



020381
2000 8% 2001
CONTABILIDAD AL 31 DE
DICIEMBRE
EJ

**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios de Posgrado

**TAXONOMIA DE LAS TUZAS PEQUEÑAS
THOMOMYS UMBRINUS EN EL EJE
VOLCANICO TRANSVERSO**

FALLA DE ORIGEN

T E S I S

Que para obtener el Grado Académico de

DOCTOR EN CIENCIAS

(BIOLOGIA)

p r e s e n t a

AURORA ALONDRA CASTRO CAMPILLO

FALLA DE ORIGEN

Director de Tesis: Dr. José Ramírez Pulido

1995



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 esta 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.

DEDICATORIA

A mi hijita Aglaia Salame Castro por consistir mi mayor inspiración y aliciente.

A mi querida hermana, Dra. Galia Castro Campillo, y a mi amado esposo, M. en C. Arturo Salame Méndez, por su motivación y apoyo tanto en los momentos difíciles como gratos que pasé para terminar este trabajo.

A mis padres, Dra. Consuelo Campillo García-Piña y Dr. Numa Pompilio Castro Guevara, sin cuyo ejemplo de tenacidad, calidad humana, esfuerzo y orgullo por el trabajo bien logrado, mi camino académico no hubiese sido realidad.

AGRADECIMIENTOS

Varios colegas y amigos participaron en alguna fase de este trabajo y a todos ellos extendiendo mi más sincero y profundo agradecimiento:

Un especial agradecimiento a mi maestro y director de tesis, Dr. José Ramírez-Pulido, quien ha participado de mi formación académica desde hace tiempo y quien ha sido un especial promotor de la misma. Gracias a su interés, entusiasmo y apoyo fué posible llevar a feliz término la resolución del complejo problema que aquí se aborda.

Los Dres. Daniel Piñero Dalmau y Fernando Cervantes Reza, del Comité de Tesis, contribuyeron de manera importante con sus orientaciones e intercambios académicos a la realización de esta tesis. Asimismo, los miembros del Jurado, Dres. Bernardo Villa Ramírez, Adrián Nieto Montes de Oca, Gustavo Casas Andreu y Víctor Sánchez Cordero hicieron varias recomendaciones que permitieron mejorar la claridad y calidad del trabajo.

El Dr. Michael Smolen hizo valiosas sugerencias al inicio de la investigación. El Dr. Robert D. Owen hizo otro tanto durante el corrimiento de los análisis y de sus implicaciones y la Dra. Margaret Smith colaboró en aclarar algunos puntos. El M. en C. Ticul Alvarez, destacó algunos aspectos que incluídos en el trabajo, permitieron una mejor apreciación del problema. Los Dres. José Ramírez Pulido, Joaquín Arroyo Cabrales, Bernardo Villa Ramírez, Ismael Ferrusquia Villafranca, Marie Ellen Holden y Sidney Anderson proporcionaron algunas referencias bibliográficas que, sin duda, enriquecieron el trabajo. El M. en C. Arturo Salame Méndez me brindó su apoyo en la revisión de material biológico, la captura de información y con sus comentarios me permitió hacer más legible el borrador final, así como considerar más críticamente las derivaciones de este trabajo.

Para el exámen del material biológico, se contó con todo el apoyo y hospitalidad del M. en C. Ticul Alvarez (CB) y de los Dres. Don Wilson y Michael Carleton (USNM), Guy G. Musser y Sidney Anderson (AMNH), Robert Timm (KU), George Baumgardner (TCWC) y Stephen L. Williams (TTU). Además, de ellos, todo el personal adjunto siempre correspondió con solicitud a cualquier requerimiento durante las revisiones.

La M. en C. Rosa Obdulia González Robles se encargó de la asesoría estadística para los análisis que posibilitaron la resolución del problema referido en el capítulo sobre la determinación de la edad. El Biól. Hugo Martínez Paz a resolver los problemas técnicos que se presentaron en la captura de la tesis durante su preparación final y en la captura de la tabla 6. También, Elsa González, Beatriz Gutiérrez y Claudia Aguilar colaboraron en la captura del Anexo 1 y el Sr.

Fernando Vega se encargó de la elaboración de los mapas y del retoque de todas las figuras.

Este trabajo se encuentra incluido dentro de los proyectos de investigación del Laboratorio de Mastozoología, UAMI a cargo del Dr. José Ramírez Pulido y otras personas que participaron en el desarrollo de la tesis fueron los Sres. Juan Patiño y Benjamín Vieyra, técnicos taxidermistas, así como varios estudiantes, quienes se encargaron de la recolecta y preparación del material biológico como parte de sus actividades en los proyectos de investigación mencionados.

La impresión de esta tesis se hizo en parte gracias al apoyo económico que proporcionó la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, UAMI, a través de su Directora, M. en C. Rosaura Grether González.

INDICE

DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS	III
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCION GENERAL	3
Hipótesis	6
Objetivos generales	6
GENERALIDADES	7
Caracteres Diagnósticos de <i>Thomomys umbrinus</i>	7
Caracteres Diagnósticos de las Subespecies Examinadas	8
Distribución General de <i>Thomomys umbrinus</i>	14
Area de Estudio	14
Recolecta y Examen de Ejemplares en Colecciones Científicas	15
Medición de Ejemplares	16
Localidades	16
Ejemplares Examinados	19
DETERMINATION OF AGE GROUPS IN THOMOMYS UMBRINUS (RODENTIA: GEOMYIDAE)	23
ABSTRACT	23
INTRODUCTION	23
METHODS	24
RESULTS	28
DISCUSSION	32
VARIACION INTRAPOBLACIONAL	38
INTRODUCCION	38
Objetivos	39
METODOS	39
RESULTADOS	40
Variación Individual Morfométrica	40
Variación Ontológica	42
Dimorfismo Sexual Secundario	43
Efecto Combinado de la Edad y del Dimorfismo Sexual	45
DISCUSION	47
VARIACION GEOGRAFICA	49
INTRODUCCION	49
Objetivos	50
METODOS	50
RESULTADOS	52
Análisis de Varianza	52
Análisis de Componentes Principales	54
Análisis de Agrupamiento	60
Análisis Discriminativo de Clasificación	62
Coloración	64
DISCUSION	68

CONCLUSIONES	
LITERATURA CITADA	
ANEXO 1	
ANEXO 2	
ANEXO 3	

VI
74
76
86
93
94

RESUMEN

Ante la dificultad para asignar más de 200 ejemplares de *Thomomys umbrinus* provenientes del Estado de Tlaxcala, se decidió abordar la situación taxonómica de la especie en el límite sureño de su distribución, el Eje Volcánico Transverso. En esa zona se han reconocido ocho subespecies, mismas que fueron analizadas junto con otras poblaciones que no habían sido mustreadas antes y que permitieron una mejor aproximación al problema de la validez taxonómica de las ocho designaciones. El problema fue abordado por medio del análisis morfométrico de 37 variables obtenidas en 1201 ejemplares, 903 de los cuales fueron recolectados para este trabajo y el resto fue examinado en colecciones nacionales e internacionales. Para el análisis de las variables, se hizo uso de técnicas estadísticas uni y multivariadas. Como primer paso, fue necesario implementar un método para la determinación de grupos de edad, el cual fue probado en contra del método de la sutura basiesfenoidea, encontrándose que el método propuesto es más eficiente. Después de esto, se analizó detalladamente la variación intrapoblacional, encontrándose que existe dimorfismo sexual secundario muy patente, pero que la variación ontológica resulta ser un factor todavía más importante para entender la variación poblacional de esta especie. Los resultados de los análisis uni y multivariados sugiere que éstas dos variables son factores clave para ser consideradas en el análisis interpoblacional de la especie. Con respecto de ésta última (o variación geográfica), los resultados de los análisis morfométricos indican que existen dos y no ocho subespecies de *Thomomys umbrinus* en el Eje Volcánico Transverso (*Thomomys umbrinus umbrinus* (Richardson, 1829) y *Thomomys umbrinus pullus* Hall y Villa, 1948).

ABSTRACT

The taxonomic status of the eight recognized subspecies of *Thomomys umbrinus* in the Mexican Neotransvolcanic Belt is revised by means of morphometric analyses, using uni and multivariate techniques. A total of 1201 specimens were examined, 903 of which were trapped on the field and the rest were studied in national and international scientific collections. One first step was to implement a method for determining age classes, being the method proposed here more accurate than the basisphenoid suture. Results of the analyses of intra and interpopulation variation indicate a strong role of both sexual dimorphism, but especially, of age variation to understand the geographic variants of this species. Evidence from this study allows the conclusion that there are two subspecies of *Thomomys umbrinus* in the Mexican Transvolcanic Belt: (*Thomomys umbrinus umbrinus* (Richardson, 1829) y *Thomomys umbrinus pullus* Hall y Villa, 1948).

TAXONOMIA DE LAS TUZAS PEQUEÑAS *THOMOMYS UMBRINUS* EN EL EJE VOLCANICO TRANSVERSO

por

Aurora Alondra Castro Campillo

INTRODUCCION GENERAL

Durante el proceso de determinación de un número importante de *Thomomys umbrinus*, procedentes de varias localidades del estado de Tlaxcala, en la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI), resultó que por lo heterogéneo de la numerosa muestra, era factible asignar los ejemplares a cualquiera de las subespecies reconocidas (Hall, 1981) en las inmediaciones de los estados circundantes (Hidalgo = *Thomomys umbrinus albicularis*; México = *Thomomys umbrinus vulcanius*; Puebla = *Thomomys umbrinus martinensis* y *Thomomys umbrinus orizabae*; Veracruz = *Thomomys umbrinus umbrinus*). De hecho, en los ejemplares de Tlaxcala, se presenta toda la variedad considerada tanto en la coloración como en la morfología craneal que han servido para describir (Nelson y Goldman, 1934; Hall y Villa, 1948) ocho subespecies (*Thomomys umbrinus albicularis*, *Thomomys umbrinus martinensis*, *Thomomys umbrinus orizabae*, *Thomomys umbrinus peregrinus*, *Thomomys umbrinus pullus*, *Thomomys umbrinus tolucae*, *Thomomys umbrinus umbrinus* y *Thomomys umbrinus vulcanius*) en el Eje Volcánico Transverso (EVT).

En las descripciones originales, la distinción entre las subespecies en ésta región, fue hecha con base en caracteres cualitativos que incluyen la coloración de la piel y lo voluminoso del cráneo (Nelson y Goldman, 1934; Hall y Villa, 1948). De hecho, con la probable excepción de *Thomomys umbrinus pullus* Hall y Villa, 1948, subespecie que se distingue por su pequeña talla, la designación original de las subespecies en el EVT obedece a un simple criterio nominalista geográfico (Mayr y Ashlok, 1991), en el sentido de describir ocho categorías distintas (Hall, 1981) con base más bien en su distribución alopatrica a lo largo de los macizos volcánicos de esa región.

El examen de la mayoría de los holotipos y topotipos de las subespecies de *Thomomys umbrinus* en el EVT, los cuales se encuentran alojados en el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution en Washington D. C. (USNM) y en el American Museum of Natural History, New York (AMNH), permitió obtener

una mejor idea de las diferencias y similitudes entre los especímenes y, asimismo, contribuyó a un mejor entendimiento del problema.

Se observó, por ejemplo, que los ejemplares de *Thomomys umbrinus vulcanius*, *Thomomys umbrinus tolucae*, *Thomomys umbrinus martinensis*, *Thomomys umbrinus umbrinus*, *Thomomys umbrinus albicularis* y *Thomomys umbrinus peregrinus*, son semejantes entre sí tanto en coloración como en características craneales. De hecho, algunos ejemplares de *Thomomys umbrinus albicularis* carecen de la mancha blanca de la garganta (Nelson y Goldman, 1934), pero algunos ejemplares de *Thomomys umbrinus peregrinus* y todos los de *Thomomys umbrinus vulcanius*, sí la presentan. Por su parte, la mayoría de los ejemplares topotípicos y el holotipo de *Thomomys umbrinus orizabae*, se distinguen de los demás por su coloración melánica, misma que también se encuentra entre los ejemplares de Tlaxcala y de *Thomomys umbrinus pullus* obtenidos en el trabajo de campo.

Este panorama derivó en las siguientes opciones: a) asignarse a priori (simplemente) los ejemplares de Tlaxcala a alguna de las subespecies reconocidas, con lo que sólo se ampliaría el área de distribución del taxón seleccionado; b) examinar la validez de las entidades infraespecíficas reconocidas en el Eje, mediante el estudio de la variación intra e interpoblacional y, con base en los resultados, asignar los ejemplares a alguna de las subespecies; c) describir nuevas subespecies de acuerdo con un criterio nominalista.

Se consideró que la segunda estrategia era la más adecuada, ya que debería permitir un mejor entendimiento de la situación sistemática que guardan las poblaciones asignables a *Thomomys umbrinus* en el EVT y porque esto, a su vez, contribuiría a entender el papel de la subespecie como un medio para identificar variantes geográficas de la especie con designación taxonómica propia (Mayr, 1969). Es decir, como poblaciones pertenecientes a una misma especie, entre las cuales existe flujo genético (Patton y Smith, 1989) y en donde las adaptaciones a las condiciones del hábitat particular se expresan, en este caso, por ciertas características fenéticas particulares que están relacionadas con una distribución geográfica particular (Grinnell, 1935; Yates y Schmidly, 1977; Honeycutt y Schmidly, 1979; Patton y Smith, 1990).

Simpson (1961) ha criticado fuertemente el gran número de subespecies asignadas a *Thomomys umbrinus* ($n = 229$, Hall, 1981), lo cual coloca a este taxón en medio de la polémica sobre la validez del concepto de subespecie (Grinnell, 1935; Davis, 1938; Wilson y Brown, 1953; Brown y Wilson, 1954; Simpson, 1961; Choate y Williams, 1978; Patton y Smith, 1990). En este sentido, se considera que el problema que se aborda, así como los resultados de este trabajo representan una aportación para abordar la situación taxonómica de

Thomomys umbrinus en México y, con ello, para entender mejor la situación sistemática y taxonómica de esta especie con énfasis en sus subespecies reconocidas.

En este caso, el problema se aborda mediante el uso de técnicas morfométricas no sólo para la designación taxonómica de las *Thomomys umbrinus* procedentes de Tlaxcala, sino para las demás procedentes del EVT. Para hacerlo, fue necesario recolectar material biológico de manera intensiva durante tres años, ya que hasta antes de este estudio, las muestras disponibles procedentes del área de interés eran muy pequeñas ($n \leq 15$). Además, se revisó la mayoría de las colecciones en el extranjero y en el país en donde se encontraban alojados los ejemplares tipo (USNM, AMNH y Colección de Mamíferos del Laboratorio de Cordados Terrestres de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, CB).

Al cabo de los tres años de trabajo de campo, se logró contar con muestras representativas ($n \geq 50$) de las subespecies en las localidades tipo y sus cercanías que permitieran considerar un número adecuado de ejemplares en cada sexo y categoría de edad. A estos ejemplares se sumaron varios más procedentes de localidades que no se habían muestreado en el pasado, las cuales se encuentran entre las poblaciones asignadas a las subespecies reconocidas. Tanto por la cercanía geográfica entre estas poblaciones sin designación taxonómica y las poblaciones con designación reconocida como porque las primeras llenan el espacio entre las segundas, se pudieron asumir presuntos corredores de flujo genético entre las subespecies reconocidas con las poblaciones en cuestión.

Como un primer paso, se realizó un examen cualitativo previo de los especímenes reunidos y el de los revisados en las colecciones mencionadas. Este análisis, con la excepción de *Thomomys u. pullus* que son ejemplares muy pequeños, no arrojó diferencias morfológicas contundentes entre las subespecies y las poblaciones muestreadas, las cuales pudiesen deberse a la variación intrínseca de una misma población (Grinnell, 1935), ya que la persistencia de los caracteres no es consistente con una localización en particular y, en cambio, la variación en general es notable.

Aunado a la variación interpoblacional morfológica que a simple vista no parece presentar un patrón definido, Hafner *et al.* (1987) han estudiado el cariotipo estándar y las aloenzimas de cuatro poblaciones en el EVT, asignables a *Thomomys u. pullus* (Pátzcuaro), *Thomomys umbrinus tolucae* (Toluca), *Thomomys umbrinus vulcanius* (Amecameca) y *Thomomys umbrinus umbrinus* (Boca de Monte) y concluyen que las muestras examinadas pertenecen al mismo grupo cromosómico (NF = 78) y al mismo grupo aloenzimático.

