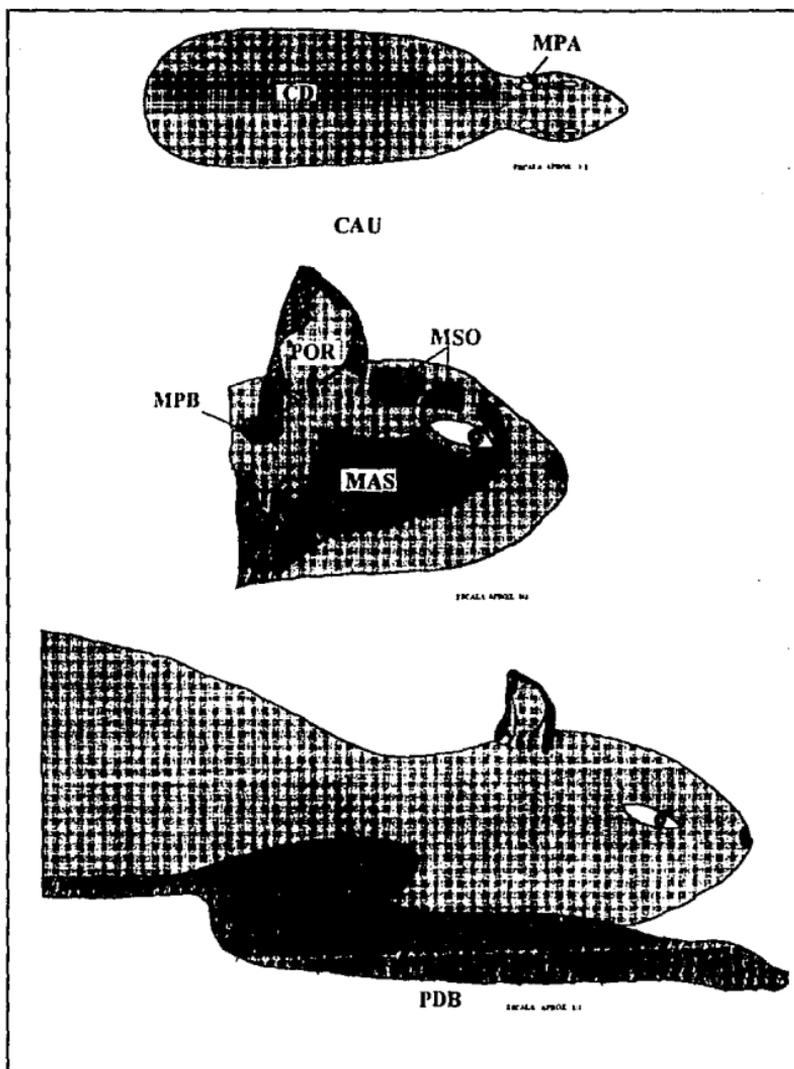


FIGURA 6. Caracteres de patrón de coloración utilizados en este estudio.

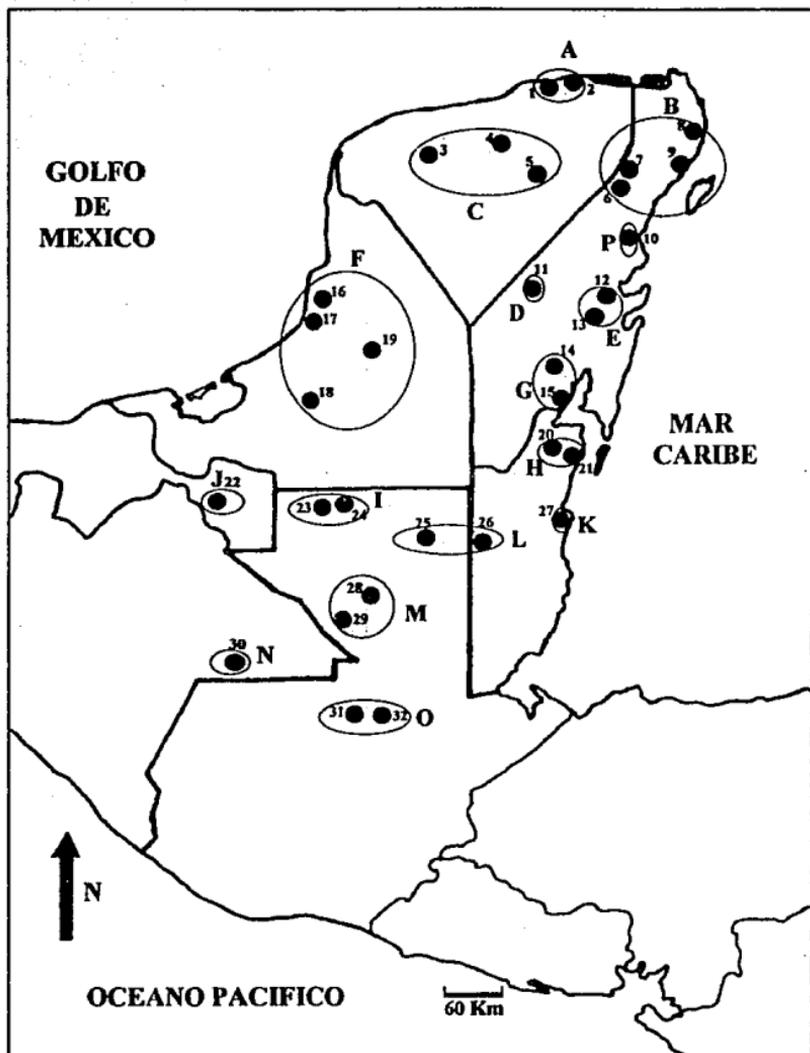


FIGURA 7. Agrupamiento de localidades (OGUs) utilizadas en el estudio. Los números corresponden a las localidades del Apéndice 2.

presente. No obstante a este agrupamiento, el tamaño de muestra obtenido fue menor de 20 en la mayoría de las OGU's, y como consecuencia ninguna variable craneal presentó una distribución normal al realizar la prueba de normalidad basada en Shapiro-Wilk (SAS, 1987). Por lo tanto, dada las características de estos datos, se determinó utilizar pruebas de significancia estadística no paramétrica o de distribuciones libres (Siegel, 1979). Las técnicas estadísticas no paramétricas no exigen una distribución normal de los datos, siendo las adecuadas para analizar los datos obtenidos en este trabajo.

VARIACIÓN NO GEOGRÁFICA

Para poder establecer la variación individual o intraOGU de los caracteres craneales, se calcularon los Coeficientes de Variación (CV) para cada carácter en dos OGU's geográficamente separadas y con el mayor número de muestra (OGU's C y H). Este coeficiente se define como la desviación estándar dividida entre la media, y generalmente es utilizado para establecer el grado de variabilidad intrapoblacional de caracteres taxonómicos (Lande, 1977; Straney, 1978). La variación debida al sexo fue establecida en estas mismas OGU's por los motivos ya antes expuestos, mediante la prueba de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov. Esta prueba examina los puntos de coincidencia entre dos conjuntos muestrales, de manera que a mayor coincidencia mayor probabilidad existirá que ambas muestras pertenezcan a un mismo grupo (Siegel, 1979).

Con respecto a las variables de coloración, la variación individual y entre sexos de éstas, fue cuantificada construyendo un intervalo de variación para cada variable en estas dos mismas OGU's. Este intervalo se construyó tomando como base el catálogo de colores de Smithe (1975), de igual forma, la descripción de la coloración siguieron los nombres del mismo catálogo.

VARIACIÓN GEOGRÁFICA.

Es importante enfatizar que en este estudio no se siguieron *a priori* los arreglos subspecíficos previamente reconocidos, es decir, se asumió que *S. yucatanensis* era monotípica, de manera que los agrupamientos de OGU's resultantes, no estuvieron influenciados por arreglos taxonómicos ya establecidos.

Los análisis utilizados para la detección de la variación geográfica, incluyeron técnicas univariadas y multivariadas. Entre las primeras se incluyen el cálculo de la media, desviación estándar y el coeficiente de variación para cada carácter craneal por OGU. En el análisis univariado, se intentó encontrar un patrón de variación analizando cada carácter por separado, construyendo un transecto de OGUs, siguiendo una dirección norte-sur definidos por sus coordenadas, para observar la tendencia de variación de estos caracteres.

Para probar la hipótesis de que existe variación geográfica entre OGUs, se realizó la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis (Siegel, 1979) comparando por pares de OGUs, esta prueba se basa en la sustitución por rangos de cada observación y cuya suma por grupo se somete a la prueba de hipótesis. La prueba de Kruskal-Wallis es utilizada con datos que presentan distribución continua y no exige igualdad en el tamaño de muestra (Siegel, 1979).

Las relaciones fenéticas entre OGUs, fueron exploradas por un análisis de Componentes Principales basado en una matriz de varianza-covarianza de las medias de las variables craneales. Este análisis resume la variabilidad encontrada en cada carácter, en vectores diferentes (o variables hipotéticas) e independientes entre sí, por lo tanto cada eje construido aporta información diferente (Crisci y López, 1983), de tal forma que las relaciones entre grupos están dadas por su cercanía en un espacio multidimensional. Otro análisis que se realizó para la exploración de las relaciones fenéticas entre OGUs, tanto con caracteres craneales y de coloración, fue el Análisis de Agrupamientos (o Clusters), técnica multivariada que clasifica objetos en categorías jerárquicas con base en una matriz de similitud o distancias. Ambas técnicas no asumen agrupamientos *a priori*, son complementarias y permiten una mejor interpretación de los resultados. Por ejemplo, el análisis de Componentes Principales refleja con mayor fidelidad relaciones entre grupos formados a bajos niveles de similitud (Rohlf, 1968 in Crisci y López, 1983); en cambio, en el análisis de agrupamientos las relaciones estrechas son distorsionadas en menor proporción que las uniones de baja similitud del fenograma construido (Crisci y López, 1983). En el caso de los caracteres de patrón de coloración, se calcularon las modas para cada carácter por OGU, para construir la matriz de similitud en el análisis de agrupamiento.

RESULTADOS

VARIACIÓN NO GEOGRÁFICA: Los valores estadísticos obtenidos para las OGU's se resumen en el Cuadro 1. En este cuadro se puede observar que los valores de coeficiente de variación (CV) de las OGU's C y H tuvieron un intervalo similar, aunque fue ligeramente mayor en la OGU H [1.84(LOR)-6.94(DIB) OGU H y 1.39(LMC)-6.26(DAM) OGU C]. Los caracteres AIM, DAM, DIB y LDN mostraron valores muy elevados de CV. Más que a una variabilidad natural, estos valores representaron errores en la medición en algunos ejemplares con estas estructuras flojas; para evitar la influencia de esta variación en los resultados, estos caracteres fueron eliminados en los análisis de variación geográfica. En general, casi todos los valores de CV de los caracteres craneales de la OGU H fueron mayores que los de la OGU C.

La prueba de comparación de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov reveló que ninguno de los caracteres craneales fueron significativamente diferentes entre los sexos, por lo tanto, estos resultados permitieron la combinación de los sexos en los análisis estadísticos posteriores ($\alpha_{KS} > 0.01$) (Cuadros 2 y 3).

En las variables de coloración y patrón de coloración, el grado de variación resultó ser mayor en la OGU H que en la OGU C. En la OGU C, la variación individual del color del dorso (DOR) consistió en la acentuación del tono amarillento (92-Pale Horn Color hasta 53-*Buff yellow*). Los lados del cuerpo siempre fueron más pálidos que el dorso. Este contraste en color, evidenció la presencia de la franja centro-dorsal (CD), cuya variación en color fue similar a la de DOR, aunque presentó una ligera variación en el ancho de esta franja (1-2); CD siempre estuvo presente en todos los individuos de esta OGU. La coloración del vientre (VIE), presentó una variación que fue desde blanco a un tono ligeramente amarillento (92-Pale Horn Color). En algunos ejemplares, esta coloración amarillenta sólo estuvo presente en ciertas partes ventrales, como una franja central, alcanzando el dorso de las patas, o como manchas en el cuello. El color de las patas (PAT), tuvo una variación que fue desde blancuzcas hasta amarillentas. Generalmente, la presencia del tono amarillento (de 92-Pale Horn Color a 53-*Buff-Yellow*), coincidió con la presencia de tonos amarillentos en el vientre. La coloración de las manchas postauriculares (MPA), se caracterizó por la variación desde blanca hasta amarilla (123D-Chamois), pasando por un tono amarillento más pálido (54-Cream Color). Salvo en escasos

CUADRO 1. Número de muestra (N), promedio (\bar{X}), desviación estándar (DE) y coeficientes de variación (CV) de las variables censales de las OGU's.