En virtud de que no se ha abordado antes el estudio morfométrico de *Thomomys umbrinus* en el EVT, de las observaciones que se hicieron de la morfología craneal de estos ejemplares durante el examen de los ejemplares depositados en la UAMI y de la información aportada por Hafner *et al.* (1987), se plantean las siguientes dos

Hipótesis:

- 1.- El patrón de distribución alopátrico de las poblaciones de *Thomomys umbrinus* en el Eje Volcánico Transverso sugiere la existencia de poblaciones geográficamente aisladas, aunque genéticamente compatibles (subespecies), que pueden ser asignadas, mediante el estudio de su diferenciación morfométrica, a las ocho subespecies reconocidas en esa región.
- 2.- Las características morfológicas particulares de estas poblaciones no están en relación con su distribución geográfica particular dentro del Eje Volcánico Transverso, sino que corresponden a un patrón inconcluso de diferenciación, lo cual impide el reconocimiento de ocho subespecies, por lo que su designación taxonómica debiera corresponder a *Thomomys umbrinus umbrinus* (Richardson, 1829).

Para abordar estas dos alternativas (que se trate de varias subespecies o de una sóla) se proponen los siguientes

Objetivos generales:

- I. Estudiar la variación intra e interpoblacional de *Thomomys umbrinus* en las poblaciones de áreas topotípicas, y en las aledañas a ellas, que se distribuyen en el Eje Volcánico Transverso, mediante análisis morfométricos.
- II. Determinar el estado taxonómico de esas poblaciones.
- III. Contribuir al conocimiento sistemático de la especie.

Para someter a prueba las hipótesis y desarrollar los objetivos, fue necesario establecer criterios para la determinación cuantitativa de la edad en estos

roedores, así como conocer la variación intra e interpoblacional por medio de análisis estadísticos uni y multivariados.

Por cuanto al formato, este trabajo ha sido dividido en capítulos con el objeto de presentar cada parte de los resultados de manera independiente para su publicación, a pesar de que con ello se incurra en algunas repeticiones, especialmente por cuanto al marco de referencia. El siguiente capítulo está integrado por el artículo ya publicado "**Determination of Age Groups in *Thomomys umbrinus* (Rodentia: Geomyidae)**" (Castro-Campillo *et al.* 1993. Texas J. Sci., 45:217-230). Los subsecuentes dos capítulos sobre la **Variación Intrapoblacional y la Variación Geográfica** de *Thomomys umbrinus* en el EVT, respectivamente, se abordan por separado los correspondientes planteamientos, objetivos particulares, métodos, resultados y discusión. Finalmente, se dedica un apartado a las **Conclusiones**.

GENERALIDADES

Caracteres Diagnósticos de *Thomomys umbrinus*.

Thomomys umbrinus es una especie de roedor de hábitos fosoriales perteneciente a la familia Geomyidae y a la subfamilia Geomyinae. El género se caracteriza (Hall, 1981) por su tamaño pequeño y por la estructura más bien delicada de sus manos con garras finas al contrario de otros géneros de tuzas en los que estos apéndices son robustos y con fuertes garras (*Geomys* y *Cratogeomys*). Asimismo, esta especie de tuza, al contrario de las otras, no presenta la fosa basitemporal, situada entre el tercer molar inferior (m3) y la cara lingual del proceso coronoides más que como una leve depresión en algunos ejemplares de Estados Unidos (Hall, 1981).

En cuanto a caracteres dentales, *Thomomys umbrinus* tiene la superficie anterior de los incisivos superiores lisa, pero con un surco muy fino hacia el límite interior, mientras que en los otros géneros de la familia hay uno (*Cratogeomys*, *Pappogeomys* y *Zygoeomys*) o dos (*Orthogeomys*) surcos bien definidos. Asimismo, el tercer molar superior (M3) es elíptico, monoprismático y similar a los otros dos molares superiores (M1, M2), lo cual no sucede en los otros géneros en los que esta pieza dental nunca es elíptica, sino biprismática y difiere del M1 y del M2 (Hall, 1981).

Entre las características que distinguen a la especie dentro del género se encuentran la presencia de la fisura esfenoidal, la cual está ausente en

Thomomys talpoides, y la forma de los pterigoides que es recta o casi, mientras que la misma es cóncava en *Thomomys bulbivorus* (Hall, 1981).

Por cuanto a las diferencias con *Thomomys bottae*, especie considerada como conespecífica por Hall (1981), varios autores (Bailey, 1915; Nelson y Goldman, 1934; Blair, 1939; Goldman, 1947; Baker, 1953; Anderson, 1966; Dunnigan, 1967; Hoffmeister, 1969) han descrito caracteres que en combinación pueden ser útiles para distinguirlas. Sin embargo, como apunta Hoffmeister (1969), no existe una serie de caracteres morfológicos inequívoca. Anderson (1966) menciona que *Thomomys umbrinus* suele ser más pequeña y oscura con un tinte púrpura más que amarillento; tiene tres, en lugar de cuatro, pares de mamas (un sólo par pectoral); el borde frontal del maxilar es recto o cóncavo más que convexo y la sutura fronto-maxilar tiende a ser más larga y se encuentra con la base del lacrimal más posteriormente; las suturas en la región tienden a estar fusionadas más frecuentemente que en *Thomomys bottae* en los ejemplares más viejos; el báculo es más largo. Además de estas características morfológicas, otros autores han encontrado diferencias bioquímicas y citológicas (Patton y Dingman, 1966; Patton, 1973).

Caracteres Diagnósticos de las Subespecies Examinadas

A continuación se transcriben las características de esas ocho subespecies de *Thomomys umbrinus*, de acuerdo con las descripciones originales de Richardson (1929) Bailey (1906), Merriam (1893), Nelson y Goldman (1934) y Hall y Villa (1948). Se ha intentado traducir literamente los caracteres y el estilo de cada autor, pero no así el orden de la descripción para lograr cierta uniformidad en el presente trabajo. En éste sentido, cabe aclarar que ante la imposibilidad de comparar con una clave de colores y con el objeto de mantener en lo posible la descripción original, se aluden textualmente los nombres utilizados por éstos autores entre paréntesis. Se citan las designaciones de las ocho subespecies conocidas, los autores y el año de la descripción, así como las localidades tipo (LT). La distribución general (DG) en las entidades federativas en donde se han recolectado ejemplares fuera de la localidad tipo, se citan de acuerdo con Hall, 1981 y Ramírez-Pulido, *et al.*, (1983).

***Thomomys umbrinus albigularis* Nelson y Goldman, 1934.-** LT.- El Chico, 9,800 ft., Sierra de Pachuca, Hidalgo. DG.- Hidalgo, Puebla y Veracruz. Esta es una subespecie de tamaño grande (longitud total, LTO = 205 mm; cola vertebral, LCV = 63 mm; pata trasera, LPA = 63 mm) que se caracteriza por tener la garganta y línea media del pecho con marcas blancas (white) conspicuas. Es semejante a *Thomomys umbrinus orizabae*, pero de coloración más pálida (ninguno de los seis topotipos examinados presentan la fase negra (black) de la

segunda) y con el cráneo difiriendo en detalle (rostro más estrecho; bóveda usualmente más ancha; arcos cigomáticos usualmente más expandidos; hilera maxilar de dientes más corta, 6.9 mm). Difiere de *Thomomys umbrinus umbrinus* y de *Thomomys umbrinus peregrinus* por su mayor talla promedio, color más claro y combinación craneal. Con respecto de la segunda, *Thomomys umbrinus albigularis*, tiene un cráneo más grande en promedio y una hilera maxilar de dientes relativamente más corta, mientras que con respecto de la última, el cráneo es más grande y ancho, mientras que sendas hileras maxilares de dientes son semejantes.

Por cuanto a su coloración, el ejemplar tipo presenta las partes superiores de *Thomomys umbrinus albigularis* son entre canela (cinnamon) y pardo micado (mikado brown), ligeramente oscurecidas sobre la punta de la cabeza y espalda por pelos con la punta negra (black) que se van transformando en más claros y van pasando gradualmente a ante ocráceo (ochraceus buff) a lo largo de los costados, brazos y muslos. Partes inferiores sobrepuestas con ante ocráceo (ochraceus buff), con la excepción de la garganta y las mejillas en donde los pelos son blancos (white) puro hasta las raíces. Las orejas y las manchas post-auriculares son negras (black), como suele ser usual en el grupo. Los pies son blanquecinos (whittish), la cola es parda (brownish) arriba cerca de la base y ante ocráceo (ochraceus buffy) por abajo, haciéndose blanca pareja (dull whittish) todo alrededor hacia la punta.

***Thomomys umbrinus martinensis* Nelson y Goldman, 1934.** LT.- San Martín Texmelucan, 7,400 ft., Puebla. Las medidas de esta subespecie (el tipo) son LTO = 180 mm; LCV = 56 mm; LPA = 25. Es una semejante a *Thomomys umbrinus umbrinus*, pero de color más rico, más canela (cinnamon) y con detalles craneales distintivos, especialmente las bulas más pequeñas. Presenta un par de mamas pectorales como en *Thomomys umbrinus umbrinus*. Algo similar a *Thomomys umbrinus peregrinus*, pero de color más claro arriba y abajo. El color basal de las partes inferiores es plumbeus (plumbeus) más pálido. Aunque el cráneo es más semejante del de *Thomomys umbrinus umbrinus*, difiere notablemente en que los arcos cigomáticos son más anchos y se expanden más cuadrangulamente, los lados menos doblados hacia afuera, ligeramente comprimidos lateralmente o doblados hacia adentro cerca de la mitad; el brazo maxilar del arco cigomático es más pesado; la lámina del escamoso se proyecta sobre el meato auditivo en menor medida; las bulas son más pequeñas y menos infladas. El lacrimal se articula principalmente con el maxilar en ambas subespecies. Con respecto de *Thomomys umbrinus peregrinus*, *Thomomys umbrinus martinensis* tiene un cráneo más amplio, menos alargado; los arcos cigomáticos son más pesados y se expanden más cuadrangulamente; el rostro es más amplio; las bulas son más pequeñas.

El color del ejemplar tipo, el cual estaba adquiriendo pelaje fresco es cercano al canela (cinnamon) en las partes superiores, siendo más puro (el color) a lo largo de los costados, mezclado con negro (black) sobre la cabeza y a lo largo de la línea media en la espalda. El negro (black) predomina en la punta de la cabeza. Las partes externas de los brazos son ante rosado (pinkish buff) y las partes internas ligeramente sobrepuestas con ante rosado (pinkish buff) pálido. El rostro es negruzco (blackish) y la pequeña área en el medio de la barba es blanca (white). Las patas delanteras son pardas (brownish) hasta los dígitos, los cuales son blancos (white). Las patas traseras son blanquecinas (whitish), con la excepción de la mitad proximal del metatarso, el cual es pardo (brownish) como los tobillos. La cola es parda (brownish), ligeramente más pálida abajo.

***Thomomys umbrinus orizabae* Merriam, 1893**-LT.- Mt. Orizaba, 8,500 ft., Puebla. DG.- Puebla. Se trata de una subespecie de talla mediana (LTO = 217, LCV = 68, LPA = 30) con una fase dominante de color tiznado plumizo (sooty-plumbeus) y otra fase leonada (fulvous) semejante a *Thomomys umbrinus fulvus* (subespecie sin distribución en México), pero más opaca. La cola es más larga que en esta subespecie y bien cubierta de pelo, así como las manos y los pies. Se distingue de *Thomomys umbrinus peregrinus* en que el rostro es más largo y mucho más ancho; los frontales son mucho más amplios anteriormente; las ramas ascendentes de los premaxilares son mucho más anchos y romos posteriormente; la anchura del rostro a través de las ramas ascendentes de los premaxilares, así como la anchura anterior de los frontales es considerablemente mayor a la anchura interorbital.

La fase plumiza (plumbeus) incluye un negro-pizarra (slate-black) uniforme en todo el cuerpo (ligeramente más pálido abajo), excepto por la parte distal de patas traseras y delanteras, el tercio distal de la cola y adentro de los abazones, todos los cuales son blancos (white) -algunas veces también presentan algunos pelos blancos (white) alrededor de la boca y bajo la barbilla. El color del cuerpo siempre pasa hacia abajo sobre la cintura y tobillos y usualmente alcanza medio camino hasta los tobillos, a veces más lejos. En la fase leonada (fulvous), las partes superiores son pardo-oscuro (umber-brown), pasando a atezado (dusky) sobre la nariz y leonado parejo (dull fulvous) en los costados. Las partes inferiores son ante-leonadas (buffy-fulvous) y la piel basal plumiza (plumbeus) es visible en algunos lugares. La parte inferior de la cara es negruzca (blackish); los pies y el tercio distal de la cola son blancos (white).

***Thomomys umbrinus peregrinus* Merriam, 1893**- LT.- Salazar, 10,300 ft., México. DG.- Distrito Federal, Hidaigo, México y Morelos. Las medidas del ejemplar tipo son LTO = 207, LCV = 72, LPA = 28.5. Es semejante a *Thomomys umbrinus fulvus*, pero mucho más oscura y pareja (duller), sin presentar los tintes leonado-dorados (golden-fulvous) brillantes de esa especie ni sus caracteres

craneales. Los incisivos se curvan bastante hacia afuera (procumbentes). Comparada con *Thomomys umbrinus orizabae*, el rostro es muy estrecho, la anchura a través de las ramas ascendentes de los premaxilares es mucho menor que la de la constricción interorbitaria. La región anterior de los frontales es también considerablemente menor que la anchura interorbitaria y los premaxilares son más delgados y puntiagudos posteriormente. En los cráneos juveniles y de mediana edad, el interparietal es recto posteriormente, ampliamente redondeado anteriormente y cerca del doble de ancho que largo. En los ejemplares viejos, el hueso es toscamente subcuadrado.

***Thomomys umbrinus pullus*, Hall y Villa, 1948.**- LT.- 5 mi. S Pátzcuaro, 7,800 ft., Michoacán. Subespecie de talla pequeña (machos: LTO = 184 mm, LCV = 54, LPA = 26.8; hembras LTO = 185, LCV = 53, LPA = 27.6). El cráneo se caracteriza por tener las crestas lambdaoideas perpendiculares al plano sagital; cara posteroventral de la bula timpánica rugosa; jugal vertical (la superficie plana no oblicua); espacio interpterigoideo truncado en el ápice con los lados curvados hacia arriba. Esta subespecie tiene mayor semejanza con *Thomomys umbrinus superus* (subespecie más cercana hacia el norte en Santa Rosa, Guanajuato), pero difiere de ella porque un número mayor de individuos es completamente negro (black) -excepto por la porción distal de la cola; partes inferiores regiones (white); rostro más ancho; bóveda que se expande más dorsalmente en la región anterior; crestas lambdaoideas perpendiculares al plano sagital más que inclinadas posteromedialmente; interparietal más ancho (5.7 vs. 4.5 en machos y 6.5 vs. 4.8 en hembras); la región plana medial del jugal vertical más que oblicua; en vista lateral, los procesos mastoideos y paraoccipitales están mucho más separados, por lo que exponen una superficie mayor de la bula mastoidea; incisivos en ambas mandíbulas ligeramente más estrechos; dientes molariformes más pequeños, el espacio interpterigoideo truncado, en el ápice, con lados convexos medialmente en lugar de estar en forma de V; la cara ventral de la bula timpánica es rugosa en la mitad posterior más que lisa. Con respecto de *Thomomys umbrinus tolucae*, subespecie más cercana hacia el este, es más pequeña y tiene los incisivos superiores ligeramente más procumbentes.

El color de esta subespecie es negro (black) o entre pardo-canela (Cinnamon-Brown) y pardo tabaco (Snuff Brown). La mitad distal de la cola es blanquizca (whitish), completamente blanquizca (whitish) en un espécimen. De la serie de 17 ejemplares examinados, ocho son negros (black), seis son pardos (brown) y dos son de color intermedio.

***Thomomys umbrinus tolucae* Nelson y Goldman, 1934.**- LT.- Ladera N del Volcán de Toluca, 9,500 ft., México. Es una subespecie de tamaño grande (LTO = 246 mm; LCV = 82; LPA = 32) y de color oscuro que se encuentra relacionada cercanamente con *Thomomys umbrinus peregrinus*, pero de mayor talla; el color

es casi el mismo arriba; los labios son café grisáceo (grayish brown) en lugar de negro (black); las manchas blancas (white) de la garganta y barbilla, cuando presentes, son generalmente más amplias. Es semejante en talla con *Thomomys umbrinus orizabae*, pero más oscura en la fase de color normal. Se diferencia de *Thomomys umbrinus umbrinus* en que es de mayor tamaño y con una coloración rojiza (rufescent) más rica. El cráneo es más semejante con el de *Thomomys umbrinus orizabae*, pero la bóveda es usualmente más amplia y los arcos cigomáticos se expanden más ampliamente; los dientes molariformes son ligeramente más pequeños. El cráneo es semejante al de *Thomomys umbrinus peregrinus* y al de *Thomomys umbrinus umbrinus*, pero decididamente más grande.

El tipo presenta las partes superiores entre castaño rojizo (russet) y pardo castaño (mars brown), fuertemente mezclados con negro (black), que se va convirtiendo en castaño rojizo (russet) más claro a lo largo de los costados y las piernas. Las partes inferiores en general sobrepuestas con castaño rojizo (russet) claro, el color basal plumizo (plumbeus) profundo; los labios son pardo grisáceo (grayish brown); una mancha blanca (white) en medio de la garganta; patas traseras blanquecinas (whitish); cola parda grisácea (grayish brown) moteada con blanco (white) en la mitad basal y convirtiéndose a blanquecina (whitish) a todo lo largo de la porción terminal.

***Thomomys umbrinus umbrinus* (Richardson, 1829).**- LT.- Indefinida. Bailey (1906), seguido por Hall (1981), la ubica en Boca del Monte, Veracruz. DG.- Veracruz. Descripción de Mr. Gerrit S. Miller, Jr., citado por Bailey (1906): El tipo es un ejemplar masculino parecido externamente a *Thomomys umbrinus fulvus*, pero más pequeño (LTO = 220; lcv = 45; LPA = 26) y con garras más delgadas, especialmente en las manos. El color del dorso es semejante al de *Thomomys umbrinus fulvus*, pero ligeramente más oscuro. Las partes ventrales completamente diferentes a esa subespecie y más parecidas a las de *Thomomys umbrinus fossor* (ante pálido -pale buffy), pero aún más pálidas con una línea de demarcación casi bien definida a lo largo de los costados. Una mancha blanca (white) sobre la barbilla y garganta. La cola como en *Thomomys umbrinus fossor*, pero un poco más oscura, aparentemente sucia, no bicolor como en *Thomomys umbrinus fulvus*. Los pies blanquecinos (whitish). El cráneo es más parecido al de *Thomomys umbrinus fulvus* que al de *Thomomys umbrinus fossor* o al de *Thomomys umbrinus lachugilla*, pero más pequeño; el rostro es más corto y relativamente más amplio; los nasales y premaxilares terminan en línea entre sí; la base anterior de los arcos cigomáticos, vistos por arriba, cuadrangular en lugar de redondeados; el lagrimal casi totalmente aplicado al arco cigomático en lugar de al frontal.

Richardson (1829) menciona que la mayor parte del pelo desde la raíz es de color gris-negruzco (blackish-gray). La punta del pelo es casi pardo oscuro (umber brown) sobre toda la espalda y, especialmente, sobre las partes superior y laterales de la cabeza en donde es más profundo. En los flancos, se entremezcla ligeramente con pardo marrón (chestnut brown). El vientre y patas traseras y delanteras son gris pálido (pale gray) y algunas partes tienen un matiz pardo (brown). Los lados de la boca son pardo oscuro (dark-brown) con unos cuantos pelos blancos (white). La barbilla, garganta, pies y garras son blancos (white). La cola esta cubierta con pelo grisáceo-blanco (grayish-white) corto.

***Thomomys umbrinus vulcanius* Nelson y Goldman, 1934.**- LT.- Volcán Popocatepetl, 12,900 ft., México. DG.- México, Morelos y Puebla. Es semejante en talla (LOT = 206 mm, LCV = 66; LPA = 31) a *Thomomys umbrinus toluca*, pero su color general es más opaco (duller) y uniforme y con los costados menos contrastantes con la espalda. Con respecto del cráneo, aunque, semejante al de *Thomomys umbrinus toluca*, tiene el rostro y los nasales más cortos; los arcos cigomáticos más estrechos; los huesos pterigoideos, cuando vistos por abajo, más anchos y pesados; los dientes molariformes ligeramente más grandes. También, el color es semejante al de *Thomomys umbrinus umbrinus*, pero es de mayor talla y con el cráneo más grande y masivo (bóveda más ensanchada; rostro más pesado y menos deprimido anteriormente; región interorbital más amplia; arcos cigomáticos más estrechos, menos doblados hacia afuera, lados más cercanamente paralelos; láminas pterigoideas y palatinas más amplias; incisivos superiores más abruptamente curvados). Se distingue de *Thomomys umbrinus peregrinus* en una coloración más opaca y uniforme y por tener un cráneo más grande y masivo en todos aspectos.

El tipo presenta pelaje fresco. Las partes superiores son en general cercanas al pardo veron (verona brown, Ridgway, 1912 *vide* Nelson y Goldman, 1934), fuertemente mezclado con negro (black), el negro (black) predominando en la punta de la cabeza y en el área media dorsal. La parte inferior de los costados y exterior de los brazos son más claros y teñidos de canela (cinnamon). Las partes inferiores ligeramente superpuestas con canela (cinnamon) claro; el rostro es negro (black), con la excepción de los labios y del medio de la barbilla que son blancos (white). Patas delanteras pardas (brownish) hasta los dígitos que son blancos (white). Patas traseras blanquizcas (whitish) con el oscuro (dusky) de los tobillos extendiéndose hasta cerca de la mitad de los metatarsos. Cola pardosa (brownish) arriba, ligeramente más pálida bajo hasta cerca de la punta que es blanca (white).

Distribución General de *Thomomys umbrinus*

De acuerdo con Hall (1981), quien combina a *Thomomys umbrinus* con *Thomomys bottae*, *Thomomys umbrinus* cuenta con 229 subespecies que se distribuyen desde el norte de los Estados Unidos hasta el EVT a lo largo del Sistema Californiano y las Sierras Madres Occidental y Oriental. En México, se encuentran 79 de estas subespecies. Esta distribución es discontinua, particularmente en los estados mexicanos de la Altiplanicie y del EVT.

La presencia de zonas áridas y, probablemente, la distribución concomitante de algunas especies de *Cratogeomys* (Hall, 1981) han contribuido a este patrón. Con respecto de lo último, Nelson y Goldman (1934) argumentaron que la distribución de *Thomomys*, posiblemente era restringida por *Cratogeomys merriami merriami* a los 11,500 pies en el volcán Popocatepetl y que lo mismo sucedía en el Nevado de Toluca en donde la subespecie limitante era *Cratogeomys tylosinus planiceps* a los 8,600 pies.

Area de Estudio

Este trabajo aborda el problema del estado taxonómico de *Thomomys umbrinus* en el límite sureño de su distribución, es decir, en el EVT (Hall, 1981). La razón para hacerlo en esta área es que, con excepción del trabajo de Hafner *et al.* (1987), no se cuenta con estudios sistemáticos que hayan abordado a las poblaciones de *Thomomys umbrinus* en esta región. De hecho, en el estudio mencionado sólo se incluyeron ejemplares de Pátzcuaro, Michoacán (*Thomomys umbrinus pullus*); Boca de Monte (*Thomomys umbrinus umbrinus*), Puebla; Amecameca (*Thomomys umbrinus peregrinus*) y Toluca (*Thomomys umbrinus tolucaae*), Estado de México, pero no del resto de subespecies que se han descrito en el Eje (*Thomomys umbrinus albigularis*, *Thomomys umbrinus orizabae*, *Thomomys umbrinus martinensis*, *Thomomys umbrinus vulcanius*).

El EVT, que incluye las regiones más altas de México (2000 a 5650 m), se encuentra entre los 19° y los 20° de latitud N y los 96° y los 105° de longitud E, atravesando el país de océano a océano. Entre los macizos volcánicos relacionados con este estudio destacan de W-E, el Nevado de Toluca (4624 m), el Popocatepetl (5,452 m), el Iztaccihuatl (5460 m), La Malinche (4461) y el Pico de Orizaba (5700 m). La región comprende 130 Km de ancho y más de 1000 km de largo y se encuentra limitada al E por la Sierra Madre Oriental, al S por la Sierra Madre del Sur y al W por la Sierra Madre Occidental. En ella, existen cerca de mil volcanes de edad cuaternaria con menos de un millón de años de antigüedad (Fa y Morales, 1991; Demant, 1978, 1982; Nixon *et al.*, 1987; Pasquaré *et al.*, 1987a, b).

La recolección de ejemplares se realizó entre el segundo y quinto distritos que reconoce Demant (1978) en el EVT. El segundo distrito al E presenta numerosos conos monogenéticos y con la excepción del Cerro Tancitaro en Michoacán, no hay volcanes estratificados. Del tercero al quinto distritos al centro del EVT, se encuentran cuatro grandes volcanes estratificados (Nevado de Toluca, Popocatepetl, Iztaccihuatl y La Malinche), orientados en dirección N-S, dentro de la depresión lacustre correspondiente a la Sierra Nevada; mientras que otras pequeñas sierras, entre ellas la de Chichinautzin, se localizan en dirección NE-SW sobre fracturas cercanas a la porción más sureña del Valle de México. En el quinto distrito, se localiza la cadena volcánica Cofre de Perote-Pico de Orizaba hacia el E, siendo el último un cono reciente de lava sobre un volcán más antiguo.

Por cuanto al clima, las zonas muestreadas presentan clima templado con lluvias al final de la primavera y el otoño, siendo las porciones norteñas menos húmedas que sus contrapartes sureñas. La temperatura promedio anual oscila por los 18° C en general, pero disminuye con la altitud (García, 1981). La vegetación dominante en las áreas estudiadas (Rzedowski, 1978) es el bosque de encino (*Quercus* sp.), pino-encino (*Quercus-Pinus* sp.) y pino-abeto (*Pinus-Abies religiosa*), así como bosque de pino con zacatonal (*Muhlenbergia* sp. y *Festuca* sp.). Debido al tipo de roca madre volcánica, el suelo es arenoso en las cercanías de los macizos volcánicos y más arcilloso en las regiones más bajas.

Recolección y Examen de los Ejemplares en Colecciones Científicas

Se realizó trabajo de campo durante tres años con el objeto de recolectar ejemplares de *Thomomys umbrinus* a lo largo del EVT. Como resultado, se reunieron 903 ejemplares procedentes de 67 localidades a lo largo del EVT en las entidades federativas del Distrito Federal, Hidalgo, México, Michoacán, Morelos, Puebla, Tlaxcala y Veracruz. A esos ejemplares se suman 298 más, procedentes de nueve localidades, que fueron examinados en otras colecciones nacionales y extranjeras: Colección de Mamíferos del Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (CB); American Museum of Natural History (AMNH) en Nueva York; National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM) en Washington D. C.; Texas Cooperative Wildlife Collections (TCWC) de la Texas A&M University en College Station; Museum of Natural History (KU) de la University of Kansas. En total, se examinaron y midieron 1201 ejemplares de *Thomomys umbrinus* procedentes de 76 localidades en las seis entidades federativas mencionadas, los cuales fueron examinados en su totalidad para estudiar las características craneales de la especie. Aunque éste análisis permitió entender la variación de la especie a nivel cualitativo, no todos se incluyeron en los análisis estadísticos posteriores y esto

varió de acuerdo con los objetivos particulares de los análisis o porque los ejemplares eran muy pequeños o porque sus cráneos estaban muy deteriorados. El número de los ejemplares incluidos en los cálculos se menciona en los métodos o en las tablas correspondientes a cada tipo de estudio.

En el caso de los ejemplares de museo, se recabaron los datos reproductivos accesibles en los catálogos y marbetes respectivos. Si no existían esos datos, se examinaban las pieles en busca de evidencias como el escroto y las mamas bien desarrollados. Cuando el ejemplar no iba marcado por un sexo, se revisó su estructura pélvica, pero si no se contaba con el esqueleto postcefálico, se le eliminó del estudio.

Todos los ejemplares recolectados fueron procesados como piel y cráneo (Hall, 1981; Ramírez-Pulido *et al.*, 1989) y se encuentran alojados en la UAMI. La limpieza de los ejemplares fue realizada en un dermestario.

Entre los ejemplares revisados en los museos se encuentran todos los holotipos (USNM) y topotipos (AMNH, CB, KU, UAMI) de las subespecies mencionadas, con la excepción del holotipo de *Thomomys umbrinus pullus*, que se encuentra en la Universidad de Michigan, y del de *Thomomys umbrinus umbrinus* que se perdió (Don Wilson, com. pers., julio de 1992).

A todos los holotipos, topotipos y demás ejemplares examinados (n=76, 55H; 21M) se les revisó la coloración del pelaje y se buscaron caracteres taxonómicos cualitativos que permitieran discernir entre las subespecies. Asimismo, en todas las instituciones se revisaron las notas originales de los colectores de los especímenes, entre las que se encontraban las de W. V. Dalquest de 1946 (KU), S. Anderson de 1952 (KU) y E. M. Nelson de 1892 (USNM), entre otros, con el fin de obtener datos acerca del hábitat y de las localidades exactas de la captura.

Medición de Ejemplares

Se obtuvieron las cinco medidas externas convencionales de acuerdo con Hall (1981) y se consignaron 33 medidas óseas de cada ejemplar estudiado. Las cuatro medidas externas convencionales de la piel corresponden a la longitud total del cuerpo (LTO); longitud de la cola vertebral (LCV); longitud de la pata trasera derecha (LPA) y longitud de la oreja (LOR). En el caso de los especímenes de museo, se recabaron las medidas que registra el marbete de la piel.

Para algunas de las medidas óseas, se consideraron los trabajos de Thaler (1967) y de Heaney y Timm (1983), así como las sugerencias del Dr. Michael Smolen (Universidad de Texas A & M, noviembre de 1989), pero la mayoría se

consignaron de acuerdo con los criterios que se derivaron del examen directo de los ejemplares. Todas las medidas de cráneo (Fig. 1) se obtuvieron en cada uno de los ejemplares examinados, mediante un calibrador marca Helios con puntas hasta el 0.01 mm más cercano. A continuación se mencionan las medidas y los números que siguen entre paréntesis a su descripción corresponden a la figura 1.

De la caja craneana se consignaron 22 medidas:

a) Vista dorsal.

LTC: longitud total del cráneo (1-1')
LNA: longitud de los nasales (1-2)
LMX: longitud de los maxilares (2'-2'')
LFO: longitud del frontal (3-3')
LAC: longitud del arco cigomático (4-4')
LBC: longitud de la bóveda craneana (4-5)
AIO: anchura interorbitaria (6-6')
ARO: anchura del rostro (7-7')
ACA: anchura anterior de los arcos cigomáticos (8-8')
ACM: anchura media de los arcos cigomáticos (9-9')
ACP: anchura posterior de los arcos cigomáticos (10-10')
ABP: anchura de la bóveda entre los parietales (11-11')

b) Vista ventral.

LDI: longitud de la diastema (12-12')
LHM: longitud de la hilera molar de dientes (12'-13)
LPO: longitud de la fosa pterigoidea al occipital (14-14')
ATM: anchura a través de los molares (15-15')
AAB: anchura a través de las bulas auditivas (16-16')
ATO: anchura a través de las alas del occipital (17-17')

c) Vista lateral.

HRO: altura del rostro (18-18')
HBR: altura de la base del rostro (19-19')
HMC: altura mayor del cráneo (20-20')
HBI: altura desde la bula al parietal (21-21')

De la mandíbula se obtuvieron 11 medidas:

a) Vista dorsal.

ATC: anchura a través de los procesos coronoides (22-22')

ATD: anchura a través de los dientes (23-23')

AAD: anchura anterior del dentario (24-24')

b) Vista ventral.

AMM: anchura mayor de la mandíbula (25-25')

AMD: anchura media del dentario (26-26')

c) Vista lateral.

LMD: longitud mayor del dentario (27'-29)

LPC: longitud al proceso coronoides (27-27')

LMB: longitud mandibular basal (27-28)

HDI: altura del dentario desde el alvéolo de los incisivos (29-29')

HAM: altura anterior de la mandíbula (27-30)

HPM: altura posterior de la mandíbula (27'-28)

Localidades

Se hizo el muestreo para recolectar en localidades que se consideraron críticas por: a) contar con pocos ejemplares ($n < 50$); b) considerarse como corredores potenciales para el flujo genético entre las subespecies; c) tratarse de las localidades tipo en donde aún existen ejemplares de *Thomomys umbrinus*; d) no existir ejemplares de esa subespecie en ninguna colección nacional.

Hasta antes de este trabajo, no se contaba con ejemplares topotípicos en México de *Thomomys umbrinus albigularis*, *Thomomys umbrinus martinensis*, *Thomomys umbrinus orizabae*, *Thomomys umbrinus pullus*, *Thomomys umbrinus tolucae* y *Thomomys umbrinus umbrinus*, es decir, de seis de las ocho subespecies de *Thomomys umbrinus* en el EVT.

Aunque, con el trabajo desarrollado, se reunieron una hembra topotípica del Parque Nacional "El Chico" en la Sierra de Pachuca, Hidalgo, correspondiente a *Thomomys umbrinus albigularis* ($n = 1$) y 58 ejemplares de *Thomomys umbrinus pullus* procedentes de las cercanías de Pátzcuaro y los Tanques, Michoacán, en general, puede decirse que estas dos subespecies junto con *Thomomys umbrinus martinensis* son raras o sus miembros son muy escasos en las localidades tipo, tanto por modificaciones del hábitat como por haber sido desplazados por *Crotogeomys merriami*.