VARIABLE	N	OGU A			N	OGU B			N	OGU C		
		\bar{X} \pm DE	CV			\bar{X} \pm DE	CV			\bar{X} \pm DE	CV	
LMC	2	51.7 \pm 0.91	1.77		10	51.9 \pm 0.56	1.08	15	53.1 \pm 0.74	1.39		
MLN	2	16.4 \pm 0.21	1.28		10	16.4 \pm 0.60	3.63	18	17.0 \pm 0.68	4.01		
MAN	2	7.7 \pm 0.14	1.83		10	7.5 \pm 0.34	4.55	18	7.8 \pm 0.39	4.01		
LRO	2	16.9 \pm 0.49	2.92		10	17.0 \pm 0.64	3.79	18	17.7 \pm 0.67	3.82		
ARO	1	12.0 \pm 0.00	0.00		11	12.1 \pm 0.47	3.88	19	12.4 \pm 0.46	3.75		
MAI	2	16.0 \pm 0.21	1.32		11	16.4 \pm 0.62	3.76	19	16.9 \pm 0.55	3.27		
ACC	2	22.4 \pm 0.14	0.63		11	22.2 \pm 0.50	2.27	17	22.8 \pm 0.60	2.65		
LIP	1	24.1 \pm 0.00	0.00		10	25.0 \pm 0.99	3.96	16	25.2 \pm 0.81	3.24		
MCP	2	16.8 \pm 0.28	1.68		11	17.7 \pm 0.67	3.77	18	17.4 \pm 0.64	3.67		
MIZ	1	29.8 \pm 0.00	0.00		9	29.7 \pm 0.93	3.12	14	30.8 \pm 0.94	3.87		
LOR	2	17.0 \pm 0.21	1.24		11	17.0 \pm 0.48	2.84	19	17.1 \pm 0.43	2.52		
LON	2	19.8 \pm 0.49	2.49		11	20.0 \pm 0.40	2.01	18	20.5 \pm 0.47	2.31		
LDM	2	11.3 \pm 0.35	3.11		11	11.7 \pm 0.58	4.99	19	11.8 \pm 0.39	3.29		
AIM	2	7.4 \pm 0.14	1.91		10	7.5 \pm 0.47	6.39	18	7.4 \pm 0.42	5.70		
LPD	2	23.4 \pm 0.14	0.60		9	22.9 \pm 0.13	0.57	19	23.5 \pm 0.45	1.93		
LLM	1	10.0 \pm 0.00	0.00		8	9.5 \pm 0.32	3.42	15	9.7 \pm 0.28	2.88		
LTD	2	17.9 \pm 0.42	2.37		11	17.4 \pm 0.26	1.51	17	17.8 \pm 0.57	3.22		
DAM	2	6.6 \pm 0.21	3.18		11	6.5 \pm 0.36	5.63	14	6.4 \pm 0.40	6.26		
DIB	2	7.2 \pm 0.35	4.87		11	6.9 \pm 0.26	3.77	16	7.2 \pm 0.34	4.80		
LBA	2	10.4 \pm 0.21	2.02		11	10.1 \pm 0.29	2.88	18	10.5 \pm 0.26	2.46		
LDN	2	5.8 \pm 0.21	3.62		11	5.8 \pm 0.48	8.29	18	5.9 \pm 0.31	5.30		
LLN	1	9.2 \pm 0.00	0.00		10	9.0 \pm 0.49	5.46	17	9.1 \pm 0.26	2.94		
		OGU D				OGU E				OGU F		
LMC	2	52.6 \pm 1.83	3.49		6	51.8 \pm 1.34	2.59	14	54.1 \pm 1.06	1.96		
MLN	2	17.0 \pm 0.70	4.15		7	16.3 \pm 0.61	3.76	16	17.2 \pm 0.88	5.11		
MAN	2	7.9 \pm 0.35	4.44		6	7.4 \pm 0.37	5.07	16	8.0 \pm 0.39	4.90		
LRO	2	17.7 \pm 0.49	2.78		7	17.0 \pm 0.65	3.81	16	18.2 \pm 0.72	3.94		
ARO	2	12.5 \pm 0.14	1.13		7	12.2 \pm 0.93	7.62	16	12.5 \pm 0.59	4.67		
MAI	2	17.1 \pm 0.70	4.13		7	16.5 \pm 0.47	2.89	16	17.3 \pm 0.49	2.86		
ACC	1	21.6 \pm 0.00	0.00		6	22.5 \pm 0.39	1.76	14	23.1 \pm 0.64	2.78		
LIP	1	26.0 \pm 0.00	0.00		7	24.8 \pm 0.79	3.19	13	25.5 \pm 1.28	5.02		
MCP	2	18.1 \pm 0.14	0.78		7	17.4 \pm 0.54	3.15	15	17.6 \pm 0.51	2.91		
MIZ	2	30.7 \pm 1.41	4.60		6	30.3 \pm 0.72	2.38	13	31.4 \pm 1.10	3.50		
LOR	2	17.5 \pm 0.84	4.84		7	17.1 \pm 0.38	2.22	14	17.6 \pm 0.40	2.31		
LON	2	20.1 \pm 0.42	2.11		7	19.8 \pm 0.70	3.57	14	21.2 \pm 0.54	2.58		
LDM	2	11.8 \pm 0.21	1.79		7	11.5 \pm 0.66	5.79	16	12.3 \pm 0.41	3.35		
AIM	1	7.7 \pm 0.00	0.00		6	7.6 \pm 0.37	4.94	15	7.9 \pm 0.25	3.22		
LPD	2	23.8 \pm 1.20	5.04		7	23.1 \pm 0.70	3.03	13	24.2 \pm 0.75	3.10		
LLM	1	9.6 \pm 0.00	0.00		6	10.0 \pm 0.22	2.24	10	10.0 \pm 0.41	4.15		
LTD	2	17.5 \pm 1.48	8.46		7	17.7 \pm 0.61	3.47	12	18.4 \pm 0.44	2.39		
DAM	2	6.9 \pm 0.91	13.22		7	6.6 \pm 0.32	4.94	14	6.7 \pm 0.26	3.93		
DIB	1	6.6 \pm 0.00	0.00		6	7.0 \pm 0.40	5.80	14	7.3 \pm 0.34	4.66		
LBA	2	10.6 \pm 0.00	0.00		7	10.3 \pm 0.16	1.53	16	10.5 \pm 0.25	2.37		
LDN	2	5.8 \pm 0.14	2.43		6	6.1 \pm 0.47	7.76	16	6.2 \pm 0.41	6.57		
LLN	2	9.3 \pm 0.14	1.52		6	9.2 \pm 0.38	4.14	13	9.2 \pm 0.38	4.12		

Emulsión Cuadro 1.

VARIABLE	N	OGU G		N	OGU H		N	OGU I	
		$\bar{X} \pm \text{IDE}$	CV		$\bar{X} \pm \text{IDE}$	CV		$\bar{X} \pm \text{IDE}$	CV
LMC	2	53.9 ± 0.91	1.70	20	55.4 ± 1.52	2.74	2	56.5 ± 0.77	1.37
MLN	2	17.3 ± 1.06	6.11	20	18.1 ± 0.81	4.49	2	18.5 ± 0.63	3.43
MAN	2	7.9 ± 0.21	2.66	20	8.1 ± 0.42	4.18	2	8.4 ± 0.07	0.83
LRO	2	18.2 ± 0.77	4.26	20	18.8 ± 0.81	4.30	2	18.7 ± 0.42	2.26
ARO	2	12.7 ± 0.84	6.68	20	12.9 ± 0.66	4.10	2	12.9 ± 0.35	2.73
MAJ	2	17.7 ± 0.00	0.00	20	17.7 ± 0.76	4.31	2	18.1 ± 0.56	3.12
ACC	2	23.2 ± 0.49	2.12	20	23.8 ± 0.72	3.05	2	24.6 ± 1.34	5.45
LIP	2	25.4 ± 0.42	1.67	19	26.1 ± 0.93	3.57	2	26.9 ± 0.84	3.15
MCP	2	17.3 ± 0.28	1.63	19	18.2 ± 0.74	4.09	2	18.7 ± 0.91	4.90
MIZ	2	31.1 ± 0.42	1.36	19	31.9 ± 0.77	2.42	2	33.1 ± 1.83	5.55
LOR	2	17.0 ± 0.35	2.07	20	17.8 ± 0.32	1.84	2	18.4 ± 0.28	1.53
LON	2	21.3 ± 0.84	3.98	19	21.9 ± 0.76	3.47	2	22.0 ± 0.28	1.28
LDM	2	12.1 ± 0.07	0.58	20	12.3 ± 0.42	3.44	1	12.2 ± 0.00	0.00
AIM	2	8.3 ± 0.07	0.84	19	8.0 ± 0.50	6.29	1	7.7 ± 0.00	0.00
LPD	2	25.2 ± 0.42	1.68	20	24.7 ± 0.85	3.46	2	24.8 ± 0.14	0.57
LLM	2	9.8 ± 0.21	2.15	19	10.6 ± 0.28	2.70	1	10.8 ± 0.00	0.00
LTD	2	18.0 ± 0.14	0.78	20	18.7 ± 0.76	4.11	2	19.0 ± 0.07	0.37
DAM	2	6.1 ± 0.42	6.95	20	6.6 ± 0.31	4.79	2	6.9 ± 0.07	1.01
DIB	2	7.0 ± 0.28	4.04	20	7.3 ± 0.51	6.94	2	7.5 ± 0.56	7.54
LBA	2	10.7 ± 0.14	1.32	20	10.8 ± 0.39	3.65	2	11.2 ± 0.56	5.05
LDN	2	6.3 ± 0.21	3.34	20	6.4 ± 0.39	6.09	2	6.1 ± 0.07	1.14
LLN	2	9.3 ± 0.00	0.00	20	9.7 ± 0.24	2.56	2	10.2 ± 0.07	0.68
OGU J				OGU K				OGU L	
LMC	2	55.3 ± 0.56	1.02	1	57.3 ± 0.00	0.00	2	54.2 ± 1.27	2.34
MLN	2	18.2 ± 0.49	2.71	2	18.3 ± 0.70	3.86	2	16.9 ± 0.63	3.75
MAN	2	8.1 ± 0.07	0.86	2	8.6 ± 0.28	3.28	3	7.9 ± 0.17	2.19
LRO	2	19.1 ± 0.56	2.96	2	19.4 ± 0.28	1.45	2	17.8 ± 0.14	0.79
ARO	2	13.5 ± 0.07	0.52	2	14.1 ± 0.42	3.00	8	13.1 ± 0.63	4.84
MAJ	1	18.8 ± 0.00	0.00	1	18.4 ± 0.00	0.00	12	17.9 ± 0.70	3.92
ACC	2	23.8 ± 1.13	4.75	1	25.2 ± 0.00	0.00	11	23.6 ± 0.56	2.37
LIP	0	-	-	0	-	-	9	26.8 ± 0.75	2.80
MCP	1	18.7 ± 0.00	0.00	1	18.8 ± 0.00	0.00	10	18.2 ± 0.48	2.64
MIZ	1	32.1 ± 0.00	0.00	0	-	-	8	32.4 ± 0.60	1.85
LOR	2	17.7 ± 0.35	1.99	1	18.1 ± 0.00	0.00	12	17.9 ± 0.56	3.12
LON	2	21.8 ± 0.84	3.89	2	23.1 ± 0.35	1.52	0	-	-
LDM	2	12.4 ± 0.21	1.70	2	12.9 ± 0.63	4.91	12	12.6 ± 0.51	4.10
AIM	2	8.2 ± 0.28	3.44	2	8.6 ± 0.07	0.81	12	8.1 ± 0.23	2.83
LPD	2	24.4 ± 0.07	0.28	2	26.1 ± 0.00	0.00	9	24.9 ± 0.58	2.33
LLM	2	10.4 ± 0.56	5.43	2	11.1 ± 0.28	2.54	13	10.1 ± 0.30	3.02
LTD	2	18.4 ± 0.35	1.91	1	20.6 ± 0.00	0.00	7	18.4 ± 0.69	3.77
DAM	2	6.8 ± 0.21	3.09	1	6.4 ± 0.00	0.00	7	6.9 ± 0.27	3.91
DIB	2	7.6 ± 0.35	4.62	1	8.0 ± 0.00	0.00	12	7.5 ± 0.47	6.23
LBA	2	10.9 ± 0.21	1.93	1	12.3 ± 0.00	0.00	9	11.0 ± 0.41	3.75
LDN	2	6.4 ± 0.00	0.00	2	6.0 ± 0.77	12.85	14	6.6 ± 0.38	5.87
LLN	2	9.6 ± 0.42	4.41	2	10.3 ± 0.00	0.00	11	9.5 ± 0.18	1.88

Continuación Cuadro 1.