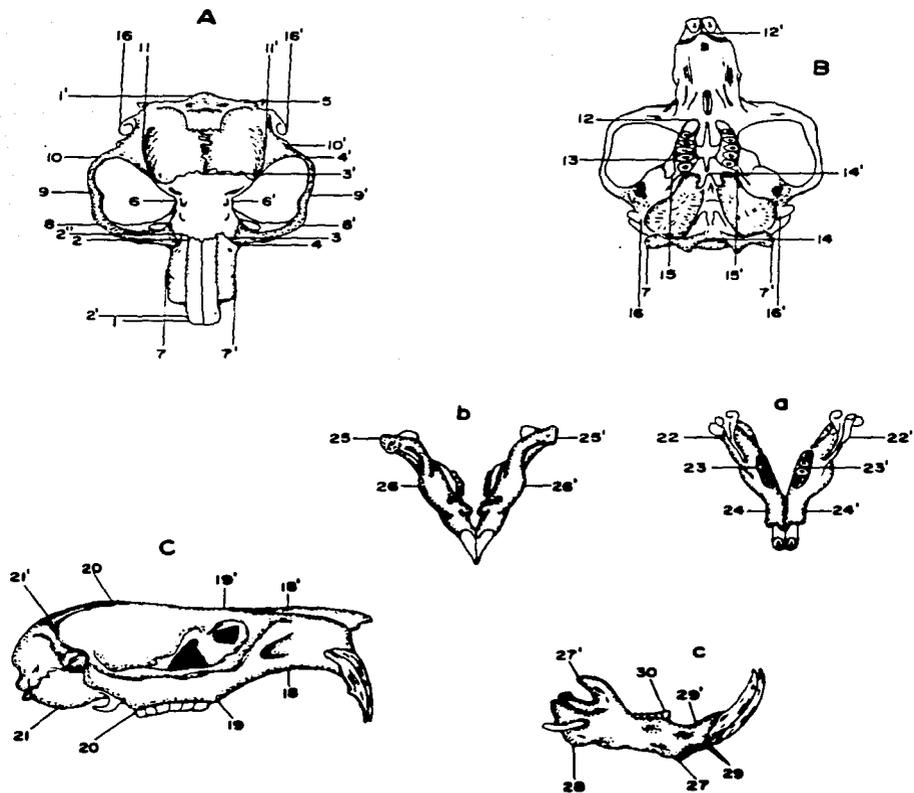


FIGURA 1.- Medidas óseas obtenidas en los cráneos de *Thomomys umbrinus* recolectadas en el Eje Volcánico Transverso. A, a: vista dorsal; B, b: vista ventral; C, c: vista lateral. Ver texto.

Gracias a la revisión de los catálogos, fue posible localizar 40 ejemplares de *Thomomys umbrinus martinensis* en el USNM, los cuales habían sido obtenidos por un arqueólogo y fueron examinados por un parasitólogo. Esos ejemplares constan exclusivamente de material óseo y fuera del sexo carecen de otros datos reproductivos o ecológicos.

Por otra parte, *Thomomys umbrinus orizabae*, pero especialmente, *Thomomys umbrinus tolucae* y *Thomomys umbrinus vulcanius* fueron descritas con localidades poco precisas (Nelson y Goldman, 1934), por lo que se recolectó lo más cercanamente posible a la localidad descrita en las notas de campo. Así, de *Thomomys umbrinus orizabae* se examinaron ejemplares de Miguel Hidalgo y Costilla, Puebla; de *Thomomys umbrinus tolucae* se recolectaron en varias localidades aledañas al Nevado de Toluca y de *Thomomys umbrinus vulcanius* se hizo lo mismo en Paso de Cortés.

Las localidades precisas (LP) muestreadas aparecen en el mapa de la figura 2 y se detallan en los Especímenes examinados. Como se mencionó anteriormente, con los ejemplares recolectados en zonas donde no se había registrado *Thomomys umbrinus* con anterioridad, se pudieron presuponer corredores de continuidad genética entre las ocho subespecies registradas para el EVT (Fig. 2), ya que éstas dejan de estar aisladas entre sí, pues en los espacios entre ellas se localizan las poblaciones sin reconocimiento taxonómico.

Ejemplares Examinados

A continuación se enlistan las LP (1-76) de procedencia y los 1201 ejemplares examinados de *Thomomys umbrinus* a lo largo del EVT en dirección W-E (Fig. 2). En primer término se alude al nombre en uso corriente de la subespecie o el nombre de la localidad grupo (LG = agrupación de localidades precisas como se detalla en los métodos del apartado sobre Variación Geográfica), si se trata de entidades sin reconocimiento taxonómico. Después de la localidad grupo, se menciona el número total de ejemplares examinados entre paréntesis. En las subespecies comúnmente reconocidas, se indica, en su caso, el holotipo examinado, su sexo, edad (de acuerdo con la sección sobre Determinación de la Edad), número de catálogo y las siglas del museo de procedencia. Luego se señala la entidad de procedencia y las localidades precisas (LP) anteceditas por su numeración de acuerdo con la figura 2. Entre paréntesis aparece el número de ejemplares femeninos (H) y masculinos (M) examinados y el asterisco (*) indica la localidad tipo.

Thomomys umbrinus pullus Pátzcuaro (58).- Michoacán: 1. 5 mi. SE Pátzcuaro, 7800 ft. (Hall, 1981) *; 2. 7 Km SE Pátzcuaro, 2380 m (8H 5M CB) *; 3. Los Tanques, 2450 m (29H 16M UAMI).

Thomomys umbrinus ssp. Cerro de San Andrés (27).- Michoacán: 4. Laguna Verde, 12.5 Km N, 18 Km W Cd. Hidalgo, 2790 m (2H 2M UAMI); 5. Los Azufres, 2790 m (1H UAMI); 6. Los Azufres, 2850 m (6H 5M UAMI); 7. Pucuat, 8 Km S, 15 Km W, Ciudad Hidalgo, 2400 m (5H 6M UAMI).

Thomomys umbrinus ssp. Lengua de Vaca (25).- Michoacán: 7. Cerro Prieto, 8 Km S, 3 Km W Tlalpujahua, 2780 m (1 H UAMI). México: 8. Laguna del Carmen, 2800 m (7H 2M UAMI); 9. Cuesta del Carmen, 3 Km N, 1 Km W, Lengua de Vaca, 2260 m (1H CB); 10. 7.5 Km S, 2 Km E Palizada, 2000 m (2H UAMI); 11. 8 Km S Lengua de Vaca, 2480 m (6H 5M UAMI); 12. 4.5 Km S, 10 Km W Villa Victoria, 2560 m (1H CB).

Thomomys umbrinus ssp. Amanalco de Becerra (67).- Michoacán: 13. 8 Km E Zitácuaro, 2210 m (22H 18M UAMI). México: 14. 12 Km NW Amanalco de Becerra, 2700 m (9H 1M UAMI); 15. 10 mi. N, 6 mi. E. Valle de Bravo, 7640 ft. (2H 3M KU); 16. 1.5 mi. S Valle de Bravo 6050 ft. (7H 5M KU).

Thomomys umbrinus ssp. Sierra de las Cruces (42).- México: 17. 2.7 Km N, 9 Km W Villa del Carbón, 2670 m (1 UAMI); 18. Monte de Peña (21H 11M UAMI); 19. 9 Km N Jilotzingo, 3260 m (3H UAMI); 20. Jilotzingo, 3260 m (3H 3M UAMI).

Thomomys umbrinus tolucae Nevado de Toluca (102) Holotipo: Macho 4 (55908 USNM).- México: 21. 3 Km SE Zinacantepec, 3000 m (29H 15M UAMI); 22. 5 Km S, San Juan de las Huertas, 3150 m (7H 2M CB); 23. Nevado de Toluca, 16 mi. SSW Toluca (7H 2M USNM); 24. Nevado de Toluca, 16 mi. SSW Toluca (1M CB); 25. Nevado de Toluca (NW slope), 11200 ft. (5H 2M KU); 26. N slope volc. Toluca, 9500 ft. (12H 3M USNM) *; 27. La Savana, 4 Km Raíces, 2500 m (3H 2M UAMI); 28. Nevado de Toluca, 6 Km S, 5 Km W Raíces, 4080 m (4H UAMI); 29. Nevado de Toluca, 13 mi. S Toluca (1M USNM).

Thomomys umbrinus peregrinus Salazar (72) Holotipo: Hembra 3 (50130 USNM).- México: 29. 7.5 Km E Tenango de Arista, 2600 m (1H 5M CB); 30. 1 mi. WSW Salazar, 9500 ft. (1H 1M KU); 31. 1 mi. W Salazar, 9850 ft. (3H 4M KU); 32. 1 mi. W. Salazar, 9800 ft. (2H KU); 33. Salazar, 10300 ft. (14H 2M USNM) *; 34. Salazar, 3050 m (4H 2M CB); 35. La Marquesa, 2950 m (9H 5M. CB). Morelos: 36. 5 Km N Tres Cumbres, 10200 ft. (4H 8M CB); 37. Cicitepec, 15 Km S, 5 Km E Milpa Alta (1H CB). Distrito Federal: 38. 2 mi. SSW Parres, 9800 ft. (2H 1M KU) [sic] *peregrinus*; 39. 2 mi. SSW Parres, 9800 ft. (2H 1M CB).

Thomomys umbrinus vulcanius V. Popocatepetl (88) Holotipo: Hembra 2 (51885 USNM).- México: 36. 86 Km SE Mexico City, N slope Mt. Popocatepetl, 13500 ft. (3M TCWC); 36. Paso de Cortés, 3700 m (2H 1M CB); 38. Mt. Popocatepetl, 12900 ft. (1H USNM) *; 38. N slope Mt. Popocatepetl, 13 500 ft. (8H 3M TCWC). Puebla: 37. 6 Km N Paso de Cortés, 3830 m (9H 6M UAMI); 37. 5 Km N Paso de Cortés, 3810 m (8H 6M UAMI); 37. 4 Km N Paso de Cortés, 3710 m (18H 11M UAMI); 37. 2.5 Km N Paso de Cortés, 3670 m (2H 2M UAMI); 83. 15 Km NW San Martín, Río Otalti, 8700 ft. (3H 5M TCWC).

Thomomys umbrinus martinensis San Martín Texmelucan (47). Holotipo: Hembra 2 (55622 USNM).- Puebla: 39. San Luis Coyotcingo (through Sn. Pedro Coxtocan ranch) (1H USNM); 40. Hda. San Pedro Coxtocan, Km 96.5 Pue-Mex. Hgwy. (18H 26M USNM); 41. San Martín [Texmelucan], 7400 ft. (2H USNM) *.

Thomomys umbrinus albigularis S. Pachuca, El Chico (82). Holotipo: Hembra 2 (5188 USNM).- Hidalgo: 42. 1 Km E Hda. Tepozán, Mpio. de Almoloya, 2700 M (1M UAMI); 43. 8 Km E Singuilucan, 2760 m (1M UAMI); 44. Mirasol, 2530 m (3H 3M UAMI); 45. Cuatro Palos, 2500 m (35H 18M UAMI); 46. Real del Monte, 9500 ft. (2H 1M USNM); 47. Parque Nacional El Chico, 2860 m (1H UAMI); 47. El Chico, Sierra de Pachuca, 9800 ft. (3H USNM) *; 48. Tulancingo, Sierra de Pachuca, 8500 ft. (1H USNM); 49. 5 mi. E Tulancingo, 7400 ft. (6H 5M KU); 51. 4 Km NW El Carmen, Mpio. Almoloya, 2680m (1H UAMI). Puebla: 50. 10 Km E, 1 Km S Ahuazotepec, 2300 m (1H 1 M UAMI).

Thomomys umbrinus ssp. Sierra de Tlaxco (407).- Tlaxcala: 52. Acopinalco del Peñón, 2730 m (3H 2M UAMI); 52. Acopinalco del Peñón, 2800 m (1M UAMI); 53. Ejido el Peñón, 2960 m (17H 21M UAMI); 53. 1 Km E Ejido el Peñón, 2950 m (8H 1M UAMI); 54. El Final de la Senda, 2700 m (14H 2M UAMI); 54. El Final de la Senda, 2750 m (24H 12M UAMI); 54. 1 Km S El Final de la Senda, 2700 m (1H UAMI); 54. Final de la Senda, límite Puebla-Tlaxcala, (1H 3M UAMI); 54. 15 Km N Tlaxco, 2865m (1H UAMI); 54. Límite Puebla-Tlaxcala, 15 Km N Tlaxco, 2750 m (6H 5M UAMI); 54. Límite Puebla-Tlaxcala, 15 Km N Tlaxco, 2856 m (8H 4M UAMI); 54. 15 Km N, 3 Km E Tlaxco, 2865 m (1H UAMI); 54. 2 Km N, 1 Km S Tlaxco, 2880 m (5H 1M UAMI); 54. 3 Km N, 1 Km S Tlaxco, 2820 m (90H 53M UAMI); 54. 3 Km N, 1 Km E Tlaxco, 2640 m (1H 5M UAMI); 54. 3 Km N, 1 Km E Tlaxco, 2820 m (89H 51M UAMI); 54. 5 Km N, 3 Km E Tlaxco, 2600 m (1H 1M UAMI); 54. 5 Km N, 3 Km E Tlaxco, 2920 m (1H 1M UAMI); 54. 5 Km N, 3 Km E Tlaxco, 2960 m (2H 1M UAMI); 54. 6 Km N, 2 Km E Tlaxco, 2770 m (2H 2M UAMI); 54. 8 Km N Tlaxco, 2820 m (1H UAMI); 56. Paso Ancho, 12.5 Km N, 6 Km E Tlaxco, 2620 m (3H 2M UAMI); 57. Villarreal, 3000 m (26H 12M UAMI). Puebla: 55. 12 Km S, 5 Km W Chignahuapan, 2640 m (2 M UAMI); 55. Ciénega Larga, 12 Km S, 5 Km W Chignahuapan, 2640 m (15H 12M UAMI); 55. Ciénega Larga, 12 Km

S, 5.5 Km W Chignahuapan, 2640 m (3H 2M UAMI); 55. Agua Santa, 13.5 Km S, 5 Km W Chignahuapan, 2740 m (1H UAMI).

***Thomomys umbrinus* ssp Monte La Malinche (92).**- Tlaxcala: 58. La Junta (1H USNM); 59. Cd. Industrial Xicoténcatl, 2510 m (1H 1M UAMI); 60. 1 Km S Sta. Cruz Techachalco, 2080 m (1H UAMI); 61. 7 Km S, 11 Km E Apizaco, 2600 m (3H UAMI); 61. 8 Km S, 8 Km E Apizaco, 2600 m (7H 4M UAMI); 61. 8 Km S, 11.5 Km E Apizaco, 2600 m (5H 8M UAMI); 61. 8.5 Km S, 9.5 Km E Apizaco, 2620 m (7H 1M UAMI); 62. Monte La Malinche, 2.5 Km S, 11 Km W Huamantla, 3000 m (3H 13M UAMI); 63. S slope Malinche volcano, 3800 m (1H USNM); 64. San Felipe Tenextepec (1H USNM).

***Thomomys umbrinus orizabae* V. Pico de Orizaba (62).** Holotipo: Hembra 3 (53616 USNM).- Puebla: 65. Miguel Hidalgo y Costilla, 3260 m (2H 18M UAMI); 66. 16 Km NE San Andrés, NW slope Orizaba, 11000 ft. (5H TCWC); 66. 12 Km NNE San Andrés, NW slope Mt. Orizaba, 10000 ft. (5H TCWC); 66. 12 Km NNE San Andrés, W slope Orizaba, 10000 ft. (5H TCWC); 66. 10 Km NNE San Andrés, NW slope Mt. Orizaba, 10000 ft. (5H TCWC); 67. 6.5 Km S, 10.5 Km E Tlalchichuca, 3100 m (1M CB); 67. 6.5 Km S, 10 Km E Tlalchichuca, 3100 m (1H 1M CB); 68. 10 Km N, 12.4, E Cd. Serdán, 3340 m (3H 1M CB); 69. Mt. Orizaba, 9500 ft. (10H 4M USNM) *; 70. 2.5 Km N, 15.5 Km E, Ciudad Serdán, 3280 m (1H CB).

***Thomomys umbrinus umbrinus* Boca de Monte (5).**- Veracruz: 71. Boca del Monte, 7800 ft. (4H 4M USNM) *; 72. 5. 2 Km N, Los Jacales, 4500 ft. (1H KU).

***Thomomys umbrinus* (5) ssp. Totoltepec.**- México: 73 4.6 Km SE Totoltepec, 2540 m (2H 3M UAMI).

***Thomomys umbrinus* ssp. La Soledad (12).**- Tlaxcala: 74. 3 Km S La Soledad, 2900 m (10H 2M UAMI).

***Thomomys umbrinus* ssp. Oyameles (8).**- Puebla: 75. 7 Km E Oyameles, 2550 m (2H 5M UAMI); 76. 4.2 Km W Oyameles (1H CB).

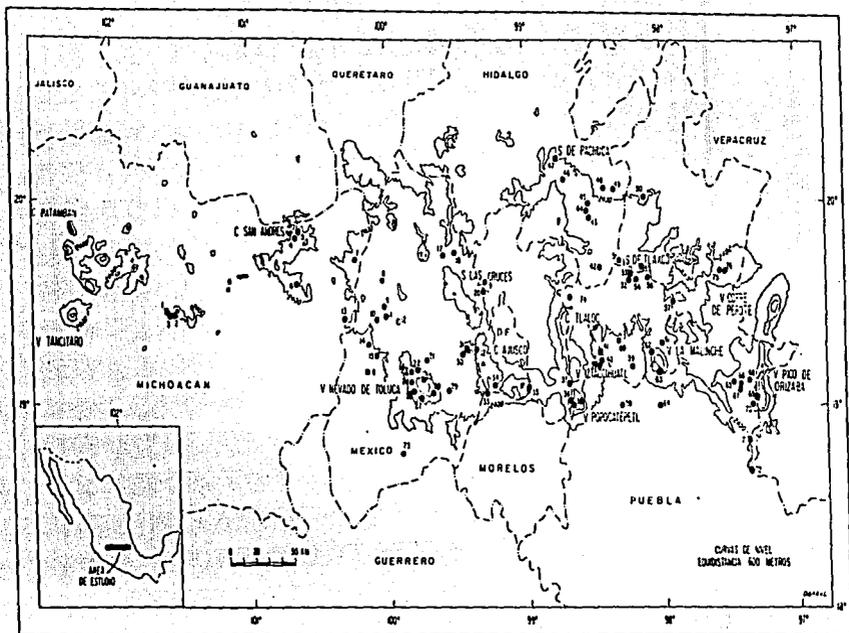


FIGURA 2.- Localidades precisas de procedencia de los ejemplares de *Thomomys umbrinus* examinados en el Eje Volcánico Transverso. Los números van de acuerdo con los ejemplares examinados.

PAGINACION VARIA

COMPLETA LA INFORMACION

**DETERMINATION OF AGE GROUPS IN
THOMOMYS UMBRINUS (RODENTIA: GEOMYIDAE)**

**ALONDRA CASTRO-CAMPILLO, OBDULIA GONZÁLEZ-ROBLES,
AND JOSÉ RAMÍREZ PULIDO**

Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa|CBS, Depto. Biología, Apartado Postal 55-535, 09340 México, D. F. (ACC, JRP), and Universidad Autónoma Metropolitana|CBI, Depto. Matemáticas, Apartado Postal 55-534, 09340 México, D. F. (OGR)

ABSTRACT.—A series of qualitative characters, especially the development of the zygomatics and rostrum, was used to assess four age groups of 288 specimens of *Thomomys umbrinus* from Sierra de Tlaxco, México. Twenty-two cranial measurements were evaluated and a subset of 11 variables was subjected to both a discriminant analysis and a canonical discriminant analysis. All analyses were performed with the sexes separated. In males, the height of the maxillary crest, middle zygomatic breadth and breadth across bullae were the best discriminating characters among age groups. In females, the anterior zygomatic breadth, followed in order of importance by the middle zygomatic breadth, length of braincase and length of nasals were the best discriminators of age. To compare the efficacy of the method proposed here, to the closure of the basioccipital-basisphenoid suture, specimens were rearranged in four age groups using the condition of the suture and the set of 11 variables was subjected to discriminant techniques. Efficacy by the method of the suture was 80.4% for males and 63.1% for females. Although both methods are useful to separate male individuals in extreme age classes (I, IV), the suture-method is less accurate for age groups II and III in either sex.

Age determination is fundamental in systematic and taxonomic studies to assess non-geographic and geographic variation of species. Because most of the morphological systematic or taxonomic studies of pocket gophers are based on randomly trapped, *post mortem* specimens, Thaeler (1967) and Hoffmeister (1969) proposed the degree of fusion of five and two skull sutures, respectively, as criteria for age determination in pocket gophers. Of these seven sutures, the basisphenoid (i.e., basioccipital-basisphenoid) has been the most commonly used since it was recommended by Hoffmeister (1969). However, when we examined this suture to assign specimens of *Thomomys umbrinus* to age groups (during a study on non-geographic variation in the species) we noticed that the criterion was highly influenced by the individual perception of relative terms such as "very" or "slightly" closed or open. Indeed, some authors have considered only three age classes in pocket gophers and have discarded specimens that did not have "closed" or "almost closed" basisphenoid suture (considered "adult" specimens) from their studies of morphological variation (Honeycutt and Schmidly, 1979; Heaney and Timm, 1983; Wilkins, 1985). However, during the examination of more than 800 specimens of *Thomomys umbrinus*, we noticed a number of females with "open" sutures bearing fetuses. Therefore, if the term "adult" is to reflect sexual maturity, these specimens should be included in the analyses.

Patton and his coworkers have studied a population of *T. bottae* in a restricted area for many years and have correlated the closure of cranial sutures, including the basisphenoid, with known-aged individuals (Smith and Patton, 1980; Daly and Patton, 1986; Patton and Bryliski, 1987). Although their system allowed them to arrange skulls into six age groups, as well as to distinguish adults from juveniles, most investigators studying morphological variation in other species of pocket gophers by sampling or examining voucher specimens lack conditions in which subjectiveness can be avoided.

As a result of measuring more than 800 museum specimens from the Mexican Transvolcanic Belt, we propose a series of qualitative criteria from the general morphology of the skull of *T. umbrinus* which comprise the: 1) inflation of braincase; 2) proportion between braincase and rostrum; 3) development of zygomatic arches; and 4) presence and conspicuousness of parietal and, especially, maxillary crests.

Here, we present the results of discriminating multivariate techniques which we used to test the efficacy of our criteria in a sample of field-trapped *T. umbrinus* from Sierra de Tlaxco, State of Tlaxcala, México. Among other advantages, these statistics allow the assessment of specific characters whose ranges can be described. We also show the result of comparing such efficacy with that obtained from assessment of the basisphenoid suture.

METHODS

A sample of 288 skulls from several nearby (no more than five kilometers apart) and ecologically similar localities of Sierra de Tlaxco, Tlaxcala, México, which is housed at the Mammal Collection, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI), was selected and all individuals were separated by sex and arranged in one of four age groups as follows (Fig. 1):

Age I. Neither parietal nor maxillary crests present. Braincase highly inflated and much larger than rostrum. The rostrum is concave, fine, and short. Very slender zygomatic arches converging anteriorly.

Age II. Cranial crests starting to appear. Rostrum more developed; braincase less inflated, but still short and slightly concave. Zygomatic arches less slender, but still converging anteriorly.

Age III. Parietal and maxillary crests present. Skull completely developed. Rostrum straight and well developed. Zygomatic arches robust and parallel or tending to diverge anteriorly.

Age IV. Parietal and, especially, maxillary crests well developed and very conspicuous. Skull very ossified and bulky. Zygomatic arches very robust and diverging anteriorly.

To compare this approach with the condition of the basisphenoid suture (Hoffmeister, 1969), specimens were rearranged in four age groups according to the degree of closure. In the first age group (I), the basioccipital and the sphenoid bones are completely separated and a wide portion of cartilage is present between them. In the second age group (II), the bones are still separated and the cartilage is narrower. In the third age group (III), the

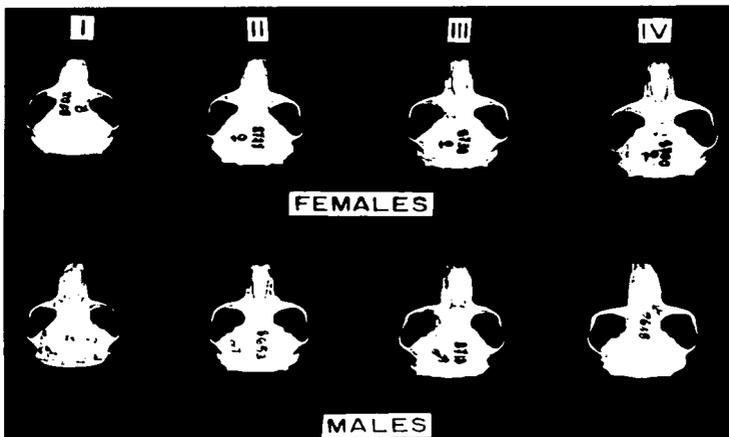


FIGURE 1. Dorsal view of eight skulls of *Thomomys umbrinus* showing the four (I-IV) age groups considered in this study. Note the progressive development of the rostrum and zygomatics. See text for details.

bones are still separated, but their epiphyses are beginning to touch by their lateral extremes and the disappearing portion of cartilage comprises a thin layer or remains in the middle between the bones. In the fourth age group (IV), both bones are completely fused with a line of suture present or absent and the cartilage is absent.

A total of 22 measurements were taken from the skulls with a dial caliper to the nearest 0.01 millimeter; however, we only examined the 11 characters which separated every age group (Table 1). These mensural characters (Fig. 2) include: total length of skull (TLS); length of nasals (LNA); length of zygomatic arch (LZA); length of braincase (LBC); length of maxillary diastema (LDI); anterior zygomatic breadth (AZB); middle zygomatic breadth (MZB); posterior zygomatic breadth (PZB); breadth across bullae (BAB); height of maxillary crest (HMC); and middle height of braincase (HMB).

Data for each sex were entered and processed separately in a PC, using Statistical Analysis System, versions 85 and 89 (SAS Institute, Inc., 1985). Statistics for determining the accuracy of the characters proposed here were performed in two steps according to the discriminant analysis theory (Anderson, 1958; Press, 1971; Tatsuoka, 1971). The first step included a direct approach with an analysis of variance and multivariate discriminant techniques. The second step included Wilks' lambda test followed by the discriminant statistics (Norusis, 1978).

To determine which of the 22 measurements separated ($P \leq 0.05$) every age group, a simple analysis of variance and Duncan's test for multiple means (PROC GLM) were run

TABLE I. Mean value (\bar{X}), interval (Min-Max) and sample size (N) of 11 mensural characters of the skull which separate age groups (I-IV) within sexes (males, M; females, F) using 288 specimens of *Thomomys umbrinus* from Sierra de Tlaxco, Tlaxcala, México. Measurements are given in millimeters.

Age Groups	Males			Females		
	\bar{X}	Min-Max	N	\bar{X}	Min-Max	N
Total length of skull (TLS)						
I	30.67	28.3-32.3	11	30.91	29.4-32.1	19
II	33.98	31.6-36.5	30	33.27	30.9-35.1	84
III	36.44	34.6-38.2	47	34.67	33.1-37.3	57
IV	37.64	35.5-40.0	22	36.12	34.2-37.6	6
Length of nasals (LNA)						
I	9.65	8.5-10.6	10	9.66	8.8-10.5	16
II	11.32	9.5-13.1	30	10.84	9.2-12.0	82
III	12.41	11.0-14.2	47	11.65	10.6-13.2	60
IV	13.01	11.6-14.0	22	12.47	11.2-13.7	6
Length of zygomatic arch (LZA)						
I	14.21	13.4-15.1	11	14.13	13.4-15.2	20
II	15.64	14.4-17.1	31	15.53	14.2-16.9	86
III	16.96	16.0-18.5	49	16.20	15.1-17.2	63
IV	17.38	16.0-18.5	22	17.13	16.1-19.0	6
Length of braincase (LBC)						
I	20.84	19.7-22.0	11	21.00	20.1-22.3	19
II	22.79	20.9-24.4	30	22.46	20.8-23.7	84
III	24.15	23.2-25.3	47	23.16	22.2-24.8	57
IV	24.63	23.3-25.6	22	24.05	23.5-22.2	6
Length of the diastema (LDI)						
I	10.36	9.2-11.3	11	10.52	9.1-11.3	20
II	12.48	11.0-14.3	31	12.17	10.6-14.4	86
III	13.98	13.0-15.2	49	12.94	12.2-14.5	63
IV	14.70	13.6-15.8	22	13.80	12.6-15.2	6
Anterior zygomatic breadth (AZB)						
I	18.75	17.2-20.2	10	19.07	17.5-20.1	19
II	21.93	20.3-23.9	30	20.96	11.8-22.8	78
III	23.87	21.9-25.6	46	22.15	20.6-24.0	61
IV	24.94	23.7-25.8	21	23.75	22.4-25.3	6
Middle zygomatic breadth (MZB)						
I	18.80	17.9-19.8	8	19.25	18.0-20.0	11
II	22.11	20.5-24.2	28	21.17	22.2-22.9	74
III	24.02	22.3-25.6	44	22.36	21.1-24.2	59
IV	25.24	23.8-26.4	21	23.82	22.7-25.5	6

TABLE I. Continued.

Posterior zygomatic breadth (PZB)						
I	20.24	19.2-21.2	8	20.41	18.6-21.6	13
II	23.20	21.4-24.8	28	22.40	21.3-24.0	77
III	25.19	23.6-26.5	45	23.66	22.0-25.5	58
IV	26.44	24.9-27.8	21	24.70	23.1-26.8	6
Breadth across the bullae (BAB)						
I	17.13	16.1-18.0	11	17.38	16.0-18.9	19
II	18.92	17.3-19.9	30	18.39	16.6-20.0	84
III	19.84	18.9-21.1	47	18.93	17.5-20.4	57
IV	20.40	19.7-21.5	22	19.83	19.0-21.0	6
Height of maxillary crest (HMC)						
I	9.98	9.1-10.7	11	10.21	9.3-11.0	20
II	11.71	10.6-12.8	31	11.48	10.2-12.3	86
III	12.94	12.2-14.0	49	12.18	11.1-14.2	63
IV	13.50	12.7-14.1	22	12.83	12.0-13.9	6
Maximum height of skull (MHS)						
I	11.85	10.9-12.7	11	11.92	10.8-13.0	20
II	12.77	11.8-13.4	30	12.57	11.4-13.5	85
III	13.52	12.8-14.7	48	13.05	12.1-14.2	62
IV	13.98	13.2-14.8	22	13.57	12.9-14.4	6

for each variable. Because SAS eliminates all specimens with one or more missing values and, therefore, results in different sample sizes for each variable, these analyses were performed on a subset of 90 females and 80 males of the specimens from Tlaxcala, which had data for all the variables. All other analyses were executed on the total sample (Table I).

A discriminant analysis (PROC DISCRIM, SAS) was performed to ascertain the percentage of correctly-classified individuals in each of the *a priori* assigned age groups; the degree of overlap between age groups, and the age groups with no overlap (Table 2). The analysis also was used to examine the efficacy (or percentage success) of the characters as a function of the total number of specimens correctly classified, divided by the total number of individuals entered in the analysis.

Discriminant functions necessary (CAN) for separating age groups, and determination of their relative importance for explaining total variation, were assessed with a canonical discriminant analysis (PROC CANDISC, SAS). Canonical coefficients (Table 3) were used to determine which variables were most useful as discriminating criteria for the age groups. Centroids of each age group were calculated, and these, together with all individuals, were plotted in a bidimensional territorial map, using CAN 1 and CAN 2 (Fig. 3).

Wilks' lambda analysis (PROC STEPDISC, SAS) was executed to reduce the number of variables employed in the separation of individuals into the age groups, in terms of their computed discriminating relevance. The efficacy of the resulting set of variables was estimated with PROC DISCRIM and PROC CANDISC (Tables 2 and 3).

To compare our characters for discriminating age groups with the basisphenoid suture, all procedures except Wilks' lambda were performed on the reclassified specimens. Percentage success and distributional plots (Tables 2 and 3; Fig. 3) also were obtained.

Specimens examined (288 UAM).- TLAXCALA: El Final de la Senda, 2700 m, 16; El Final de la Senda, 1750 m, 36; El Final de la Senda, límite Puebla-Tlaxcala, 15 km N

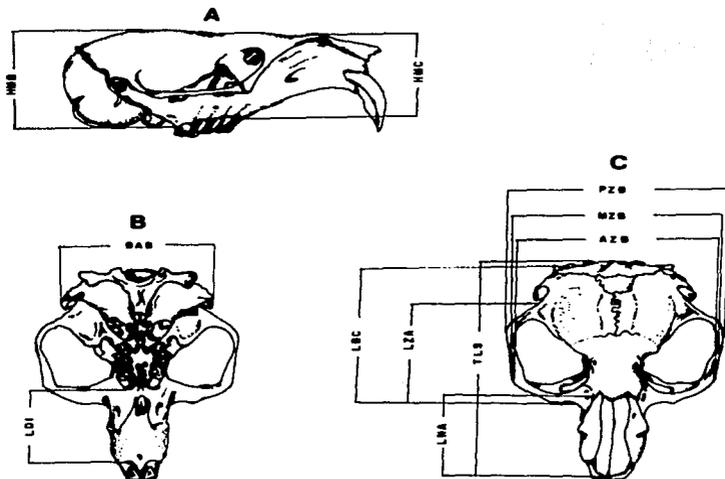


FIGURE 2. Lateral (A), ventral (B), and dorsal (C) views of *Thomomys umbrinus* illustrating the characters measured. Definitions of measurements are given in Methods. The skull was drawn from a male specimen (6810 UAM1).