VARIABLE	OGU M			OGU N			OGU O		
	N	$\bar{X} \pm 1DE$	CV	N	$\bar{X} \pm 1DE$	CV	N	$\bar{X} \pm 1DE$	CV
LMC	4	55.8 ±1.85	3.32	1	56.4 ±0.00	0.00	6	55.1 ±1.27	2.31
MLN	4	17.8 ±0.37	2.11	1	18.0 ±0.00	0.00	6	17.4 ±0.69	3.95
MAN	4	8.5 ±0.19	2.23	1	8.2 ±0.00	0.00	6	8.0 ±0.19	2.44
LRO	4	19.0 ±0.63	3.33	1	19.7 ±0.00	0.00	6	18.1 ±0.80	4.41
ARO	4	13.7 ±0.41	2.99	1	13.2 ±0.00	0.00	6	12.6 ±0.56	4.46
MAI	4	18.0 ±0.20	1.15	1	19.0 ±0.00	0.00	5	17.3 ±0.40	2.32
ACC	4	24.0 ±0.29	1.24	1	23.8 ±0.00	0.00	5	23.8 ±0.45	1.88
LIP	4	26.9 ±0.63	2.35	1	26.7 ±0.00	0.00	5	26.3 ±0.91	3.47
MCP	4	18.3 ±0.52	2.86	1	19.5 ±0.00	0.00	6	17.7 ±0.23	1.30
MEZ	4	33.0 ±0.63	1.93	1	33.4 ±0.00	0.00	6	32.0 ±0.80	2.50
LOR	4	18.4 ±0.60	3.29	1	17.9 ±0.00	0.00	6	18.2 ±0.70	3.85
LON	4	21.6 ±0.77	3.56	1	22.3 ±0.00	0.00	6	19.8 ±1.58	7.98
LDM	4	12.3 ±0.87	7.07	1	13.1 ±0.00	0.00	5	12.1 ±0.97	7.98
AIM	4	7.9 ±0.15	1.88	1	8.4 ±0.00	0.00	5	8.0 ±0.64	8.05
LFD	4	25.2 ±1.45	5.75	1	26.9 ±0.00	0.00	6	25.0 ±0.68	2.72
LLM	4	10.9 ±0.36	3.35	1	10.2 ±0.00	0.00	5	10.9 ±0.30	2.78
LTD	4	19.0 ±0.68	3.60	1	19.2 ±0.00	0.00	6	18.7 ±0.58	3.11
DAM	4	6.9 ±0.75	10.97	1	6.7 ±0.00	0.00	6	7.0 ±0.40	5.70
DID	4	7.6 ±0.26	3.45	1	7.0 ±0.00	0.00	6	7.3 ±0.35	7.55
LBA	4	11.3 ±0.60	5.25	1	11.2 ±0.00	0.00	6	11.1 ±0.30	2.73
LDN	4	6.4 ±0.45	7.12	1	6.5 ±0.00	0.00	6	6.2 ±0.53	8.50
LLN	4	10.1 ±0.14	1.40	1	9.9 ±0.00	0.00	6	10.3 ±0.24	2.34

CUADRO 2. Valores estadísticos de la OGU C considerada en el análisis entre sexos.

OGU C								
VARIABLE	N	HEMBRAS			MACHOS			
		$\bar{X} \pm 1DE$	RANGO	αS	N	$\bar{X} \pm 1DE$	RANGO	
LMC	7	53.3 \pm 0.71	52.4-54.2	0.541	7	53.0 \pm 0.81	51.9-54.3	
MLN	9	17.1 \pm 0.81	16.0-18.5	0.985	8	16.9 \pm 0.58	15.8-17.8	
MAN	9	7.9 \pm 0.44	7.4-8.8	0.992	8	7.8 \pm 0.35	7.3-8.5	
LRO	9	18.0 \pm 0.71	16.5-19.1	0.046	8	17.5 \pm 0.58	16.3-18.0	
AHO	10	12.6 \pm 0.42	12.1-13.4	0.475	8	12.2 \pm 0.48	11.7-12.8	
MAT	10	16.8 \pm 0.64	16.0-18.0	0.475	8	17.1 \pm 0.41	16.6-17.8	
ACV	10	22.7 \pm 0.58	21.9-24.0	0.179	6	23.1 \pm 0.69	21.9-23.6	
LII	9	25.3 \pm 0.96	24.1-27.4	0.774	7	25.1 \pm 0.24	23.8-25.7	
MCF	10	17.3 \pm 0.71	15.8-18.4	0.765	7	17.5 \pm 0.58	16.7-18.2	
MIZ	8	31.0 \pm 0.86	29.9-32.4	0.840	6	30.6 \pm 0.43	29.4-31.7	
LWR	10	17.2 \pm 0.52	16.3-17.8	0.994	8	17.1 \pm 0.36	16.5-17.6	
LXN	9	20.7 \pm 0.35	20.1-21.2	0.497	8	20.4 \pm 0.57	19.3-21.2	
LXM	10	11.9 \pm 0.36	11.1-12.5	0.818	8	11.8 \pm 0.46	11.2-12.5	
LPU	10	23.5 \pm 0.45	22.6-24.2	0.735	8	23.5 \pm 0.50	23.1-24.5	
LJM	10	9.8 \pm 0.27	9.3-10.1	0.609	4	9.7 \pm 0.35	9.4-10.2	
LTD	9	17.9 \pm 0.62	17.1-19.2	0.723	7	17.7 \pm 0.58	16.9-18.3	
LNA	10	10.4 \pm 0.24	10.2-10.8	0.525	7	10.7 \pm 0.23	10.4-11.1	
LJN	9	9.1 \pm 0.30	8.6-9.6	0.866	7	9.2 \pm 0.22	8.9-9.6	

CUADRO 3. Valores estadísticos de la OGU N considerada en el análisis entre sexos.

VARIABLE	N	OGU N			N	MACHOS	
		HEMBRAS		RANGO		$\bar{X} \pm 1DE$	RANGO
		$\bar{X} \pm 1DE$	RANGO				
LMC	6	55.1 \pm 1.88	52.9-58.1	0.575	14	55.6 \pm 1.40	53.3-58.2
MLN	6	18.1 \pm 0.60	17.3-19.0	0.998	14	18.1 \pm 0.91	16.2-20.0
MAN	6	8.0 \pm 0.60	7.2-8.8	0.739	14	8.2 \pm 0.33	7.7-8.9
LRF1	6	18.7 \pm 0.56	17.8-19.5	0.935	14	18.9 \pm 0.91	16.4-20.4
AR1	6	12.7 \pm 0.74	11.5-13.5	0.971	14	13.0 \pm 0.62	12.0-14.4
MAT	6	17.3 \pm 0.75	16.5-18.4	0.356	14	17.8 \pm 0.75	16.5-19.4
ATY	6	24.1 \pm 0.94	22.7-25.2	0.815	14	23.7 \pm 0.62	22.9-25.3
LIT	6	25.7 \pm 0.86	24.4-26.8	0.621	13	26.4 \pm 0.91	24.7-27.7
MFP	6	18.1 \pm 0.72	17.3-19.3	0.927	13	18.2 \pm 0.78	16.4-19.2
MIZ	6	32.1 \pm 0.90	31.4-33.7	0.950	13	31.8 \pm 0.73	30.7-33.4
LFN	6	17.9 \pm 0.30	17.5-18.3	0.999	14	17.8 \pm 0.35	17.2-18.4
LON	6	21.9 \pm 0.91	21.1-23.7	0.867	13	21.9 \pm 0.72	20.3-23.2
LPM	6	12.2 \pm 0.39	11.8-12.9	0.815	14	12.4 \pm 0.44	11.5-13.1
LPI	6	24.6 \pm 0.79	23.6-26.0	0.935	14	24.8 \pm 0.90	23.2-26.5
LJM	6	10.5 \pm 0.30	10.1-10.8	0.751	13	10.6 \pm 0.28	10.3-11.1
LTD	6	18.6 \pm 0.74	18.0-19.8	0.990	14	18.7 \pm 0.80	17.8-20.4
LRA	6	10.8 \pm 0.44	10.4-11.6	0.999	14	10.8 \pm 0.39	10.3-11.5
LIZ	6	9.8 \pm 0.30	9.4-10.3	0.999	14	9.7 \pm 0.23	9.3-10.1

ejemplares, **MPA** siempre fue evidente en esta OGU. Los otros caracteres, franja lateral oscura (**PDB**), máscara oscura (**MAS**), manchas oscuras sobre los ojos (**MSO**) y el patrón de manchas en el borde interno de las orejas (**POR**), no se presentaron en esta OGU.

En la OGU H, **DOR** presentó un intervalo mayor de variación que la OGU C. Esta variación comprende desde amarillo (*54-Cream Color*) hasta un color ocre (*123C-Yellow Ocher*) pasando por varios tonos (*53-Buff Yellow*, *124-Buff*, *118-Warm Buff*). La región central del dorso, siempre fue más oscura que el resto. **VIE** tuvo una coloración que varió en mayor grado que la OGU C, esta variación tuvo un intervalo desde amarillo (*54-Cream Color*) hasta una coloración ocre (*123B-Clay Color*), con varios tonos intermedios (*53-Buff Yellow*, *118-Warm Buff*, *124-Buff*). Algunos ejemplares presentaron una coloración ocrácea (*123C-Yellow Ocher*), y ninguno presentó una coloración blancuzca. **PAT** presentó una variación que fue desde una coloración café (*121A-Prout's Brown*) hasta negro, teniendo varios tonos intermedios (*121-Vandyke Brown*, *223-Raw Umber*, *219-Sepia*, *119-Sepia*). Sólo unos cuantos ejemplares presentaron bandas en el pelo de las patas, a diferencia de los individuos de la OGU C donde el bandeo fue común. El patrón de manchas en las orejas (**POR**), estuvo presente en todos los ejemplares, y su evidencia varió ligeramente (de 1 a 2). La coloración de estas manchas varió de café a oscura (*121-Vandyke Brown* a *223-Raw Umber*, respectivamente). La franja lateral (**PDB**), también presente en todos los individuos, varió de café a oscuro (*121A-Prout's Brown* a *119-Sepia*). **MPA** no fue evidente en algunos ejemplares (0-1) y su coloración varió desde blanco hasta amarillento (*124-Buff*), pasando por diferentes tonos (*54-Cream Color*, *53-Buff Yellow*). La máscara (**MAS**) y las manchas oscuras sobre los ojos (**MSO**) no se encontraron en algunos individuos, aunque en la mayoría si estuvieron presentes (0-1). Su coloración fue café oscura (*121A-Prout's Brown*) y oscura (*119-Sepia*).

Las diferencias encontradas en estos caracteres, complicaron la evaluación estadística del dimorfismo sexual, ya que se presentaron indistintamente en machos y hembras. A pesar de ello, se observaron suficientes evidencias para afirmar que el sexo no tuvo influencia en la variación de dichos caracteres.

VARIACIÓN GEOGRÁFICA:

Debido a la gran variación en coloración que presentan las ardillas del subgénero *Sciurus*, los caracteres de coloración de este estudio no fueron utilizados en los análisis de significancia estadística. Sin embargo, los caracteres de patrón de coloración fueron utilizados para explorar las relaciones fenéticas en el análisis de agrupamientos y para la descripción de las OGU resultantes.

Análisis Univariados: Los valores obtenidos para cada carácter craneal para cada OGU, se presentan en el Cuadro 1. Los promedios de estos caracteres fueron graficados siguiendo una tendencia norte-sur (Figuras 8 y 9), observándose que los valores de todas las variables de las OGU A, B, C, D y E, que representan poblaciones del norte y noreste de la Península, fueron los más pequeños, y los valores del resto de las OGU fueron mayores.

Todos los caracteres craneales presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las OGU ($\alpha KW < 0.05$) (Cuadro 4), por lo tanto la hipótesis de que la geografía no influye en la variación, es rechazada. Sin embargo, este resultado sólo indica que existe diferencia estadística entre las OGU y no establece cuáles difieren de otras. Para establecer cuales OGU son significativamente diferentes entre sí, se hicieron comparaciones por par de OGU utilizando de nuevo la prueba de Kruskal-Wallis y la de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov. De estas comparaciones, resultaron dos grandes agrupaciones de OGU; una a la que se le denominó *yucatanensis*, que incluye las OGU A, B, C, D y E, que prácticamente representan las poblaciones del norte y noreste de la Península, y otra denominada *baliolus*, formada por las OGU G, H, I, J, K, L, M, N y O. Se asumió que estos dos grupos fueron homogéneos, ya que la variación intra OGU no fue significativa para ninguno de los caracteres craneales a una probabilidad de 0.01 (Cuadro 5), aunque *yucatanensis* resultó ser más homogénea que *baliolus*. Estas dos nuevas OGU fueron estadísticamente comparadas entre sí. En el mismo cuadro 5, es evidente la gran diferencia estadística que se encontró en todas las variables craneales entre *yucatanensis* y *baliolus* ($\alpha KS < 0.001$, $\alpha KW < 0.001$).