Tlaxco, 2856 m, 4; Limite Puebla-Tlaxcala, 15 km N Tlaxco, 2750 m, 11; Limite Puebla-Tlaxcala, 15 km N Tlaxco, 2856 m, 12; 1 km S El Final de la Senda, 2700 m, 2; 15 km N, 3 km E Tlaxco, 2865 m, 1; Paso Ancho, 12.5 km N, 6 km E Tlaxco, 2620 m, 5; 8 km N Tlaxco, 2820 m, 1; 6 km N, 2 km E Tlaxco, 2770 m, 4; 5 km N, 3 km E Tlaxco, 2960 m, 3; 5 km N, 3 km E Tlaxco, 2920 m, 2; 5 km N, 3 km E Tlaxco, 2600 m, 2; 3 km N, 1 km E Tlaxco, 2820 m, 140; 3 km N, 1 km E Tlaxco, 2640 m, 6; 2 km N, 1 km E Tlaxco, 2880 m, 7; Acopinaleco del Peñón, 2730 m, 5; Acopinaleco del Peñón, 2800 m, 1.

RESULTS

Method Using the General Morphology of Skull

Table 1 shows the standard statistics of the 11 mensural characters examined. Of these, nine separated ($p = 0.0001$) all age groups in male gophers (79 df): TLS ($F = 62.25$); LNA ($F = 39.55$); AZB ($F = 94.95$); MZB ($F = 88.16$); PZB ($F = 91.06$); LDI ($F = 74.94$); LMB ($F = 88.46$); HMB ($F = 47.17$). In the females (89 df), five of the seven variables, which separated ($p = 0.0001$) the age groups, coincided

TABLE 2. Numbers and percentages of individuals of *Thomomys umbrinus* correctly classified in four age groups (I-IV) as corroborated by discriminant analysis and Wilks' lambda test. Specimens were assigned *a priori* into the age categories according to a series of qualitative characters from the general morphology of skull (A) and by the basisphenoid suture (B).

A. General Morphology of Skull											
II Variables											
Males = 79.6%						Females = 76.5%					
	n	I	II	III	IV	n	I	II	III	IV	
I	8	8	0	0	0	9	9	0	0	0	
		100.00	0	0	0	70	100.00	0	0	0	
II	27	1	23	3	0	8	48	14	0	0	
		3.70	85.19	11.11	0	11.43	68.57	20.00	0	0	
III	42	0	11	30	1	0	6	42	3	0	
		0	26.19	71.43	2.38	0	11.76	82.35	5.88	0	
IV	21	0	0	4	17	6	0	0	1	5	
		0	0	19.05	80.95	0	0	0	16.67	83.33	
5 Variables											
Males = 75.5%						Females = 74.6%					
	n	I	II	III	IV	n	I	II	III	IV	
I	8	8	0	0	0	9	9	0	0	0	
		100.00	0	0	0	100.00	0	0	0	0	
II	2	2	21	4	0	9	43	17	1	1	
		7.41	77.78	14.81	0	12.86	61.43	24.29	1.43	1.43	
III	0	0	2	29	11	0	6	41	4	4	
		0	4.76	69.05	26.19	0	11.76	80.39	7.84	7.84	
IV	0	0	0	5	16	0	0	2	4	4	
		0	0	23.81	76.19	0	0	33.33	66.67	66.67	
B. Basisphenoid Suture											
II Variables											
Males = 80.6%						Females = 63.1%					
	n	I	II	III	IV	n	I	II	III	IV	
I	6	6	0	0	0	4	3	1	0	0	
		100.00	0	0	0	75.00	25.00	0	0	0	
II	7	2	4	0	1	13	9	2	1	1	
		28.57	57.14	0	14.29	7.69	69.23	15.38	7.69	7.69	
III	32	1	2	25	4	0	8	35	21	21	
		3.12	6.25	78.12	12.50	0	12.50	54.69	32.81	32.81	
IV	52	0	0	9	43	56	0	3	13	40	
		0	0	17.31	82.69	0	5.36	23.21	71.43	71.43	

TABLE 3. Classifying criteria (VAR) used in the separation of 234 skulls of *Thomomys umbrinus* from Sierra de Tlaxco, Tlaxcala, México, in four age groups based on the general morphology of skull (A) and the closure of the basioccipital-basisphenoid suture (B). The five variables in A were selected by Wilks' lambda test. Only the coefficients of the canonical functions which were significant ($p = 0.0001$), correlated ($R \geq 0.70$) and most important for explaining the variation are shown (11 variables=a; 5 variables=b).

VAR	MALES			FEMALES	
A. General Morphology of Skull					
	CAN1a	CAN1b	CAN2b	CAN1a	CAN1b
LTC	0.1405			0.3628	
LNA	-0.2989			0.2868	0.5389
LAC	-0.0829	0.0416	-1.5514	0.1765	
LBC	-0.0022			0.2421	0.5651
ACA	0.4793			1.2380	0.8581
ACM	0.6978	1.1250	3.9863	-0.6082	
ACP	0.0564	0.0710	-3.0903	-0.2297	-0.3712
LDI	0.4651			0.0512	
AAB	0.6035	0.5162	1.1450	0.0457	
HBR	0.8269	0.8307	-0.5614	0.2810	
HMC	-0.2832			0.1503	0.3926
B. Basioccipital-Basisphenoid Suture					
	CAN1a			CAN1a	
LTC	-0.2708			-0.4813	
LNA	0.3237			0.1750	
LAC	-0.5416			0.3775	
LBC	0.2366			0.3536	
ACA	0.9945			-0.1924	
ACM	-0.2340			0.4394	
ACP	0.2272			0.1002	
LDI	-0.1574			0.7740	
AAB	0.5486			-0.0391	
HBR	1.1153			0.2296	
HMC	-0.3927			-0.1868	

with those of the males: TLS ($F = 35.05$); LNA ($F = 26.56$); AZB ($F = 17.29$); LDI ($F = 25.87$); HMC ($F = 30.18$). The remaining two measurements were LZA ($F = 24.89$) and LBC ($F = 29.22$).

In the discriminant analysis with 11 variables, 79.6% of the 98 male individuals were correctly classified in the *a priori* assigned age categories (Table 2, Fig. 3-A). After the Wilks' lambda test, only five variables were left (LZA, AZB, PZB, BAB, and HMC), but these resulted in the correct discrimination of 74.6% of the 98 males (Table 2). In both analyses, CAN1 is highly significant ($p = 0.0001$), highly correlated with the variables ($R = 0.92$ for both), and explains most of the variation (95.01% and 96.3%, respectively). The discriminant function, CAN2, is significant

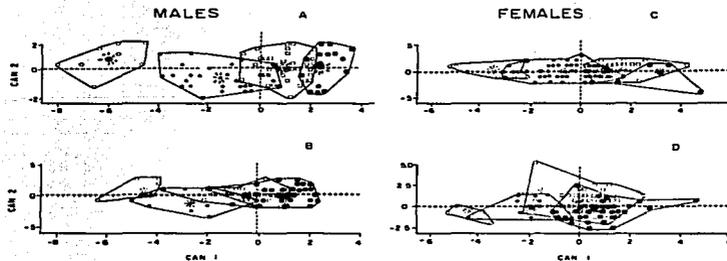


FIGURE 3. Efficacy of two methods for classifying specimens of *Thomomys umbrinus* in four age groups (I-IV) as shown by the distributional maps of 234 individuals in the first two canonical functions from a discriminant analysis. A and C illustrate results using the method proposed here. B and D correspond to the basisphenoid suture method. Open circles = age group I; solid circles = age group II; open squares = age group III; solid squares = age group IV. Marked symbols indicate age group centroids.

($p = 0.02$) in the analysis with five variables, though less correlated with the variables ($R = 0.37$), and together with CAN1 explains 99.1% of the total variation.

Canonical coefficients (Table 3) of the variables indicate that the height of the maxillary crest (HMC), the middle zygomatic breadth (MZB) and the breadth across the bullae (BAB) are the most important criteria among the 11 variables for discriminating the age groups. After the Wilks' test, these mensural characters are still the best, but in a different order (Table 3).

Similar results were obtained for the 136 females where the Wilks' lambda also reduced the number of variables to five (LNA, LBC, AZB, PZB, and HMB). In this case, the analysis with 11 characters discriminated 76.5% (Table 2, Fig. 3-C) of the females and the analysis with five, 74.6% (Table 2). In either analysis, only CAN1 was highly significant ($p = 0.0001$), highly correlated with the variables ($R = 0.82$ and 0.81), and explained almost all the variation by itself (93.02% and 95.85%).

Within females the most important characters for discriminating among the age groups differed from those for the males, and all but one (AZB) changed from one analysis to the other (Table 3). In fact, AZB was the best criterion in both analyses. MZB with half the value of AZB, was the second-best criterion in the analysis with 11 variables, whereas LBC and LNA were second best in the other analysis (Table 3).

Method Using the Basisphenoid Suture

In general, results with this approach are less accurate and become quite different for the sexes (Table 2). In males the percentage success or efficacy (80.4%) is almost equal to that in our method (79.6%), but in females it is 13.37% lower (63.1% vs 76.47%).

In spite of the similarity between the two methods, male specimens of ages II and III are poorly discriminated with the suture-method (Table 2, Fig. 3-A, B). Males considered in age group II overlap with those of age group I and, most noticeably, with age group IV, but not with age group III. Also, specimens assigned to age class III overlap with every other group except with age group IV. The remaining specimens in age group I and IV behave much the same as in the other method.

There is only one discriminating canonical function (CAN1, $p = 0.0001$) for males with this method. However, it is less correlated with the variables ($R = 0.84$) and explains only 88.6% of the variation in the analysis. As in our method, the best discriminating characters among age groups (Table 3) are HMC, BAB, and, instead of MZB, AZB. In this analysis, LZA also is important.

The lower efficacy obtained by this method for females results in an impoverished discrimination in all age categories (Table 2, Fig. 3-C, D). In contrast to the results of our method, a specimen previously assigned to age group I is classified in category II; specimens assigned to age groups II and IV overlap with every other category; and a third of the specimens assigned to age group III are placed in the next age class. Also, the only resulting discriminant function (CAN1, $p = 0.0001$) is less correlated ($R = 0.72$) and explains 10.63% less of the total variation (82.39% vs 93.02%). Except for MZB, none of the mensural characters most important for discriminating among age groups coincide in both methods (Table 3).

DISCUSSION

In general, all statistical analyses support the validity of the qualitative characters employed here to classify specimens of *T. umbrinus* into age groups. The 11 variables obtained in the analysis of variance and Duncan's test (Table 1) are closely related to such characters, especially with regard to the development of the zygomatic arches, the rostrum, and the maxillary crests (Figs. 1 and 3).

Indeed, in the Wilks' test and all canonical discriminant analyses (Tables 2 and 3), the most important variables have to do with the expansion (AZB, MZB, PZB) and enlargement (LZA) of the zygomatic arches, the appearance and development of the maxillary crest (HMC), and the enlargement of the face (LDI, LNA). And, discriminant analyses show that more than three-fourths of the total specimens of *T. umbrinus* of either sex are correctly classified using this set of characters (Table 2).

Results of Wilks' method emphasize that even though the classifying efficacy in both sexes remains almost the same with 11 as with five variables (Table 2), the accuracy in the discrimination is better with more than with fewer variables because there is more overlap between age categories with five variables.

Conversely, while the qualitative characters are useful for both females and males, the mensural characters are distinctively important both in number and nature between the sexes (Table 3). In males, the main discriminating measurements are related to the maxillary crest, the middle zygomatic breadth and the breadth across the bullae in all discriminating analyses, but in females the anterior zygomatic breadth is the only consistent measurement. Other measurements seemingly important in females are the length of the nasals and the length of the braincase.

The fact that mensural characters for females and males of *T. umbrinus* are divergent, reflects characteristic differential allometric rates of development, which in turn, result in sexual dimorphism in the species. Whereas the widening of the skull with the development of the maxillary crest is characteristic for males, the enlargement of the skull is peculiar to the females. Thus, the data in this study have implications for understanding differential patterns in the development of the sexes. The means and ranges (Table 1) of the variables investigated imply a starting point for an *a priori* assignment of specimens to age groups in each sex.

The comparison between this and the basisphenoid suture approach shows that either method is useful when dealing with very young and old male specimens (Table 2, Fig. 3A, B) of *T. umbrinus*. This results from the ease with which a wide open suture is distinguished, and from the readiness with which one notices the poor development of the rostrum and the convergence of the zygomatics (Fig. 1). However, the method proposed here is more accurate with regard to intermediate age categories in males of *T. umbrinus* because the overlap of specimens is less extensive in either number or categories (Table 2, Fig. 3A, B).

The situation is even more critical in females of *T. umbrinus*, where the use of the basisphenoid suture is much more subjective and results in an extensive overlap in all age categories (Table 1, Fig. 3C, D). Here, the evidence that a set of characters is more useful than a single criterion is supported. Moreover, the fusion of the basisphenoid suture appears to be independent of sexual maturity. This possibly indicates that the energy necessary for the deposition of calcium in the female skull is secondary to the maternal role which, in turn, implies more energy input into gestation and nursing activities, especially in intermediate age classes, as in other rodent species (Eisenberg, 1981). This may also be the reason why female skulls are not as readily separated into age groups as male skulls of *T.*

umbrinus. Unlike males, females divert substantial energy in maternity roles, hence, calcium deposition in their skull is perhaps of less adaptive value, thus, the skull morphology remains almost the same during their most actively reproductive ages (i.e., intermediate age groups). The presence of very old females whose skulls resemble those of males in their highly developed maxillary crests, as well as expanded and bulky zygomatics, reinforces this idea because those females may be no longer reproductively active and, consequently, experience deposition of calcium in their skulls. Ossification of the skull in males by the deposition of calcium, on the other hand, might be sexually adaptive for their role in territorial and mating behaviour.

Although the continuous growth of cheekteeth in geomyids prevents use of degree of wear of the occlusal surface (Hoffmeister, 1951), several methods have been proposed for determining age classes. Some authors sought a relationship between age and size or weight, but Hansen (1960 and references therein) has thoroughly discussed and discarded such an approach. More recently, Patton and Brylski (1987) have shown that, besides development, several intrinsic and extrinsic factors affect both size and weight. Therefore, the most suitable methods for determining age categories in field-trapped geomyids have been those based on the closure of the cranial sutures (Thaeler, 1967; Hoffmeister, 1969), especially of the basisphenoid suture. Nevertheless, in the light of our results, we think that the method proposed here represents a better option because of reduced subjectiveness due to the consideration of more than one character to determine age class, and what we think are more reliable characters than closure of cranial sutures.

This approach, as any method based on the aspect of one or more characters, results in a discontinuous view of the growth and development of a species and has to be used with appropriate caution. Construction of growth curves by means of regression analysis or determination of age groups using principal components analysis are among the strategies recently implemented in *Geomys* by systematic researchers with the intent of avoiding this fragmented panorama (M. Smolen, pers. comm.). These methods will certainly allow a better understanding of age development and growth patterns in pocket gophers, but they imply access to a known population and are not necessarily related to analyses of intra- and interpopulation variation.

Patton and his colleagues (Daly and Patton, 1986; Patton and Brylski, 1987) used the basioccipital-basisphenoid and the exoccipital-supraoccipital sutures to distinguish three age classes in *T. bottae*. These authors considered midpoints between classes, thus reducing the discontinuous appreciation of growth and development, and ended with a total of six age categories or scores. Also, they had the advantage of being able to establish the relationship between cranial scores and

chronological age from known-age individuals. This highly recommendable approach involves (as with growth curves) a long-term study in a known population.

Until studies *sensu* Daly and Patton (1986) of growth curves are made for *T. umbrinus* and other species of pocket gophers, the method presented here offers a valid option for randomly-trapped or museum specimens. We believe that the authors' experience and knowledge of the species let them understand their results of age variation, in spite of the discontinuous pattern inherent to the method. Furthermore, the statistical techniques used here provide a robust option to test any qualitative characters used in the determination of age groups in geomyids.

DEDICATION

This paper is dedicated to the memory of Dr. J. Knox Jones, Jr., a man who became a legend by his way of being but, especially, by his labor among mammalogists. Dr. Jones knew how to incite our minds and our smiles at the same time with a roguish flash in his eyes. While his behavior harmonized with his free spirit, his advice, comments, and works let us know how he cherished any genuine intent to contribute to mammalogy, both among his colleagues and his students.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to R. Wilson, M. E. Holden, and R. D. Owen for their critical reviews and comments to this manuscript and to M. Smolen for his helpful suggestions when the work was being developed. Several people participated in different parts of this study: field work and preparation of specimens was carried out by J. Patiño, B. Vieyra, and B. Vargas; R. Bernal took the photographs and redrew Figure 3. This investigation was supported by CONACyT Grant no. 1253-N9203 to JRP.

LITERATURE CITED

- Anderson, T. W. 1958. An introduction to multivariate statistic analysis. Wiley, New York, USA.
- Daly, J. C. and J. L. Patton. 1986. Growth, reproduction, and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* pocket gophers. *J. Mamm.*, 67:256-265.
- Eisenberg, J. E. 1981. The Mammalian Radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. Univ. Chicago Press, USA. 610 pp.
- Hansen, R. M. 1960. Age and reproductive characteristics of mountain pocket gophers in Colorado. *J. Mamm.*, 41:323-335.
- Heaney, L. R. and R. M. Timm. 1983. Relationships of pocket gophers of the genus *Geomys* from Central and Northern Great Plains. Misc. Publ., Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., 74:1-59.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the pinon mouse, *Peromyscus truei*. Illinois Biol. Monogr., 21:ix +1-104.
- . 1969. The species problem in *Thomomys bottae-Thomomys umbrinus* complex of pocket gophers in Arizona. Misc. Publ., Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., 51:75-91.
- Honeycutt, R. L. and D. J. Schmidly. 1979. Chromosomal and morphological variation in the plains pocket gopher, *Geomys bursarius*, in Texas and adjacent states. Occas. Papers, Mus. Texas Tech Univ., 58:1-54.
- Norusis, M. J. 1978. SPSS: Statistical algorithms. SPSS, Inc., McGraw-Hill, USA.

- Patton, J. L. and P. V. Brylski. 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *Amer. Nat.*, 130:493-506.
- Press, S. J. 1971. Applied multivariate analysis. Holt, Rinehart and Winston, Inc., New York, USA.
- SAS User's Guide: Statistics. Ver. 5. SAS Institute, Inc., 1985. North Carolina, USA. 956 pp.
- Smith, M. F. and J. L. Patton. 1980. Relationships of pocket gophers (*Thomomys bottae*) populations of the Lower Colorado River. *J. Mamm.*, 61:681-696.
- Tatsuoka, M. M. 1971. Multivariate analysis. Wiley, New York, USA.
- Thaeler, C. S. 1967. An analysis of three hybrid populations of pocket gophers (genus *Thomomys*). *Evolution*, 22:543-555.
- Wilkins, K. T. 1985. Variation in the southeastern pocket gopher, *Geomys pinetis*, along the St. Johns River in Florida. *Amer. Midl. Nat.*, 114:125-134.

VARIACION INTRAPOBLACIONAL

INTRODUCCION

La primera preocupación que surge cuando se quiere conocer el grado de similitud morfológica entre poblaciones geográficamente separadas de una misma especie, es determinar la magnitud y naturaleza de la variación intrapoblacional o no-geográfica (variación individual, dimorfismo sexual y variación debida a la edad). El objetivo es conocer las posibles fuentes de variación que están relacionadas con una población particular representativa de la especie y que, como respuesta de la selección natural, corresponden a una fina adaptación a las condiciones particulares del desarrollo de los individuos, de la diferenciación sexual secundaria y de la variación individual en cualquiera de sus expresiones como son la coloración, forma, tamaño, entre otros (Mayr, 1970) .

El desconocer la variación intrapoblacional, podría obscurecer la interpretación de los resultados del análisis de la variación interpoblacional, o bien, sesgarlos y hacerlos, por lo tanto, inoperantes (Hollander, 1990). Es por ello que el análisis de la variación no-geográfica es el preámbulo para cualquier análisis de variación geográfica (Ramírez-Pulido *et al.*, 1991). Esto no significa que el análisis de la variación no-geográfica sea irrelevante por sí mismo; de hecho, considero que es uno de los enfoques más certeros para entender la biología de las poblaciones en estudios de variación y más todavía, en el caso de especies como *Thomomys umbrinus* en donde se desconoce mucho sobre la plasticidad estructural de sus caracteres morfológicos y las causas de ello, así como del patrón de desarrollo y de la tasa de crecimiento ó sobre los patrones alométricos que se expresan en el dimorfismo sexual, entre otros muchos aspectos que pueden abordarse o inferirse de estos estudios.

En la actualidad, se están haciendo estudios de la morfología craneal que parten del análisis de la variación morfométrica dentro de una población, pero con un enfoque conceptual diferente. Algunos autores han retomado las metodologías habituales para interpretarlas o para examinarlas críticamente y para proponer otras metodologías alternativas (Lovich y Whitfield Gibbons, 1992; Alves de Oliveira, 1992; Leah Zelditch *et al.*, 1992). Otros estudian la asimetría morfológica entre los distintos planos del sistema óseo, dentro una población, y tratan de establecer si ésta es producto de eventos al azar y si es o no hereditaria, con el objeto de usarla como evidencia de estrés ambiental (Owen y McBee, 1990; Patterson y Patton, 1990).

Patton y Smith (1990) consideran el estudio de la variación intrapoblacional en *Thomomys bottae*, especie hermana de *Thomomys umbrinus*, como fundamental para abordar el de la variación interpoblacional, ya que encuentran que el dimorfismo sexual tiene un patrón que podría estar relacionado con la distribución geográfica en esta especie.

En *Thomomys umbrinus*, separar entre los dos tipos de variación sin hacer un estudio profundo de las implicaciones de la variación no-geográfica sobre la interpretación de la variación geográfica, podría resultar engañoso, por lo que se plantea el siguiente

Objetivo:

1. Estudiar la variación intrapoblacional de *Thomomys umbrinus* en al menos una población bien representada ($n > 150$) a lo largo del Eje Volcánico Transverso, mediante análisis morfométricos.

METODOS

La variación no-geográfica (variación individual, variación debida a la edad y dimorfismo sexual) o variación intrapoblacional fue examinada en la población de la Sierra de Tlaxco, ya que contaba con tamaño de muestra grande ($n = 356$) y con individuos representantes de cada una de las cuatro edades (1-4) consideradas (Castro-Campillo *et al.*, 1993) en ambos sexos (214 hembras y 142 machos).

El grado de variación individual en cada carácter taxonómico (medidas externas y craneales), se analizó mediante la obtención de la estadística descriptiva (media, X; error estándar, ES; desviación estándar, DS; valor mínimo, MIN, y máximo, MAX; coeficiente de variación, CV) con la opción PROC UNIVARIATE, SAS, (SAS Inst. Inc., 1985). Este análisis, además de servir para corroborar que los datos cumplieren los supuestos por cuanto a su distribución normal (distribución en la campana de Gauss, curtosis y sesgo), también permitió determinar el número y la clase de caracteres que aportaron mayor información para la estimación de la variación intra e interpoblacional.

La variación debida a la edad y la presencia de dimorfismo sexual secundario se determinó a partir del cálculo de las medias para cada carácter taxonómico, las cuales fueron sometidas a un análisis de varianza simple con la rutina ANOVA. Cuando se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las edades o los

sexos, se desarrollaron la Prueba para Múltiples Medias de Duncan o la Prueba para de Rango tipo Student de Tukey (PROC GLM), respectivamente (Ott, 1984), con el objeto de determinar subgrupos entre las medias.

Los análisis de la variación ontológica se hicieron considerando los sexos por separado y en principio se incluyeron todos los ejemplares, pero luego, en virtud de que esa edad se separaba de las otras en el 86.65% de todos los caracteres, se eliminaron los juveniles (1). Se mencionan los resultados de ambos análisis, pero se analizan con mayor detalle, los que consideran los ejemplares a partir de subadultos en adelante (2-4). Para el dimorfismo sexual secundario, los análisis se hicieron considerando cada grupo de edad por separado y se excluyeron los ejemplares juveniles.

Además, se corrió un análisis de varianza de dos vías con la prueba de Duncan (PROC GLM) para determinar el efecto del sexo, la edad y de la interacción entre el sexo y la edad sobre la variación en todos los ejemplares de la muestra examinada (Hollander, 1990; Stangl et al., 1991). Las pruebas de Duncan se hicieron sobre el sexo y la edad. En este análisis, como en el que se describe abajo, sólo se consideraron los ejemplares de la edad 2 en adelante.

Finalmente, con el objeto de entender mejor la importancia de la variación debida al sexo, a la edad y a su interacción, es decir, el papel que juegan estos tres elementos dentro de la variación total de *Thomomys umbrinus*, se desarrolló un análisis de componentes de la varianza (Straney, 1978; Leamy, 1983; Patton y Smith, 1990) examinando estos factores. El análisis se corrió por medio de la rutina VARCOMP.

RESULTADOS

Variación Individual Morfométrica.

La tabla 1 resume los coeficientes de variación (CV's) promedio para cada grupo de edad y sexo, mientras que en el Anexo 1 muestra la estadística descriptiva correspondiente. Los CV's fluctuaron entre 1.9 de la longitud de la bóveda craneana (LBC) en hembras viejas y 14.6 de la longitud de la cola vertebral (LCV) en machos juveniles. En general (Tabla 1 y Anexo 1), los CV's de las medidas somáticas fueron mayores para todas las edades en ambos sexos, seguidos por los de las medidas de la mandíbula y luego por las de la bóveda craneana y rostro.

La variación individual muestra un patrón independiente en cada sexo y las hembras presentan una menor variación global que los machos, con la excepción de las hembras más viejas en donde la variación es ligeramente mayor que en los machos de la misma edad. De hecho, las hembras viejas presentan mayor variación individual en todas sus medidas que las hembras de las otras edades y entre estas últimas las hembras subadultas alcanzan mayor variación global que las juveniles y adultas. En los machos, en cambio, son los juveniles los que tienen mayor variación en todas sus medidas, los machos subadultos y viejos presentan una variación global equiparable, mientras que los machos adultos presentan la menor variación.

TABLA 1.- Promedios de los coeficientes de variación obtenidos para las cuatro medidas somáticas (s), 22 craneales, incluyendo bóveda y rostro (c), y 11 mandibulares (m) que se examinaron en una muestra de 358 ejemplares de *Thomomys umbrinus* provenientes de la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala. Se consideraron ejemplares juveniles (1), subadultos (2), adultos (3) y viejos (4) en sendos sexos (HEMBRAS; MACHOS). Se señala el número de ejemplares (n) por categoría de edad, los promedios para cada tipo de medidas por sexo (TH y TM) y los promedios globales de variación (G).

Edad	HEMBRAS					MACHOS				
	1	2	3	4	TH	1	2	3	4	TM
n	22	104	80	8	214	19	42	57	24	142
s	7.4	8.1	8.2	7.7	7.8	10.1	8.4	7.6	8.3	8.6
c	4.4	5.0	4.2	5.3	4.7	5.4	5.0	4.1	4.1	4.6
m	5.0	5.7	4.9	6.7	5.6	8.7	7.1	4.0	6.5	6.6
G	5.6	6.3	5.8	6.6	6.1	8.1	6.8	5.2	6.3	6.6

En las medidas somáticas, las hembras juveniles varían menos que las hembras de otras edades, seguidas por las hembras viejas, subadultas y adultas. En las medidas de la bóveda y rostro, las hembras adultas cuentan con menor variación seguidas por las hembras juveniles, subadultas y viejas. En las medidas mandibulares, las hembras que varían menos son las adultas, seguidas por las juveniles, subadultas y viejas. Por su parte en los machos, son los adultos los que presentan la menor variación en las medidas somáticas y mandibulares que los machos viejos, subadultos y juveniles, respectivamente; mientras que en las medidas del rostro y la bóveda tienen la misma variación que los viejos, la cual es menor a la que presentan los subadultos y juveniles, respectivamente.

En ambos sexos y en todas las edades (Anexo 1), las medidas somáticas más variables son las longitudes de la cola (LCV) y de la oreja (LOR), mientras que la longitud de la pata (LPA) y la total (LTO) son las menos variables. En las medidas craneales, la anchura a través de las alas del occipital (ATO) y las longitudes

maxilar (LMX) y nasal (LNA) alcanzan mayor variación entre las hembras de todas las edades y la última (LNA), la anchura (ARO) y la altura del rostro (HBR), entre los machos juveniles y subadultos. Las medidas con menor variación en la bóveda y rostro son las longitudes de la bóveda (LBC) y del cráneo (LTC) y la anchura de la bóveda (ABP) en las hembras y la anchura a través de las bulas auditivas (AAB) y en los machos. En cuanto a las medidas mandibulares con mayor variación, en las hembras destacan la anchura anterior del dentario (AAD), su altura desde el alvéolo del incisivo (HDI) y la anchura a través de los dientes mandibulares (ATD), mientras que en los machos es también AAD, además de la altura anterior de la mandíbula (HAM) y la longitud mandibular basal (LMB). Las medidas con menor variación son la anchura a través de los procesos coronoides (ATC) y la longitud mayor del dentario (LMD) en hembras, aunque los miembros juveniles de los últimos presentan una variación mayor.

Variación Ontológica.

En la tabla 2 se muestra la variación ontológica entre ejemplares subadultos (2), adultos (3) y viejos (4) de acuerdo con un ANOVA simple, mientras que en el Anexo 2 se resumen los resultados de éste análisis y de un ANOVA en el que también se incluyeron los ejemplares juveniles (1). Estos resultados muestran que las cuatro categorías de edad se separan en una alta proporción de variables en ambos análisis, por lo que se decidió desarrollar todos los cálculos posteriores con las edades por separado.

En el análisis en el que se excluyen los ejemplares juveniles (Tabla 2), existen diferencias entre los patrones que presentan los sexos. Por una parte, en los machos es menor el número de las variables que presentan continuidad entre las edades (longitudes de la cola, LCV, y de la oreja, LOR, y anchura a través de los dientes, ATD) que en las hembras (longitud de la pata, LPA; longitud de la cola, LCV; anchura interorbitaria, AIO; longitud de la fosa pterigoidea al occipital, LPO; anchura a través de los molares, ATM; anchura a través de las alas del occipital, ATO; altura de la bula al parietal, HBI, y longitud mandibular basal, LMB). En este análisis también destaca un patrón diferente entre los machos y las hembras viejos, ya que, al contrario de lo que sucede con las últimas, los ejemplares masculinos de la cuarta edad difieren menos de los ejemplares de las dos edades anteriores, es decir, que las hembras viejas se segregan más de las otras hembras que los machos de la misma edad.

Por su parte en los análisis donde se consideraron todas las edades (1-4), las variables en las que se establece continuidad desde las hembras juveniles hasta las viejas son la longitud de la cola (LCV) y de la pata (LPA) y anchura interorbitaria (AIO), esta última y la anchura a través de las alas del occipital

(ATO) también presentan continuidad entre los machos de las distintas edades. En AIO, los ejemplares de menor edad presentan mayor magnitud que los de las otras edades. En el resumen de este análisis que se presenta en el Anexo 2, se observa que los ejemplares juveniles se segregan en casi todas las variables, independientemente de su sexo, por lo que se les excluyó de todos los análisis posteriores. En general, en ambos análisis, las variables que muestran discontinuidad entre los grupos de edad, están relacionadas con la longitud de cuerpo y con la longitud y anchura del rostro y mandíbula.

TABLA 2.- Efecto de la edad en 37 variables (VAR) en una muestra de 306 ejemplares de *Thomomys umbrinus* procedentes de la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala. FM = valor de F para machos y FH = para las hembras. DM = Prueba de Duncan para los machos y DH = para las hembras. El guión (-) indica que no hay diferencias entre las medias de una edad a otra y la coma (,) que sí las hay. A menos que se señale lo contrario con un asterisco (*), todas las pruebas fueron significativas con $p \geq 0.0001 \leq 0.05$. Los números para las edades corresponden a 2 = subadultos; 3 = adultos y 4 = viejos.

VAR	FM	DM	FH	DH	VAR	FM	DM	FH	DH
LTO	33.0	4, 3, 2	19.3	4, 3, 2	LCV	3.6	4-3, 3-2	*1.6	4-3-2
LPA	8.0	4-3, 2	4.1	4-3, 3-2	LOR	3.5	4-3, 3-2	4.3	4-3, 2
LTC	82.1	4, 3, 2	76.9	4, 3, 2	LNA	46.0	4, 3, 2	55.4	4, 3, 2
LMX	55.6	4, 3, 2	40.1	4, 3, 2	LFO	12.7	4-3, 2	9.6	4, 3-2
LAC	67.5	4, 3, 2	54.0	4, 3, 2	LBC	70.5	4, 3, 2	53.9	4, 3, 2
ARO	48.0	4, 3, 2	41.7	4, 3, 2	AIO	5.9	4, 3-2	*1.6	4-3-2
ACA	100.8	4, 3, 2	56.8	4, 3, 2	ACM	97.7	4, 3, 2	49.5	4, 3, 2
ACP	114.1	4, 3, 2	49.7	4, 3, 2	ABP	8.5	4, 3, 2	14.7	4, 3, 2
LDI	105.6	4, 3, 2	66.1	4, 3, 2	LHM	7.4	4, 3-2	13.3	4, 3, 2
LPO	31.6	4-3, 2	6.7	4-3, 3-2	ATM	8.3	4-3, 2	4.6	4-3, 3-2
ATO	5.2	4-3, 2	3.1	4-3, 3-2	AAB	67.6	4, 3, 2	39.4	4, 3, 2
HRO	38.5	4, 3, 2	26.2	4, 3, 2	HBR	101.5	4, 3, 2	79.1	4, 3, 2
HMC	57.0	4, 3, 2	62.7	4, 3, 2	HBI	7.6	4-3, 2	5.1	4-3, 3-2
ATC	7.1	4-3, 2	18.3	4-3, 2	ATD	*2.7	4-3, 3-2	14.0	4, 3-2
AAD	23.3	4, 3, 2	18.2	4, 3, 2	ANM	18.9	4, 3, 2	68.6	4, 3, 2
AMD	6.9	4-3, 2	26.2	4, 3, 2	LMD	69.5	4, 3, 2	68.0	4, 3, 2
LPC	44.7	4, 3, 2	49.0	4, 3, 2	LMB	10.0	4-3, 2	*1.5	4-3-2
HDI	31.8	4, 3, 2	41.0	4, 3, 2	HAM	8.2	4, 3, 2	52.3	4, 3, 2
HPM	69.9	4, 3, 2	53.1	4, 3, 2					

Dimorfismo Sexual Secundario.