Análisis Multivariados: Los resultados del análisis de componentes principales, basado en una matriz de varianza-covarianza de los promedios craneales de las OGU, se encuentran resumidos en el Cuadro 6. Para la representación gráfica de las relaciones fenéticas de las OGU,

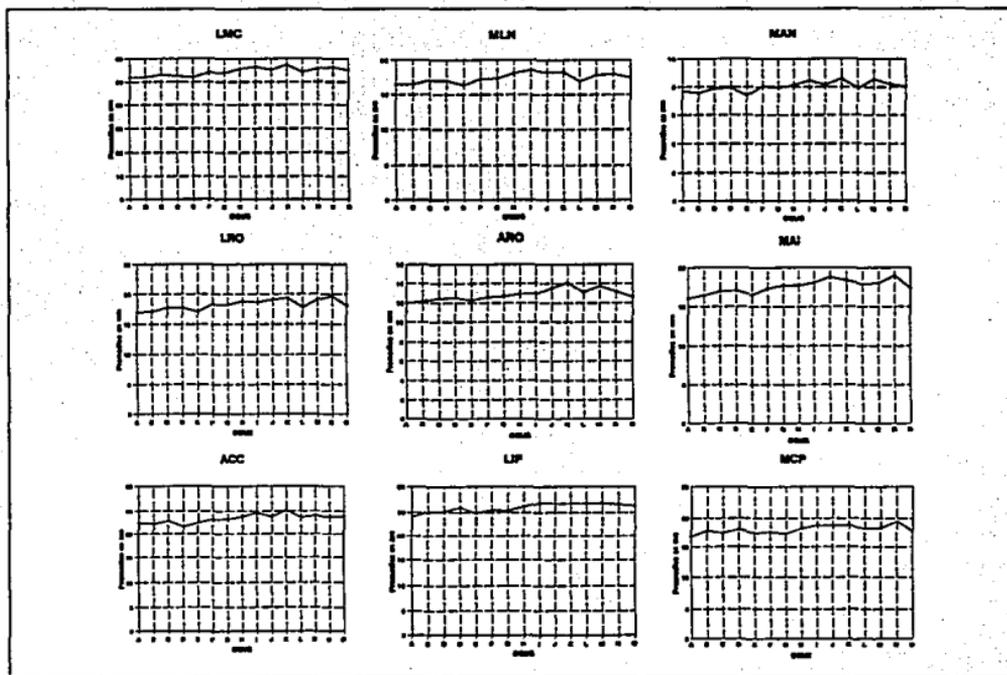


FIGURA 8. Patrones de variación Norte-Sur de los caracteres craneales de las OGUs. El norte está representado a la izquierda y el sur a la derecha de cada gráfica.

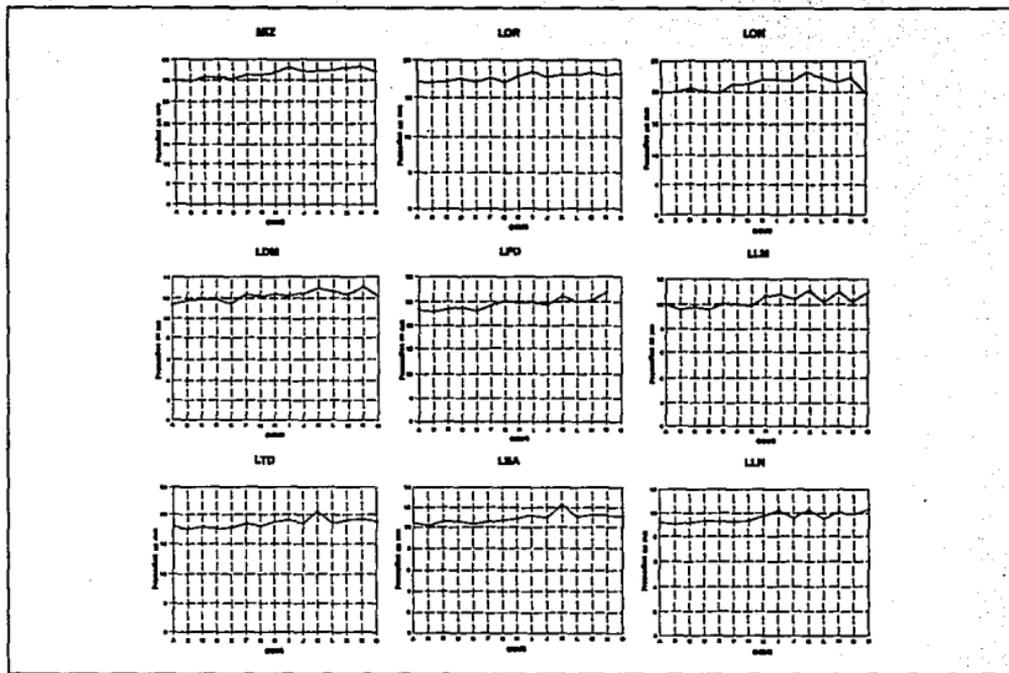


FIGURA 9. Patrones de variación Norte-Sur de los caracteres craneales de las OGUs. El norte está representado a la izquierda y el sur a la derecha de cada gráfica.

CUADRO 4. Resultado del análisis de variación geográfica univariada entre OGUs, basado en la prueba de Kruskal-Wallis.

VARIABLE	KW	α KW
LMC	61.024	0.0001
MLN	48.902	0.001
MAN	39.263	0.0006
LRO	53.990	0.0001
ARO	35.702	0.002
MAI	53.587	0.0001
ACC	57.999	0.0001
LIP	36.894	0.0004
MCP	38.137	0.0009
MIZ	48.362	0.0001
LOR	52.949	0.0001
LON	62.017	0.0001
LDM	40.761	0.0003
LPD	66.045	0.0001
LLM	62.213	0.0001
LTD	47.825	0.0001
LBA	54.341	0.0001
LLN	64.250	0.0001

CUADRO 5. Valores estadísticos y niveles de significancia univariados intraOGU e interOGU de los dos grupos de OGU's revelados en el presente estudio. Los niveles de significancia están basados en la prueba de Kruskal-Wallis (KW) y de Kolmogorov-Smirnov (KS) (NS= no significativo; * $\alpha < 0.05$; ** $\alpha < 0.01$; *** $\alpha < 0.001$).

VARIABLE	S. y. yacimiento					S. y. balizas					
	INTRAOGU KS-KW	N	$\bar{X} \pm 1DE$	RANGO	CV	INTEROGU KS-KW	N	$\bar{X} \pm 1DE$	RANGO	CV	INTRAOGU KS-KW
LMC	*-NS	37	52.5 \pm 1.07	50.2-54.6	2.04	***,***	52	55.1 \pm 1.47	52.9-58.2	2.66	*-NS
MLN	NS-NS	41	16.7 \pm 0.70	14.9-18.5	4.18	***,***	55	17.7 \pm 0.85	15.7-20.0	4.82	*.*
MAN	NS-NS	40	7.7 \pm 0.39	6.8-8.8	5.16	***,***	56	8.1 \pm 0.37	7.2-9.0	4.63	*.*
LRO	NS-NS	41	17.4 \pm 0.73	16.1-19.1	4.20	***,***	55	18.6 \pm 0.80	16.4-20.4	4.30	*-NS
ARO	NS-NS	42	12.3 \pm 0.56	11.4-13.8	4.60	***,***	61	12.9 \pm 0.68	11.3-14.4	5.26	*-NS
MAI	*-NS	43	16.7 \pm 0.62	15.5-18.0	3.73	***,***	62	17.6 \pm 0.69	16.4-19.4	3.90	*-NS
ACC	NS-NS	39	22.5 \pm 0.62	20.9-24.0	2.74	***,***	60	23.7 \pm 0.73	22.1-25.6	3.10	*-NS
LIP	NS-NS	37	25.1 \pm 0.84	23.3-27.4	3.36	***,***	53	26.2 \pm 1.05	23.2-27.9	4.03	NS-NS
MCP	NS-NS	42	17.5 \pm 0.62	15.8-19.3	3.59	***,***	59	18.1 \pm 0.67	16.4-19.5	3.73	*.*
MIZ	NS-NS	34	30.4 \pm 0.97	28.3-32.4	3.21	***,***	54	32.1 \pm 0.96	29.1-34.4	3.01	NS-NS
LOR	NS-NS	43	17.1 \pm 0.43	16.2-18.1	2.53	***,***	62	17.9 \pm 0.49	16.9-19.3	2.76	*-NS
LON	NS-NS	41	20.2 \pm 0.61	18.7-21.9	3.05	***,***	50	21.5 \pm 1.09	17.9-23.7	5.10	*.*
LDM	NS-NS	43	11.7 \pm 0.49	10.7-13.3	4.20	***,***	63	12.4 \pm 0.53	11.0-13.7	4.26	NS-NS
LPD	*.*	41	23.4 \pm 0.66	22.3-25.5	2.83	***,***	59	24.8 \pm 0.88	23.2-26.9	3.57	NS-NS
LLM	*-NS	33	9.7 \pm 0.30	8.9-10.3	3.11	***,***	57	10.4 \pm 0.46	9.5-11.4	4.43	*.*
LTD	NS-*	41	17.7 \pm 0.54	16.5-19.2	3.09	***,***	55	18.6 \pm 0.69	17.4-20.6	3.69	NS-NS
LBA	*-NS	42	10.4 \pm 0.29	9.6-11.1	2.84	***,***	61	10.9 \pm 0.45	10.1-12.3	4.21	*-NS
LLN	NS-NS	38	9.1 \pm 0.34	7.9-9.6	3.79	***,***	61	9.7 \pm 0.40	8.7-10.7	4.12	*.*

CUADRO 6. Resultado del análisis de Componentes Principales (E.V.= eigenvalor, V=variabilidad resumida).

VARIABLE	COMPONENTE I	COMPONENTE II
	E.V.=11.32, V.=85.67%,	E.V.=0.7258, V.=5.59%
LMC	0.9925	0.0844
MLN	0.9517	0.0865
MAN	0.8938	0.1436
LRO	0.9636	-0.2256
ARO	0.8846	-0.0355
MAI	0.9507	-0.2868
ACC	0.8828	0.3259
LIP	0.9106	0.0762
MCP	0.8134	-0.2311
MIZ	0.9875	0.0510
LOR	0.8560	0.4224
LON	0.8516	-0.2856
LDM	0.8826	-0.3638
LPD	0.8920	-0.3012
LLM	0.7266	0.6221
LTD	0.9460	0.1936
LBA	0.9331	0.1813
LLN	0.8492	0.4396

se escogieron los dos primeros componentes, ya que aportan el 92.15% de la variabilidad encontrada. El resto de los componentes no se tomaron en cuenta puesto que su aportación a la variación total fue mínima. Como es evidente, el primer componente representa una gran carga de variación total (86.87%), ya que todos los caracteres resultaron con fuertes correlaciones positivas (eigenvectores mayores de 0.8), es decir, tuvieron una gran aportación a la variación (Cuadro 6), consecuentemente, las OGU representadas sobre este eje, fueron separadas con base en diferencias de tamaño; esto es obvio para las OGU del norte y noreste de la Península Yucatán (A, B, C, D y E), que forman el grupo con las dimensiones más pequeñas, y el resto de las OGU que forman otro grupo con individuos de mayor tamaño (Figura 10). Este agrupamiento es prácticamente el mismo encontrado en los análisis univariados. En el segundo componente, los caracteres de mayor peso en la variación fueron **LLM**, **LOR** y **LLN**, por lo que puede ser considerado como un eje que separa grupos con base en diferencias de longitud del rostro y molares. Sin embargo, dada la pequeña aportación a la variabilidad (5.28%), este componente fue considerado poco informativo y confiable para revelar relaciones entre las OGU.

El análisis de agrupamiento (o Clusters) de los caracteres craneales, basado en una matriz de similitud con el coeficiente taxonómico promedio (MCD) y utilizando como agrupamiento UPGMA, reveló las dos mismas agrupaciones ya observadas previamente (Figura 11): un grupo de OGU que incluye a las OGU A, B, C, D y E, agrupados con el menor coeficiente de distancia que la otra agrupación (0.448 y 0.877, respectivamente). Los resultados de este análisis coinciden con los obtenidos con componentes principales (Figura 10).

El análisis de agrupamiento de los caracteres de patrón de coloración, arrojó resultados que, una vez más, fueron coincidentes a los obtenidos con la morfometría, con excepción de la OGU E que no está incluida (Figura 12). Observando los estados de carácter de las variables de patrón de coloración para cada OGU (Cuadro 7), se podrá notar que existen caracteres exclusivos de las OGU del norte y noreste de la Península (A, B, C, D y P), tales caracteres son **CD**, **PAT**, la coloración dorsal gris-pálida (**DOR=0**) y la coloración ventral blanca (**VIE=0**). Lo mismo se puede decir del otro grupo (E, F, G, H, I, J, K, L, M, N y O), donde sólo están presentes **POR**, **MPB**, **MSO**, **MAS**, **PDB** en diferentes grados. El carácter **MPA** se encuentra presente indistintamente en ambos grupos. Los copetes auriculares (**CAU**) se presentaron en ambos grupos mostrando un patrón que aparentemente es estacional, siendo más evidentes en los meses de

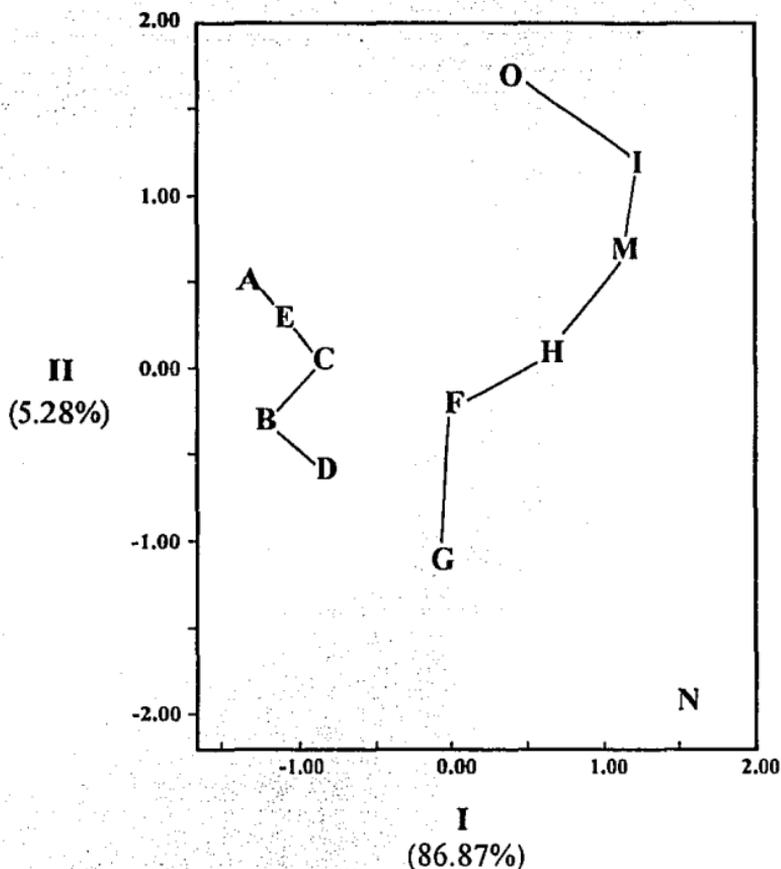


FIGURA 10. Proyección de los dos primeros componentes principales resultantes. Las líneas que unen a las OGUs se trazaron de manera convencional para hacer más evidente la cercanía entre ellas.

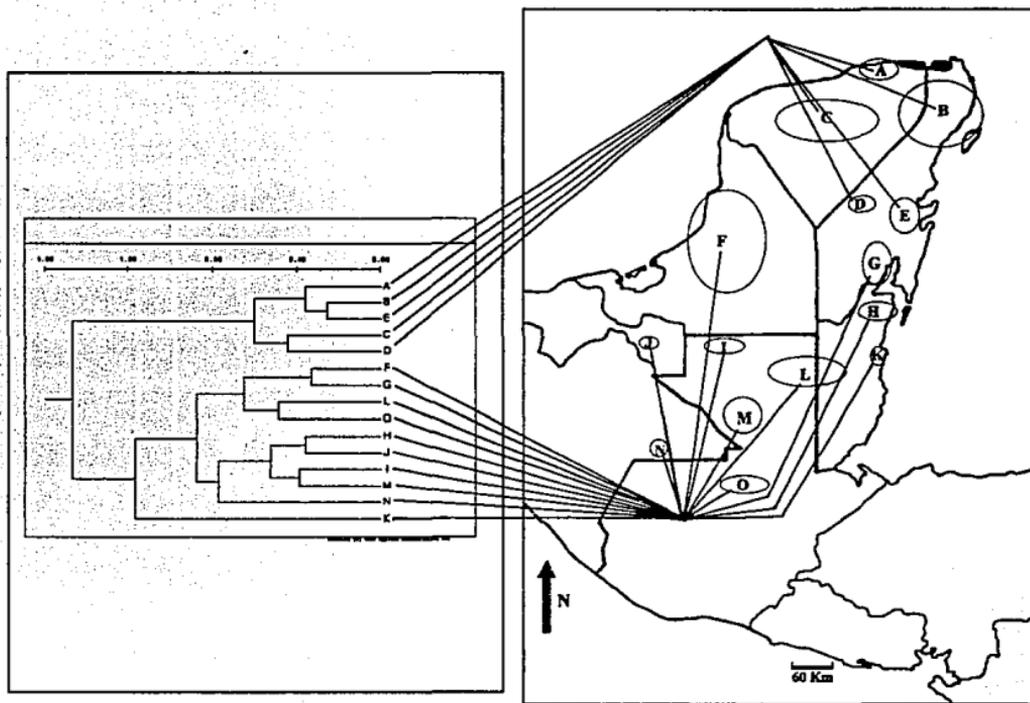


FIGURA 11. Análisis de Agrupamiento de las variables craneales. Las líneas fueron trazadas convencionalmente para representar en el mapa los grupos resultantes.

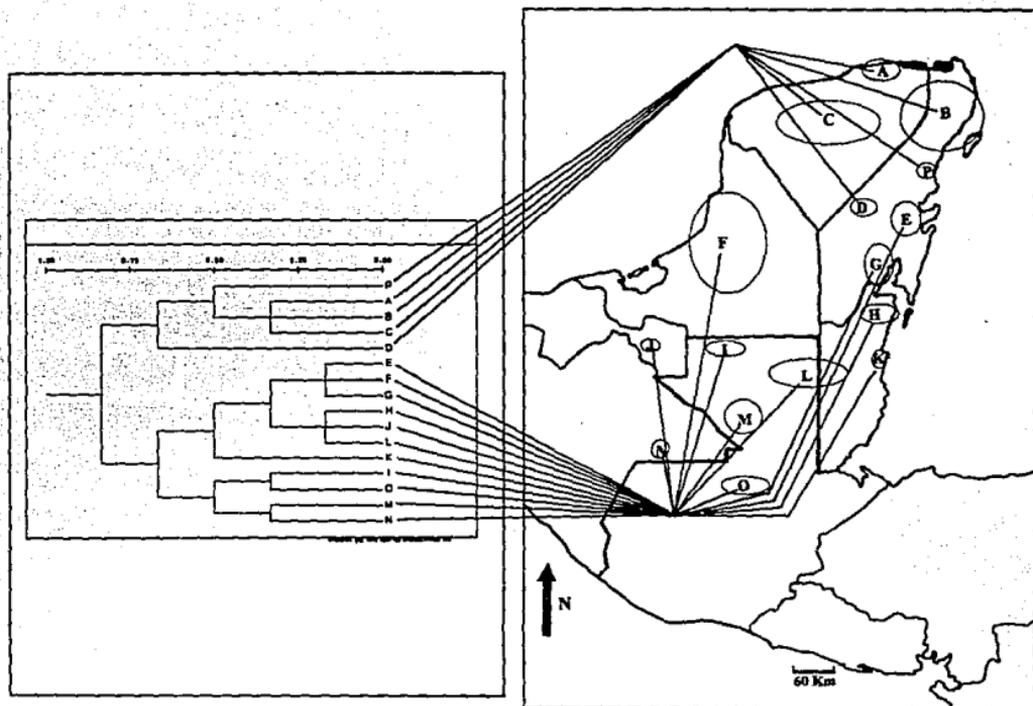


FIGURA 12. Análisis de Agrupamiento de las variables de patrón de coloración. Las líneas fueron trazadas convencionalmente para representar en el mapa los grupos resultantes.

CUADRO 7. Estados de caracter (representado por modas) de las variables de coloración y patrón de coloración de las OGU's estudiadas.

OGUs	CARACTERES									
	DOR	VIE	PAT	POR	PDB	MPA	MAS	MSO	CD	MPB
A	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0
B	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0
C	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0
D	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0
E	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0
F	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
G	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
H	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
I	2	1	0	2	1	0	1	1	0	1
J	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
K	2	1	0	1	1	0	0	1	0	1
L	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
M	2	2	0	2	2	0	1	1	0	1
N	2	2	0	2	1	0	1	1	0	2
O	2	1	0	2	1	0	1	1	0	2
P	1	0	2	0	0	2	0	0	2	0

noviembre a abril y, prácticamente ausentes de mayo a octubre (Cuadro 8). No obstante, la longitud de CAU fue mayor, y su presencia más evidente en las OGU's del norte y noreste de la Península de Yucatán.

CUADRO 8. Presencia y longitud (en mm) de CAU entre cada OGU por mes de colecta.

OGU	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B		5-8					5					
C		5-16	4									
D												4-15
E												6-11
F											4-10	6-14
G	13											
H		5	4-13									
I												
J				11								
K	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L			4									
M			9									
N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O		3	3-12	5	4							
P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En las descripciones originales de *S. y. baliolus* (Nelson, 1901) y *S. y. phaeopus* (Goodwin, 1932), no se establecieron suficientes diferencias en coloración para pensar que pudieran pertenecer a poblaciones realmente distintas. Nelson (1901) diferenció a *baliolus* de *yucatanensis* por ser más oscura dorsal y ventralmente, aunque consideró que la primera habitaba regiones más húmedas en el sur de Campeche y Tabasco, y la segunda, regiones áridas del norte de la Península de Yucatán. Goodwin (1932) describió a *S. y. phaeopus* como "similar a *S. y. baliolus*, aunque presenta una coloración más oscura". Además, este autor consideró posteriormente, la posibilidad de intergradación entre *baliolus* y *phaeopus* en el norte de Guatemala (Goodwin, 1934). Tanto Nelson (1901) como Goodwin (1932), no argumentaron diferencias de tamaño corporal ni del cráneo entre las subespecies descritas.

Jones *et al.* (1974) reconocieron en *S. yucatanensis* dos poblaciones sorprendentemente diferentes; las pequeñas y pálidas del norte de la Península y las grandes y oscuras de Guatemala. A pesar de haber observado estas diferencias, estos autores fueron incapaces de establecer el *status* taxonómico de las subespecies de *S. yucatanensis*, debido al reducido número de ejemplares que examinaron. Este estudio confirma estas observaciones, ya que fue muy evidente que las poblaciones del norte y noreste de la Península fueron más pequeñas en dimensiones corporales y craneales, y más pálidas que las del centro y sur, mismas que presentan un mayor tamaño y una coloración oscura (Figuras 8, 9, 10, Cuadro 7). Los caracteres craneales mostraron un patrón de variación norte-sur aparentemente clinal, sin embargo, todos los valores máximos de los caracteres de las OGU del norte y noreste, no sobrelaparon los valores mínimos de las otras OGU (Figuras 8 y 9, Cuadro 7). Los patrones de variación observados en los caracteres craneales, de coloración y patrón de coloración de *S. yucatanensis*, revelaron dos grupos distintos entre sí, diferencia que es estadísticamente significativa (Cuadro 5).

La regla ecogeográfica de Gloger, establece una tendencia mayor a la pigmentación en poblaciones que habitan regiones con mayor humedad, que aquellas poblaciones de regiones áridas (Zink y Remsen, 1986). Esta regla parece explicar los patrones de coloración regionales en especies de aves en Norteamérica (Zink y Remsen, 1986) y en mamíferos existen numerosos trabajos donde esta regla se cumple, sobre todo en las ardillas neotropicales del género *Sciurus*

(Allen, 1877; Nelson, 1899; Harris, 1937; Musser, 1968; Kowalski, 1981). La coloración de *S. yucatanensis* parece cumplir la regla de Gloger, ya que la coloración aparentemente varía bajo la influencia de el gradiente climático y de vegetación de la Península (Figura 3). Kowalski (1981) y Searle (1968), hicieron alusión a experimentos donde se demuestra que las condiciones ambientales durante la muda pueden tener un efecto directo sobre el color del pelaje en mamíferos, produciéndose una coloración pálida a temperaturas altas. Las mudas periódicas son muy notables en mamíferos que habitan regiones frías y templadas, en donde estos cambios de pelaje tienen un efecto termoregulador (Kowalski, 1981). Sin embargo, en zonas tropicales como la Península de Yucatán, las mudas periódicas de mamíferos son poco probables, y no ha sido investigada en *S. yucatanensis*. Además, no existen trabajos experimentales en ardillas neotropicales que comprueben la covariación entre la coloración y el medio (Searle, 1968). A pesar de que Nelson (1899) sugirió diferencias estacionales en coloración de ardillas neotropicales, ningún estudio con ardillas, incluyendo este trabajo con *S. yucatanensis*, lo ha demostrado (Harris, 1937; Musser, 1968).

Las condiciones topográficas y climáticas de la Península, parecen influenciar la magnitud de variación de gran parte de sus taxa, por lo menos en algunas especies de aves, reptiles y mamíferos (Paynter, 1951, 1955; Smith, 1940; Lee, 1980; Birney *et al.*, 1974; Dowler y Engstrom, 1988). Como ya se ha visto, gran parte de la Península carece de formaciones orogénicas que pudieran crear un mosaico topográfico, climático y ecológico, con excepción de las regiones del este de Chiapas, centro y sur de Guatemala y sur de Belice. Estas características exclusivas de la Península han llevado a muchos investigadores a tratar de definirla como una unidad histórica, con base en la presencia de taxa endémicos (Duellman, 1965; Smith, 1940; Barrera, 1962). Ahora bien, comparando la variación en coloración de *S. yucatanensis* con la descrita para *S. variegatoides* (Harris, 1937) y *S. aureogaster* (Musser, 1968), se puede concluir que *S. yucatanensis* es más conservativa en su variación y que las dos últimas presentan una gran variación fenotípica intrapoblacional en patrón de coloración. En *S. aureogaster*, esta plasticidad está reflejada en la gran cantidad de nombres taxonómicos que ha recibido desde su descripción (Musser, 1970), y en *S. variegatoides*, en las quince subespecies actualmente reconocidas (Harris, 1937). Estos taxa se distribuyen en áreas con un gran intervalo altitudinal y de tipos de

vegetación, condiciones que crean zonas climática y ecológicamente heterogéneas (Musser, 1968; Harris, 1937; Hall, 1981). El grado de variación en coloración y tamaño observado en *S. yucatanensis*, presenta mucha similitud con *S. colliaei*, taxón con distribución restringida a las costas del oeste de México (Anderson, 1962).

Es probable que las diferencias encontradas en *S. yucatanensis* en las variables de coloración y patrón de coloración, sean la expresión de componentes no genéticos o influenciadas por el medio, por lo tanto, las bases genéticas de estas diferencias, deben ser evaluadas para poder ser considerada como una guía confiable de diferenciación genética. Sin embargo, se ha demostrado que la melanina, el pigmento principal causante de la coloración oscura en mamíferos, está determinada genéticamente (Searle, 1968). La evaluación de estas diferencias en coloración, es aún más necesario en las ardillas neotropicales, que han demostrado poseer una gran plasticidad fenotípica (Musser, 1968; Hall, 1981). No obstante, se ha argumentado que la inducción ambiental podría ser un mecanismo potencial de divergencia morfológica (Zink, 1989; Weislo, 1989). De igual forma, se ha enfatizado que la plasticidad fenotípica representa una característica sujeta a fuerzas de selección natural y cambio evolutivo, y no debe ser considerada como un fenómeno no genético (West-Eberhard, 1989). Por lo tanto, para establecer con certeza si las diferencias encontradas en estas poblaciones se deben mayormente a inducciones ambientales (no genéticas), a expresiones fenotípicas de origen genético (por ejemplo, el melanismo), o una mezcla de ambas (Mayr, 1969), los resultados de este estudio deben ser complementados y comparados en conjunto con estudios genéticos, para poder tener un mejor conocimiento de la magnitud de la expresión de la variación fenotípica causada por la diferenciación genética. Ya que si la selección natural es la fuerza responsable de mantener la variación de caracteres, los componentes genéticos y no genéticos deben mostrar una correspondencia o covariación (James, 1983).

Se ha sugerido que *S. yucatanensis* es de antigüedad pleistocénica (Alvarez y Polaco, 1982), por lo tanto, es apropiado considerar los eventos geológicos, climáticos y cambios vegetacionales ocurridos en la Península y que podrían haber contribuido al aislamiento de estas poblaciones. Las inundaciones ocurridas en el norte de la Península de Yucatán durante el Pleistoceno pudieron haber aislado las poblaciones norteñas del resto, permitiendo así, la

diferenciación de estas poblaciones. Las fluctuaciones climáticas pleistocénicas han tenido influencia en la distribución de muchas especies de plantas y animales en la región tropical de México (Miranda, 1959, 1960; Savage, 1966, 1982; Toledo, 1981; Halfpeter, 1987). Puesto que los bosques y selvas son los hábitats naturales de las ardillas arborícolas, el desplazamiento de la vegetación tropical de la Península, así como el confinamiento de la selva baja caducifolia en el norte de esta región (Miranda, 1959), pudieron haber contribuido al aislamiento y, posteriormente, a la divergencia de estas poblaciones. Además, si se acepta que las regiones de la Lacandona y del Soconusco en Chiapas, el sur de las montañas Mayas en Belice y los lagos de Petén Itzá e Izabal en Guatemala, sirvieron como refugios bióticos durante esta época pleistocénica (Toledo, 1981), es muy factible pensar que también pudieron haber fragmentado la distribución de esta ardilla, aislando las poblaciones del sur de la Península. La fragmentación en la distribución norte-sur de estas poblaciones en la Península de Yucatán, también es compartida por algunas especies de anfibios, reptiles y aves (Lee, 1980; Paynter, 1955). De manera notable, en el norte de la Península se encuentran restringidas gran parte de los taxa de anfibios y reptiles endémicos a la Península de Yucatán (Lee, 1980).

Los resultados obtenidos con los análisis univariados y multivariados en este estudio, sugieren que *S. yucatanensis* presenta dos poblaciones discernibles, tanto morfométricamente como en los patrones de coloración; una población localizada en el norte de Yucatán, norte y centro de Quintana Roo, con una coloración dorsal gris amarillenta pálida y ventralmente blancuzca, y otra que incluye muchos demes en el centro y sur de la Península, que presentan una coloración dorsal grisácea-oscuro a negro, ventralmente varían de gris pálido a negro y con un patrón de manchas oscuras en el rostro (Figuras 11 y 12). El hecho de que existan caracteres de patrón de coloración casi exclusivos de estas dos poblaciones (Cuadro 7), aunado a la gran diferencia encontrada en caracteres craneales (Cuadro 5), sugiere que entre ambas poblaciones el flujo génico es casi nulo. No obstante, la OGU E parece poseer caracteres intermedios (POR, PDB, MSO). La presencia de las manchas postauriculares (MPA) en ambos grupos (Cuadro 7), no puede considerarse como una evidencia confiable de intergradación. Al respecto, estas manchas postauriculares las poseen prácticamente todas las especies del subgénero *Sciurus*, aunque en menor o mayor grado, y se ha demostrado que en *S. aureogaster*, estas no mostraron variación geográfica (Musser, 1968). Los copetes auriculares (CAU) presentaron una variación

estacional y también se presentan en otras especies del subgénero (i.e. *S. carolinensis*, *S. kaibabensis*, *S. aberti*). Si estos dos grupos de poblaciones morfológicamente diferentes entre sí, representan realmente dos linajes de trayectoria evolutiva independiente, los resultados obtenidos permiten considerar a estas dos poblaciones como especies distintas, o por lo menos, en un proceso incipiente de divergencia evolutiva. Se ha establecido que el grado de expresión fenotípica es variable entre especies (Searle, 1968), la variación intrapoblacional en los caracteres craneales y de coloración fueron diferentes en ambas poblaciones, *S. baliolus* presentó mayor variación intrapoblacional que *S. yucatanensis* (Cuadro 5 y 7), por lo tanto este argumento también es apoyado por estos resultados.

Durante las últimas dos décadas, se han propuesto nuevos conceptos de especie bajo un punto de vista filogenético (principalmente; Wiley, 1978, 1981; Eldredge y Cracraft, 1980; De Queiroz y Donoghue, 1990; Cracraft, 1983; Nixon y Wheeler, 1990). Estos conceptos de especie enfatizan en la monofilia de linajes (grupos de poblaciones ancestro-descendientes), reconocida por la presencia de novedades evolutivas (autapomorfias), o un conjunto único de estados de carácter de valor taxonómico. Los proponentes de estos conceptos de especie, coinciden en el abandono del concepto biológico de especie propuesto por Mayr (1970, 1982), cuyas principales críticas son; adimensionalidad, se aplica exclusivamente a organismos sexuales y no representa los resultados de la evolución (McKittrick y Zink, 1988). De la misma manera, se ha propuesto que la categoría taxonómica de subespecie ya no sea utilizada (McKittrick y Zink, 1988).

En este estudio, se adoptó el concepto filogenético de especie para definir a estas poblaciones como especies distintas, ya que cada una presenta un conjunto único de caracteres diagnosticables, aunque la monofilia está por ser demostrada. Sin embargo, si se considera el concepto biológico de especie, puede señalarse que *yucatanensis* y *baliolus* son poblaciones aisladas reproductivamente, evidenciado por la ausencia de intergradación entre los caracteres de patrón de coloración y por la gran diferencia en tamaño encontrada en los caracteres craneales. Por lo tanto, con base en los resultados obtenidos en este estudio, se propone que *yucatanensis* y *baliolus*, sean elevadas a la categoría de especie.

No obstante, la determinación de los límites geográficos y el grado de divergencia entre ambas especies, requiere de un estudio posterior con un número de muestra mayor, y la realización de análisis más finos (i.e. datos electroforéticos, DNA). De esta manera, se podría evaluar la influencia genética sobre la expresión de las diferencias fenotípicas, sobre todo en el patrón de coloración, encontradas en este estudio. Estos análisis deben extenderse a todas las especies de ardillas del subgénero *Sciurus*, que han demostrado tener una gran variación en color y patrón de coloración del pelaje, para conocer sus tendencias de variación morfológica y genética, y así esclarecer la monofilia del grupo que, hasta la fecha, no ha sido resuelta.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO de *Sciurus yucatanensis*.

S. yucatanensis Allen, 1877.

1877. *S. carolinensis* var. *yucatanensis* Allen, Monographs of North American Rodentia. Bull. U.S. Geol. Surv. Terr., X+1091 pp.

Tipo.- USNM 8503/37596♀, Mérida, Yucatán, México.

Diagnosis: Esta especie se caracteriza por su tamaño pequeño (longitud total, 440 mm \pm 22.56), el cráneo es corto y angosto (longitud máxima, 52.5 mm \pm 1.07; distancia interzigomática, 30.4 mm \pm 0.97)). Su coloración dorsal es gris pálida y con una franja amarillenta que va desde la nuca hasta las nalgas: ventralmente son blancas y en algunas ocasiones presentan un color amarillento muy pálido. Poseen copetes auriculares muy evidentes, sobre todo durante los meses de diciembre a febrero, donde llegan a alcanzar longitudes hasta de 16 mm. La coloración de estos copetes varía de blancuzco a amarillento. Las patas son blancas o ligeramente amarillentas en algunos ejemplares, sobre todo en aquellos que presentan el vientre amarillento.

Comparación con otras especies: *S. yucatanensis* presenta una gran parecido dorsal con *S. colliaei*, al igual que con las poblaciones de *S. variegatoides* de Honduras, El Salvador y del sur de Guatemala (*S. v. variegatoides* y *S. v. bangsi*). Musser (1968) consideró a estas tres especies estrechamente relacionadas con base en estas semejanzas; sin embargo, Allen (1877), Moore (1960), presentaron evidencia para sugerir que *S. carolinensis* podría estar relacionada a *S. yucatanensis*. Generalmente, las descripciones morfológicas y de coloración de *S. yucatanensis* dadas por Nelson (1899), Alvarez (1961), Hall (1981), son prácticamente de las poblaciones del norte de la Península, lo que impidió considerar las diferencias con *S. baliolus*.

Observaciones: A diferencia de lo señalado por Gaumer (1917), no existe dimorfismo sexual en la coloración ventral, ya que el color amarillento y blanco no son exclusivos de machos o hembras.

Distribución.- Restringida al norte y noreste de la Península de Yucatán. Generalmente, se encuentra asociada con selva baja y mediana caducifolia. Su rango altitudinal abarca desde el nivel del mar en las costas norte y noreste de la Península de Yucatán, hasta los 110 msnm en Esmeralda, Quintana Roo.

S. baliolus Nelson, 1901.

1901. *S. y. baliolus* Nelson, Proc. Biol. Soc. Washington 14:131.

1932. *S. y. phaeopus* Goodwin, Am. Mus. Novit., 574:1-2.

Tipo.- USNM 107939♂, Apazote, Campeche, México.

Diagnosís: Es una ardilla de tamaño mediano (longitud total, 483 mm±26.63), con un cráneo más grande y ancho que *S. yucatanensis* (longitud máxima, 55.1 ±1.47; distancia interzigomática, 32.1 ±0.96). Su coloración general es de aspecto gris-oscuro, con una franja central más oscura que el resto del dorso, llegando a ser negras en Chiapas y el departamento de Alta Verapaz, en Guatemala. Generalmente, la coloración dorsal de la cabeza es más oscura que los cachetes, y los lados de la nariz y ojos, aunque esta acentuación se incrementa abarcando casi todo el rostro formando manchas en la base de la oreja y alrededor de los ojos, dando la apariencia de una máscara. Los bordes internos de las orejas presentan una acentuación oscura. Las patas son de un aspecto gris-oscuro a completamente negras. La coloración oscura de las patas se continúa por todo el costado hasta alcanzar las patas traseras. Hacia el sur, estas características de coloración se van incrementado en forma clinal (en Belice, El Cayo, Rockstone Pond, Stann Creek, Sayaxché, Tikal, La Libertad, Cobán, Chuntuqui, Secanquim, Finca Chama). Los copetes auriculares de esta especie son más cortos (hasta 12 mm) y menos frecuentes que en *S. yucatanensis*. Presenta una mancha negra en la base de las orejas.

Comparación con otras especies: A igual que *S. yucatanensis*, Musser (1968) consideró estrechamente relacionada a *S. baliolus* con *S. colliaei* y *S. variegatoides*.

Observaciones: En la descripción original de *S. y. phaeopus*, Goodwin (1932) mencionó la presencia de una mancha amarillenta localizada sobre la nariz, sin embargo, esta mancha sólo se observó en un ejemplar de Secanquim, Guatemala (73109AMNH), por lo que no se considera de valor taxonómico para la diagnosís de esta especie. De la misma manera, la presencia de un anillo ocular descrito por Goodwin (1934) para diferenciar a *phaeopus* de *baliolus*, no fue evidente en los ejemplares examinados.

Distribución: Se distribuye desde la región central de la Península de Yucatán hasta Alta Verapaz, en Guatemala, incluyendo el este de Tabasco y noreste de Chiapas. Los tipos de vegetación que habita incluye, desde selva mediana, selva alta perennifolia y bosque de pino-encino. Su distribución altitudinal abarca desde los 200 msnm hasta los 1110 msnm en Belice.

LITERATURA CITADA

- ALLEN, J.A. Family *Sciuridae*, in COUES, E. and J.A. ALLEN. 1877. Monographs of North American Rodentia. Bull. U.S. Geol. Surv. Terr., X+1091 pp.
- ALLEN, J.A. and F.M. CHAPMAN. 1897. On mammals from Yucatán, with description of new species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 9:1-12.
- ALLEN, G.M. 1906. Vertebrata from Yucatán. Bull. Mus. Comp. Zool., 50:101-109.
- ALSTON, E.R. 1879-1882. Biología Centrali-Americana. Mammalia.
- ALVAREZ, T. 1961. Sinopsis de las ardillas arbóreas del género *Sciurus* en México (Mamm. Sciuridae). An. Esc. Nac. Cien. Biol., México, 10:123-148.
- ALVAREZ, T. y O. POLACO. 1982. Restos de moluscos y mamíferos cuaternarios procedentes de Loltún, Yucatán. Inst. Nal. Antrop. Hist., Cuaderno de Trabajo No. 26.
- ANDERSON, S. 1962. Tree squirrels (*Sciurus colliae* Group) of Western México. Am. Mus. Novit., Amer. Mus. Nat. Hist., 2093:1-13.
- BARRERA, A. 1962. La Península de Yucatán como Provincia Biótica. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., XXIII:71-105.
- BARROWCLOUGH, G.F. 1980. Genetic and phenotypic differentiation in a wood warbler (Genus *Dendroica*) hybrid zone. Auk, 97:655-668.
- BIRNEY, E.C., J.B. BOWLES, R.M. TIMM, and S.L. WILLIAMS. 1974. Mammalian distribution records in Yucatan and Quintana Roo, with comments on reproduction, structure and status of peninsular population. Occas. Papers Bell. Mus. Nat. Hist., Univ. Minnesota, 13:1-25.
- BRYANT, M.D. 1945. Phylogeny of Nearctic Sciuridae. Amer. Mid. Nat., 33(2):257-390.
- BUTERLIN, J. 1958. Reconocimiento geológico preliminar del territorio de Quintana Roo. Bol. Asoc. Mex. Geol. Petrol. X:9-10, México, D.F.

- CHERNOFF, B. 1982. Character variation among populations and the analysis of biogeography. *Am. Zool.*, 22:425-439.
- COTHRAN, E.G. 1983. Morphological relationships of the hybridizing ground squirrels *Spermophilus mexicanus* and *S. tridecemlineatus*. *Jour. Mamm.*, 64(4):591-602.
- CRACRAFT, J. 1983. Species concept and speciation analysis, pags. 159-187 in R.F. Johnston (ed.), *Current Ornithology*, Vol. 1. Plenum Press, New York.
- CRISCI, J. V. y LÓPEZ, A. M. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C. 125 pp.
- DEBLASE, A.F. and R.E. MARTIN. 1981. *A manual of Mammalogy, with keys to families of the world*. Wm. C. Brown Company Publishers, 2ª Ed.
- De QUEIROZ, K. y M. DONOGHUE, 1990. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4:317-338.
- DIERSING, V.E. 1980. Systematics of flying squirrels, *Glaucomys volans* (Linnaeus), from Mexico, Guatemala and Honduras. *Southwestern Nat.*, 25 (2):157-172.
- DOWLER, R.C. y M.D. ENGSTROM. 1988. Distributional records of mammals from the southwestern Yucatan Peninsula of Mexico. *Ann. Carn. Mus.*, 57(7):159-166.11
- DUELLMAN, W.E. 1965. Amphibians and reptiles from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 15:577-614.
- ELDREDGE, N. y J. CRACRAFT, 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia Univ. Press, New York.
- ELLERMAN, J.R. 1940. The families and genera of living rodents. *British Mus. Nat. Hist. I*; XXXVI+689 pp.
- EMRY, R.J. and R.W. THORINGTON, Jr. 1982. Description and comparative osteology of the oldest fossil squirrel, *Protosciurus* (Rodentia:Sciuridae). *Smithsonian Contr. Paleobiol.* 18:1-43.

- EMRY, R.J. and R.W. THORINGTON, Jr. 1984. The tree squirrel *Sciurus* (Sciuridae, Rodentia) as a living fossil, in *Living Fossils* (Eldredge, N. and S.M. Stanley, eds.). New York:Springer-Verlag.
- FLORES M.G., J. JIMÉNEZ L., X. MADRIGAL S., F. MONCAYO R. y F. TAKAKI T. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D.F. 59 pp.
- FUTUYMA, D.J. 1976. *Evolutionary Biology*. Sinaver Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GARCÍA, E. 1988. Modificaciones al sistema climático de Köppen. UNAM. México, D.F.
- GAUMER, G.F. 1917. Monografía de los mamíferos de Yucatán. Dept. de Talleres Gráficos de la Secretaría de Fomento, México, XLI+332 Pags.
- GOLDMAN, E.A. 1918. The rice rats of North America (Genus *Oryzomys*). *N. Amer. Fauna*, 43:1-100.
- GOLDMAN, E.A. 1951. Biological investigations in Mexico. *Smiths. Misc. Coll.*, 115:XIII+1-476.
- GOODWIN, G.G. 1932. A new squirrel from Guatemala. *Amer. Mus. Nov.*, 574:1-2.
- GOODWIN, G.G. 1934. Mammals collected by A.W. Anthony in Guatemala, 1924-1928. *Bull. Amer. Mus. Nat.*, Vol. LXVIII:1-60.
- GOULD, E.J. and R.F. JOHNSTON. 1972. Geographic variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3:457-498.
- HALFFTER, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.*, 32:95-114.
- HALL, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons, vol. 1:XV+600+90, vol 2:VI+601-1181+90.
- HARRIS, W.P., Jr. 1937. Revision of *Sciurus variegatoides*, a species of Central American squirrel. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.*, 38:1-39.

- HATT, R.T. 1938. Notes concerning mammals collected in Yucatan. *J. Mamm.*, 19:333-337.
- HATT, R.T. y B. VILLA-R. 1950. Observaciones sobre algunos mamíferos de Yucatán y Quintana Roo. *An. Inst. Biol., Univ. Nal. Auton. México*, 21:215-240.
- HOFFMANN, R.S., CH. G. ANDERSON, R.W. THORINGTON, Jr., and L.R. HEANEY. 1993. Family Sciuridae, in *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference* (Wilson, D.E. and D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution, 2^a Ed.
- INGLES, L.G. 1958. Notas acerca de los mamíferos mexicanos. *An. Inst. Biol., Univ. Nal. Auton. Mex.*, 29:79-408.
- JAMES, F.C. 1983. Environmental component of morphological difference in birds. *Science*, 221:184-186.
- JONES, J.K., Jr., J.D. SMITH, and H.H. GENOWAYS. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. I. Chiroptera. *Occas. Papers Mus., Texas Tech Univ.*, 13:1-31.
- JONES, J.K., Jr., H.H. GENOWAYS, and T.E. LAWLOR. 1974. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. II. Rodentia. *Occas. Papers Mus., Texas Tech Univ.*, 22:1-24.
- KOWALSKI, K. 1981. Mamíferos. *Manual de Teriología*. Ed. H. Blume. 532 pp.
- LANDE, R. 1977. On comparing Coefficients of Variation. *Syst. Zool.*, 26:214-217.
- LAURIE, E.M.O. 1953. Rodents from British Honduras, Mexico, Trinidad, Haiti and Jamaica collected by Mr. I.T. Sanderson. *Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12*, 6:382-394.
- LEE, J.C. 1980. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. *Misc. Publ., Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 67:1-75.
- LEOPOLD, A.S. 1977. Fauna silvestre de México. *Inst. Mex. Rec. Nat. Ren. Ed. Pax-México, México, D.F.*, 608 pags.
- LÓPEZ-ORNAT, A. 1983. Sian Ka'an. *CIQRO-SEDUE*.

LÓPEZ-RAMOS, E. 1979. Estudio Geológico de la Península de Yucatán. in Enciclopedia Yucatanense. Tomo X, Gobierno del Estado de Yucatán.

LUNDELL, C.L. 1937. The vegetation of Peten. Carnegie Inst. Washington, Publ. 478.

MAYR, E. 1969. Principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York, 428 pgs.

MAYR, E. 1970. Populations, species, and evolution. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, 453 pgs.

MAYR, E. 1982. The growth of biological thought. Belknap Press, Harvard Univ., Cambridge, M.A.

McKITRICK, M.C. y ZINK, R.M. 1988. Species concepts in ornithology. The Condor, 90:1-14.

McLAUGHLIN, CH.A. 1984. Protogomorph, Sciuromorph, Castorimorph, Myomorph (Geomyoid, Anomaluroid, Pedetoid, and Ctenodactyloid) rodents. In Orders and families of Recent Mammals of the World (Ed. Anderson, S. and Jones, J.K., Jr.). John Wiley & Sons, Inc.

MIRANDA, F. 1959. Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento. II Parte, Tomo 2º, Cap. VI:15-271. Inst. Mex. Rec. Nat. Ren., A.C. México, D.F.

MIRANDA, F. 1960. Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América Tropical. An. Inst. Biol. Mex. 30:117-150.

MOORE, J.C. 1959. Relationships among the living squirrels of the *Sciurinae*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 118:153-206.

MOORE, J.C. 1960. The relationships of the gray squirrel, *Sciurus carolinensis*, to its nearest relatives. Southwestern Assoc. Game and Fish Commissioners, 13th Ann. Conference, pp. 356-363.

MURIE, A. 1935. Mammals from Guatemala and British Honduras. Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ. 26:1-30.

MUSSER, G.G. 1968. A systematic study of the Mexican and Guatemalan gray squirrel, *Sciurus aureogaster* F. Cuvier (Rodentia:Sciuridae). Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, 137:1-112.

- MUSSER, G.G. 1970. Identity of the Type-specimen of *Sciurus aureogaster* F. Cuvier and *Sciurus nigrescens* Bennett (Mammalia, Sciuridae). Amer. Mus. Novit., Amer. Mus. Nat. Hist., 2438:1-19.
- NELSON, E.W. 1899. Revision of the squirrels of Mexico and Central America. Proc. Washington Acad. Sci., 1:15-110.
- NELSON, E.W. 1901. Descriptions of two new squirrels from Mexico. Proc. Biol. Soc. Washington, 14:131-132.
- NIXON, K.C. y Q.D. WHEELER. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. Cladistics, 6:211-223.
- NOVAK, R.M., y J.L. PARADISO. 1983. Walker's Mammals of the World. Johns Hopkins Univ. Press, 4a. Ed.
- PATERSON, C. 1978. Evolution. British Museum (Natural History). London. 197 pp.
- PAYNTER, R.A., Jr. 1955. Ornithogeography of the Yucatan Peninsula. Peabody Mus. Nat. Hist. Bull., 9:1-347.
- PAYNTER, R.A., Jr. 1951. Search in Yucatan. The Yale's ornithological expedition. The Yale Magazine. October:9-10, 22-24.
- ROBLES-RAMOS, R. 1959. Geología-Geohidrología en: "Los Recursos Naturales del Sureste y su aprovechamiento". Tomo II, Cap. II. Estudios Particulares. IMERNAR.
- ROHLF, F.J. 1988. NTSYS-pc; Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 1.60. Exeter Publ., Ltd., Setauket, New York.
- RZEDOWSKY, J. 1981. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- S.A.S. INSTITUTE, 1987. SAS/STAT Guide for personal computers. ver. 6.04, S.A.S. Institute Inc. Cary, North Carolina.
- SAVAGE, J.M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. Copeia, 1966:719-766.

- SAVAGE, J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or vicariance?. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 69:464-547.
- SEARLE, A.G. 1968. Comparative genetics of coat colour in mammals. Logos Press and Elek Brook Limited, London. 308 pags.
- SIEGEL, S. 1979. Estadística no Paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas. México, D.F., 346 pags.
- SMITH, H.M. 1940. An analysis of the biotic provinces of Mexico, as indicated by the distribution of the lizards of the genus *Sceloporus*. *An. Esc. Nat. Cien. Biol.*, 2(1):95-102.
- SMITHE, F.B. 1975. Naturalist Color Guide. The American Museum of Natural History, New York.
- STRANEY, D.O. 1978. Variance partitioning and nongecographic variation. *Jour. Mamm.*, 59(1):1-11.
- STUART, L.C. 1950. A geographic study of the herpetofauna of Alta Verapaz, Guatemala. *Contr. Lab. Vert. Biol.*, 45:1-77.
- STATGRAPHICS, 1985-1989. Statistical Graphics System, ver. 4.0 . Educational Institution Edition, UCBER Institution.
- TOLEDO, V.M. 1981. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico: 93-111, *in* Biological Diversification in the Tropics (Prance, T. ed.). Columbia Univ. Press.
- WADELL, 1926 *in* Sapper, K. 1945. Geología de la Península de Yucatán. Enciclopedia Yucatanense I, pp 19-28, Gobierno del Estado de Yucatán.
- WCISLO, W.T. 1989. Behavioral environments and evolutionary change. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 20:137-169.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 20:249-278.
- WILEY, E.O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, 27:17-26.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetic Systematics*. Wiley, New York.

ZINK, R.M. 1989. The study of geographic variation. *Auk*, 106(1):157-160.

ZINK, R.M. y J.V. REMSEN, Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, pags. 1-69 *in* R.F. Johnston (ed.), *Current Ornithology*, Vol. 1. Plenum Press, New York.

APÉNDICE 1. Ejemplares examinados en este estudio con la asignación de las especies reconocidas.

S. yucatanensis

UNIVERSITY OF KANSAS, MUSEUM OF NATURAL HISTORY (KU): 92107♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Pueblo Nuevo X-Can), 92110♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Pueblo Nuevo X-Can), 92111♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Pueblo Nuevo X-Can), 92112♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Pueblo Nuevo X-Can), 92113♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Pueblo Nuevo X-Can).

UNIVERSITY OF MICHIGAN, MUSEUM OF ZOOLOGY (UMMZ): 75774♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 75775♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 75777♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 75778♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 93302♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Esmeralda), 95680♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Esmeralda, Chichancanab).

AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY (AMNH): 12034/10467♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 91186♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 91181♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 91185♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 91184♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 91182♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 12035♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 12036♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá).

NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY (USNM): 108392♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Puerto Morelos), 108393♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; La Vega), 108394♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; La Vega), 108179♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 108180♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 108181♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 108182♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 108183♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá), 512075♂ (MÉXICO, YUCATÁN; Izamal), 37496/8503USNM♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Mérida).

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY (MCZ): 10485♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; La Vega).

FIELD MUSEUM OF NATURAL HISTORY (FMNH): 1138♀ (MÉXICO, YUCATÁN; San Felipe), 1137♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Río Lagartos), 47036♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Cobá), 14948♂ (MÉXICO, YUCATÁN; San Felipe), 4740♀ (MÉXICO, YUCATÁN; Chichen Itzá).

THE ACADEMY OF NATURAL SCIENCES (ANSP): 1595? (MÉXICO, YUCATÁN; Izamal).

MUSEO DE ZOOLOGIA, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM (MZFC): 395HRP♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Km. 39 carr. Tulum-Cobá), 396HRP♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Cobá), 397HRP♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 3 Km NE Cobá), 398HRP♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 3 Km NE Cobá), 399HRP♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 3 Km NE Cobá).

Continuación Apéndice 1.

ESCUELA NACIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS, IPN (ENCB): 16561♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 4.6 Km S, 11 Km W Tulum).

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM (IBUNAM): 403♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Esmeralda, Chichancanab), 404♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 1 Km SW Casa La Esmeralda, Chichancanab), 8346♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Rancho La Ceiba, 2 Km SE Laguna Chichancanab), 8347♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Rancho La Ceiba, 2 Km SE Laguna Chichancanab).

S. baliolus

UNIVERSITY OF KANSAS, MUSEUM OF NATURAL HISTORY (KU): 92117♀ (MÉXICO, CAMPECHE; 5 Km S Champotón), 93626♀ (MÉXICO, CAMPECHE; 7 Km N, 51 Km E Escárcega), 93627♂ (MÉXICO, CAMPECHE; 7 Km N, 51 Km E Escárcega), 140100? (MÉXICO, CAMPECHE; 2 mi W Champotón), 140102? (MÉXICO, CAMPECHE; 2 mi W Champotón), 82151♀ (GUATEMALA; Sayaxché), 102625♀ (MÉXICO, CHIAPAS; 4 mi SW Sabana San Quintín), 92116♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 4 Km NNE Felipe Carrillo Puerto), 92115♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 4 Km NNE Felipe Carrillo Puerto).

UNIVERSITY OF MICHIGAN, MUSEUM OF ZOOLOGY (UMMZ): 62927♂ (BELICE; Belice), 62928♂ (BELICE; 1 mi SW Belice), 63125♂ (BELICE; El Cayo), 64049♂ (BELICE; El Cayo), 64050♀ (BELICE; El Cayo), 64051♀ (BELICE; El Cayo), 64055♂ (BELICE; El Cayo), 64057♀ (BELICE; El Cayo), 64058♂ (BELICE; El Cayo), 64059♂ (BELICE; El Cayo), 64060♀ (BELICE; El Cayo), 64061♂ (BELICE; El Cayo), 64062♂ (BELICE; El Cayo), 64063♂ (BELICE; El Cayo), 64064♂ (BELICE; El Cayo), 103291♂ (GUATEMALA; Tikal), 92235♀ (MÉXICO, CAMPECHE; San José Carpizo), 92236♂ (MÉXICO, CAMPECHE; San José Carpizo), 63123♂ (BELICE; 2 mi N El Cayo), 63124♀ (BELICE; 2 mi N EL Cayo), 76604♀ (GUATEMALA; El Petén), 76603♀ (GUATEMALA; El Petén), 76602♀ (GUATEMALA; El Petén), 76601♀ (GUATEMALA; El Petén), 76605♂ (GUATEMALA; El Petén), 81066♀ (GUATEMALA; Finca Chama).

AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY (AMNH): 73105♂ (GUATEMALA; Secanquim), 73103♀ (GUATEMALA; Secanquim), 79358♀ (GUATEMALA; Finca Chama), 79359♂ (GUATEMALA; Finca Chama), 73104♀ (GUATEMALA; Secanquim), 79364♂ (GUATEMALA; Finca Chama), 79363♀ (GUATEMALA; Finca Chama), 73109♂ (GUATEMALA; Secanquim), 79362♀ (GUATEMALA; Finca Chama).

Continuación Apéndice 1.

NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY (USNM): 244930♀ (GUATEMALA; Chuntuqui), 244931♀ (GUATEMALA; Pacomon), 244932♀ (GUATEMALA; Remate), 244943♀ (BELICE; El Cuyo), 244955♂ (GUATEMALA; La Libertad), 244959♀ (GUATEMALA; La Libertad), 287617♀ (GUATEMALA; La Libertad), 107937♂ (MÉXICO, CAMPECHE; Apazote, cerca de Yohaltún), 107936♂ (MÉXICO, CAMPECHE; Apazote, cerca de Yohaltún), 107934♂ (MÉXICO, CAMPECHE; Apazote, cerca de Yohaltún), 181259♂ (MÉXICO, CAMPECHE; La Tuxpeña, Champotón), 181258♀ (MÉXICO, CAMPECHE; La Tuxpeña, Champotón), 177565♂ (MÉXICO, CAMPECHE; La Tuxpeña, Champotón), 177564♀ (MÉXICO, CAMPECHE; La Tuxpeña, Champotón), 170846♀ (MÉXICO, CAMPECHE; La Tuxpeña, Champotón), 107939♂ (MÉXICO, CAMPECHE; Apazote, cerca de Yohaltún), 107935♂ (MÉXICO, CAMPECHE; Apazote, cerca de Yohaltún), 100188♂ (MÉXICO, TABASCO; Montecristo).

ROYAL ONTARIO MUSEUM (ROM): 34833♀ (BELICE; Rockstone Pond), 35071♂ (BELICE; Rockstone Pond), 34819♀ (BELICE; Baking Pot), 33607♀ (BELICE; Rockstone Pond), 33418♂ (BELICE; Rockstone Pond), 34861♂ (BELICE; Rockstone Pond), 33419♂ (BELICE; Rockstone Pond), 34866♂ (BELICE; Rockstone Pond), 34936♂ (BELICE; Rockstone Pond), 33299♂ (BELICE; Rockstone Pond), 34832♀ (BELICE; Rockstone Pond), 33304♀ (BELICE; Rockstone Pond), 33347♂ (BELICE; Rockstone Pond), 33598♂ (BELICE; Rockstone Pond), 33514♂ (BELICE; Rockstone Pond), 34860♀ (BELICE; Rockstone Pond), 34867♂ (BELICE; Rockstone Pond), 33611♂ (BELICE; Rockstone Pond).

LOUISIANA STATE UNIVERSITY, MUSEUM OF ZOOLOGY (LSUMZ): 7181♀ (BELICE; 2 mi S Stann Creek), 8462♂ (MÉXICO, TABASCO; 22 mi N Balancán), 8463♀ (MÉXICO, TABASCO; 12 mi NW Balancán), 7180♂ (BELICE; 4 mi E Pomona), 7182♂ (BELICE; Stann Creek).

FIELD MUSEUM OF NATURAL HISTORY (FMNH): 22393♀ (BELICE; 12 mi Station on Stann Creek railroad).

MICHIGAN STATE UNIVERSITY (MSU): 2044♀ (BELICE; 1 mi W Aeropuerto de Belice).

MUSEO DE ZOOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM (MZFC): 240HRP♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 8 Km W San Felipe Bacalar), 373HRP♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Ejido Calderón), 374HRP♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Ejido Calderón).

MUSEO DE ZOOLOGÍA, CENTRO DE INVESTIGACIONES DE QUINTANA ROO (CIQRO): 100♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; Rancho Palmas, 30 Km S Felipe Carrillo Puerto), 6354JPJ♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 23 Km S Felipe Carrillo Puerto), 6332JPJ♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 23 Km S Felipe Carrillo Puerto).

Continuación Apéndice 1.

ESCUELA NACIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS, IPN (ENCB): 7317? (MÉXICO, QUINTANA ROO; Bacalar), 2426♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 2 Km N Felipe Carrillo Puerto), 2427♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 2 Km N Felipe Carrillo Puerto), 2431♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 2 Km SE Felipe Carrillo Puerto), 2430♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 2 Km SE Felipe Carrillo Puerto), 17738♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 12 Km S, 43 Km W Chetumal), 2425♀ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 21 Km N Felipe Carrillo Puerto).

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM (IBUNAM): 3442♂ (MÉXICO, QUINTANA ROO; 15 Km NNE Chetumal), 24695♂ (MÉXICO, CHIAPAS; Ejido Boca del Río, Chajul).

APÉNDICE 2. Agrupamiento de localidades (OGUs) utilizados; la OGU P sólo se incluyó en los análisis de coloración. En cada OGU, se indica entre paréntesis el número de muestra utilizado en los análisis craneales y en los de patrón de coloración, respectivamente. Los números entre paréntesis de las localidades, corresponden a los representados en la figura 7.

OGU A (2-3) MÉXICO, YUCATÁN: San Felipe(1); Rfo Lagartos(2).

OGU B (11-8): MÉXICO, QUINTANA ROO: Pueblo Nuevo X-Can(7); Puerto Morelos(9); La Vega(8); Cobá(6).

OGU C (19-17) MÉXICO, YUCATÁN: Izamal(4); Chichen Itzá(5); Mérida(3).

OGU D (2-2) MÉXICO, QUINTANA ROO: Esmeralda(11); Chichancanab(11).

OGU E (7-8): MÉXICO, QUINTANA ROO: 2 Km N Felipe Carrillo Puerto(12); 2 Km SE Felipe Carrillo Puerto(12); 4 Km NNE Felipe Carrillo Puerto(12); Rancho Palmas, 30 Km S Felipe Carrillo Puerto(13); 23 Km S Felipe Carrillo Puerto(13); 21 Km N Felipe Carrillo Puerto(12).

OGU F (16-15): MÉXICO, CAMPECHE: 5 Km S Champotón(17); 7.5 Km W Escárcega(18); 7 Km N, 5 Km E Escárcega(18); 2 mi W Champotón(17); San José Carpizo(17); Apazote (cerca de Yohaltún)(19); La Tuxteña, Champotón(17).

OGU G (2-2) MÉXICO, QUINTANA ROO: Chetumal(15); Bacalar; 8 Km W San Felipe Bacalar(14); 12 Km S, 3 Km W Chetumal(15).

OGU H (20-18): BELICE: 1 mi NW Aeropuerto de Belice(21); Belice(21); Rockstone Pond(20); 1 mi SW Belice(21).

OGU I (2-3) GUATEMALA: Chuntuqui(23); Rematc(23); El Petén(24).

OGU J (2-2) MÉXICO, TABASCO: 22 mi N Balancán(22); 12 mi NW Balancán(22).

OGU K (2-3) BELICE: 12 mi S Stann Creek(27); 2 mi S Stann Creek(27); 12 mi station on Stann Creek road(27).

OGU L (14-14) BELICE: 2 mi N El Cayo(26); El Cayo(26). **GUATEMALA:** Tikal(25).

OGU M (4-1): GUATEMALA: La Libertad(28); Sayaxché(29).

OGU N (1-1) MÉXICO, CHIAPAS: 4 Km SW Sabana San Quintín(30).

OGU O (6-10) GUATEMALA: Finca Chama(31); Secanquim(32).

OGU P (0-1) MÉXICO, QUINTANA ROO: 4.6 Km, 11 Km W Tulum(10).