Como se muestra en la tabla 3, existe dimorfismo sexual significativo ($p \leq 0.05$) en la población de *Thomomys umbrinus* examinada, el cual es más marcado entre los ejemplares adultos (83.8% de las variables) y subadultos (73% de las

variables) que entre los viejos (27% de las variables). Con la excepción de la constricción interorbitaria (AIO) en los ejemplares viejos y adultos, en todas las demás variables que presentaron dimorfismo sexual positivo, los machos son significativamente de mayor talla que las hembras.

Por otra parte, en el 35.1%, el 13.5% y el 27% de las variables en donde no se encontró dimorfismo sexual significativo, los machos viejos, adultos y subadultos, respectivamente, también son de mayor tamaño que las hembras. Las hembras viejas (edad 4) y adultas (edad 3) últimas sólo sobrepasan en magnitud a los machos viejos y adultos, respectivamente, en la anchura a través de las alas del occipital (ATO) y a los machos primeros en las anchuras a través de los molares superiores (ATM) e inferiores (ATD), media del dentario (AMD) y en la altura anterior de la mandíbula (HAM). Finalmente, las hembras subadultas (edad 2) presentan mayor longitud mandibular basal (LMB) que los machos de esa edad.

TABLA 3.- ANOVA de una sólo vía para examinar el dimorfismo sexual en 306 ejemplares subadultos (2, n = 141), adultos (3, n = 133) y viejos (4, n = 32) de *Thomomys umbrinus*, procedentes de la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala. Se examinaron 37 variables (VAR) y se presentan los valores de F y las Pruebas de Tukey (T), respectivas para los sexos en cada edad. En el caso del Tukey, la notación es como sigue: > indica que los machos (M) fueron significativamente ($0.0001 \geq p \leq 0.05$) mayores que las hembras (H); = que los machos fueron mayores que las hembras, pero no significativamente; < que las hembras fueron mayores que los machos, pero no significativamente y < que los machos fueron significativamente menores que las hembras.

VAR	ED 2	T	ED 3	T	ED 4	T	VAR	ED 2	T	ED 3	T	ED 4	T
LTO	2.7	=	33.3	>	14.0	>	LCV	0.7	=	6.9	>	1.7	=
LPA	3.0	=	36.1	>	12.0	>	LOR	11.9	>	10.7	>	3.3	=
LTC	7.3	>	120.6	>	17.0	>	LNA	3.4	=	44.2	>	16.4	>
LMX	4.6	>	52.2	>	16.2	>	LFO	0.9	=	14.7	>	3.0	=
LAC	1.0	=	57.0	>	2.9	=	LBC	6.5	>	96.2	>	7.9	>
ARO	3.6	=	51.1	>	15.1	>	AIO	4.3	<	6.2	>	3.0	=
ACA	17.7	>	167.6	>	22.1	>	ACM	21.5	>	147.5	>	17.8	>
ACP	21.9	>	141.8	>	12.6	>	ABP	0.0	=	3.	=	2.0	=
LBI	9.4	>	169.2	>	9.0	>	LHM	0.1	=	1.6	=	4.1	>
LPI	3.2	=	25.8	>	0.5	=	ATM	0.0	=	2.5	=	1.0	=
ATO	0.6	=	0.3	=	1.6	=	AAB	6.5	=	86.5	>	16.0	>
HRO	1.0	=	15.4	>	3.0	=	HBR	8.3	>	89.7	>	9.5	>
HMC	1.3	=	40.2	>	15.3	>	HBI	2.9	=	12.5	>	4.5	>
ATC	3.8	=	10.4	>	12.7	>	ATD	1.1	=	0.0	=	4.9	>
AAD	2.8	=	26.4	>	10.3	>	AMM	1.9	=	18.1	>	19.6	>
AMD	0.1	=	2.7	=	11.0	>	LMD	3.1	=	69.4	>	5.2	>
LPC	2.4	=	37.0	>	9.7	>	LMB	0.8	=	11.9	>	0.1	=
HDI	0.7	=	49.6	>	5.0	>	HAM	0.0	=	4.5	>	8.8	>
HPM	2.6	=	69.0	>	8.4	>							

Efecto Combinado de la Edad y del Dimorfismo Sexual.

En el ANOVA de dos vías (Tabla 4) se observa una tendencia similar a las encontradas en los ANOVAS para las edades y los sexos. Por un lado, los grupos de edad se separan en la mayoría de las variables ($n = 33/37$): todos los caracteres mandibulares, 20 craneales y dos somáticos, permiten diferenciar entre las tres edades consideradas. Las excepciones son la longitud de la oreja (LOR) en donde no existen diferencias entre los ejemplares viejos y adultos; la longitud de la cola (LCV) en donde ocurre lo mismo entre los ejemplares adultos y subadultos y las anchuras interorbitaria (AIO) y a través de las alas del occipital (ATO) en donde no existen diferencias entre las edades. En AIO, los ejemplares subadultos alcanzan mayor magnitud que los adultos y los viejos.

Asimismo, se observa dimorfismo sexual en casi todas las variables ($n = 35/37$) con la excepción de AIO y de ATO en donde la diferencia no es significativa y las hembras son de mayor tamaño que los machos (Tabla 4). En éste análisis la interacción entre los efectos que tienen el desarrollo ontológico y el dimorfismo sexual resultó positiva en la tercera parte de todas las medidas (32%) estudiadas. Entre estas medidas se encuentra una somática (LOR), nueve craneales (longitud total del cráneo, LTC; longitud del arco cigomático, LAC; longitud de la bóveda craneana, LBC; anchura interorbitaria, AIO; anchura posterior de los arcos cigomáticos, ACP; longitud de la diastema, LDI; longitud de la fosa pterigoidea al occipital, LPO; anchura a través de las bulas, AAB, y altura de la base del rostro, HBR) y tres mandibulares (longitud mayor del dentario, LMD; altura del dentario desde el alvéolo del incisivo, HDI, y altura posterior de la mandíbula, HPM).

Por último, en el análisis de los componentes de la variación, resultó que el 25.94% es atribuible al efecto de la edad, el 19.42% al dimorfismo sexual secundario, sólo el 1.55% a la interacción entre estos dos y el resto al azar (53.09%) en donde quedan comprendidas cualquiera otras variables importantes para describir la variación presente en la población examinada (v. gr., nicho fosorial, relación con el tipo de suelo, alimentación, entre otras más), pero que no fueron cuantificadas.

TABLA 4.- Efecto del sexo (S), de la edad (E) y de la interacción entre estos dos factores (S/E), en ejemplares subadultos (2, n = 141), adultos (3, n = 133) y viejos (4, n = 32) de *Thomomys umbrinus* procedentes de la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala, en el Eje Volcánico Transverso. Se examinaron 37 variables (VAR) y se presentan los valores de F y las Pruebas para Múltiples Medias de Duncan (Duncan) respectivas. La notación es como en las tablas 3 y 5. El nivel de significancia es ≥ 0.0001 $p \leq 0.05$ y el asterisco señala ausencia de diferencias significativas. La T indica el valor de F para todo el análisis.

VAR	F				Duncan	
	T	S	E	S/E	S	E
LTO	37.7	94.8	46.3	*0.5	v	4, 3, 2
LCV	5.4	16.2	4.9	*0.5	v	4, 3, 2
LPA	19.1	70.5	11.1	*1.4	v	4, 3, 2
LOR	8.6	27.2	3.7	4.2	v	4, 3, 2
LTC	11.3	244.5	161.3	4.7	v	4, 3, 2
LNA	68.9	138.3	102.0	*1.1	v	4, 3, 2
LMX	66.9	145.2	93.7	*0.9	v	4, 3, 2
LFO	16.5	36.1	22.4	*0.7	v	4, 3, 2
LAC	73.5	114.3	119.6	7.0	v	4, 3, 2
LBC	87.2	176.6	123.1	6.5	v	4, 3, 2
ARO	65.8	144.0	89.6	*2.9	v	4, 3, 2
AIO	3.4	*3.2	*0.8	6.1		2-3-4
ACA	110.0	253.1	145.8	*2.6	v	4, 3, 2
ACM	101.5	230.2	136.0	*2.7	v	4, 3, 2
ACP	105.3	228.0	144.9	4.5	v	4, 3, 2
ABP	12.5	16.1	22.9	*0.2	v	4, 3, 2
LDI	118.0	236.2	168.6	8.3	v	4, 3, 2
LHM	11.6	17.2	20.3	*0.3	v	4, 3, 2
LPO	22.5	46.2	28.6	4.5	v	4, 3, 2
ATM	6.2	9.5	10.4	*0.2	v	4, 3, 2
ATO	3.0	*0.2	7.1	*0.3		4-3, 3-2
AAB	80.2	191.4	101.1	3.7	v	4, 3, 2
HRO	35.86	52.2	62.5	*1.1	v	4, 3, 2
HBR	114.2	198.8	180.9	5.1	v	4, 3, 2
HMC	75.0	134.5	119.7	*0.6	v	4, 3, 2
HBI	12.3	34.9	12.9	*0.4	v	4, 3, 2
ATC	18.3	46.5	23.5	*0.6	v	4, 3, 2
ATD	8.1	6.8	14.3	*2.5	v	4, 3, 2
AAD	32.7	77.1	42.4	*0.6	v	4, 3, 2
AMM	45.6	84.7	71.7	*0.0	v	4, 3, 2
AMD	18.3	26.4	31.1	*1.5	v	4, 3, 2
LMD	85.8	140.3	140.1	4.4	v	4, 3, 2
LPC	60.2	108.4	95.2	*1.1	v	4, 3, 2
LMB	5.9	9.2	7.6	*2.5	v	4, 3, 2
HDI	49.2	95.1	70.9	4.5	v	4, 3, 2
HAM	22.0	30.9	38.8	*0.9	v	4, 3, 2
HPM	78.6	143.5	121.1	3.6	v	4, 3, 2

DISCUSION

En general, se observa que la variación individual de *Thomomys umbrinus* en la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala, es semejante a la que se ha encontrado para otros geómidos (Baker y Genoways, 1975; Hollander, 1990) y roedores (Baumgardner y Schmidly, 1981; Stangl et al., 1991), pero con CV's de magnitud menor y adecuados para comparaciones taxonómicas (Long, 1969). Asimismo, en ésta, como en otras especies de geómidos (Grinnell, 1931; Davis, 1937, 1938; Wilkins, 1985; Rogers, 1991a) y de roedores (Yancey et al., 1993), las hembras presentan mayor uniformidad morfológica que los machos, lo cual a sido relacionado por Eisenberg (1981) como una estrategia diferencial entre los sexos por cuanto a la energía que dedican a otros procesos biológicos (p. ej., territorialidad en los machos; gestación y crianza en las hembras).

Además, a diferencia de lo que han encontrado otros autores para especies del mismo género (Patton y Smith, 1990; Rogers, 1991a), en la población examinada de *Thomomys umbrinus* el factor que tiene mayor peso en la variación no-geográfica es la edad (y no el dimorfismo sexual), patrón que también ha sido encontrado para otros mamíferos (*Mus musculus*, Straney, 1978).

Por otra parte, debido a que la variación ontológica y el dimorfismo sexual desempeñan un papel muy importante en la variación no-geográfica de *Thomomys umbrinus* en la Sierra de Tlaxco, y en especial porque ambos factores están involucrados a nivel de la interacción entre ellos en la tercera parte de las medidas analizadas, los resultados sugieren que es necesario realizar los análisis de la variación geográfica en esta especie de geómido con los sexos y los grupos de edad por separado. Una conclusión similar obtuvo Hollander (1990) al examinar la variación en *Cratogeomys castanops*.

De hecho, la interacción entre el sexo y la edad sugiere una diferenciación en el patrón de desarrollo entre los machos y las hembras (Castro-Campillo et al., 1993), en donde las hembras parecen alcanzar primero las proporciones del cráneo adulto que los machos, lo cual se traduce en una menor variación entre las primeras que entre los últimos. Este hecho, observado desde hace ya bastante tiempo, ha favorecido que sean las hembras las que se usen en las comparaciones y descripciones de los taxa en las tuzas (Merriam, 1895; Bailey, 1915; Grinnell, 1931, 1935; Davis, 1937).

La diferencia entre el crecimiento del cráneo de los machos y de las hembras de *Thomomys bottae*, especie hermana de *Thomomys umbrinus*, ha sido interpretada

de diferente manera por distintos autores en estudios poblacionales. Mientras que para Howard y Childs (1959) implica que los machos continúan creciendo a lo largo de su vida, Daly y Patton (1986) y Patton y Smith (1990) disienten de esa opinión y para ellos sólo constituye una prueba del aumento de la pérdida proporcional de individuos de menor magnitud de la población. En el caso de *Thomomys umbrinus*, es necesario realizar estudios de desarrollo para llegar a cualquier conclusión, pues no se han hecho.

Por último, cabe remarcar que el desarrollo del cráneo en *Thomomys* ha sido relacionado con factores extrínsecos (Bailey, 1915; Davis, 1938; Patton y Brylski, 1987) y que la gran plasticidad que se presenta en estas tuzas es de origen multifactorial (Lessa y Patton, 1989), por lo que tanto la diferenciación sexual secundaria como la variación ontológica deben examinarse a fondo, como se hizo en este trabajo, antes de estudiar la variación geográfica para poder descartar los factores inmediatos -como la influencia del medio- de los no-inmediatos -por ejemplo, los procesos de evolución y adaptación desarrollados a lo largo de la historia filogenética de esta especie (Patton y Smith, 1990)

VARIACION GEOGRAFICA

INTRODUCCION

La descripción de la situación sistemática y taxonómica de *Thomomys umbrinus* no es tan clara como aparece en el capítulo sobre las Generalidades. De hecho, desde su descripción, *Thomomys umbrinus* se ha caracterizado por numerosos cambios taxonómicos mientras más se ha avanzado en su conocimiento (Hall y Kelson, 1959; Anderson, 1966; Hoffmeister, 1969; Patton y Dingman, 1968; Patton, 1973; Hall, 1981; Ramírez-Pulido *et al.*, en prensa).

Estos cambios incluyen sinonimia con otras especies con la subsecuente reorganización de las subespecies incluidas (Bailey, 1915; Hall y Kelson, 1959; Hall, 1981), así como la separación a nivel específico de *Thomomys bottae* (Anderson, 1966; Hoffmeister, 1969; Patton y Dingman, 1968; Patton, 1973; Patton y Smith, 1990).

Además, en el pasado ha privado un criterio más bien nominalista (Merriam, 1893; Bailey, 1915; Nelson y Goldman, 1934; Hall y Villa, 1948) para designar a las subespecies de este taxón en el EVT, en función de su aislamiento geográfico, lo que ha resultado en ocho diferentes nombres para las poblaciones del EVT. Este enfoque, sin embargo, soslaya la posibilidad de un aislamiento geográfico, pero no genético entre las poblaciones en cuestión (Mayr, 1970; Mayr y Ashlock, 1991).

De hecho, los estudios de Patton y colaboradores (Patton, 1973; Patton y Feder, 1978; Hafner *et al.*, 1987) han abierto nuevas interrogantes sobre el estado taxonómico y sistemático de las poblaciones de esta especie a lo largo de su distribución geográfica. Estas investigaciones proponen la existencia de tres grupos cromosómicos dentro del área de distribución de *Thomomys umbrinus*, los cuales presentan diferenciación génica a nivel aloenzimico, por lo que Hafner *et al.* (1987) han propuesto que dentro de *Thomomys umbrinus* existe más de una especie.

Sin embargo, estos autores (Hafner *et al.*, 1987), encontraron que las poblaciones de los estados de Puebla (*Thomomys umbrinus umbrinus*), Michoacán (*Thomomys umbrinus pullus*) y México (*Thomomys umbrinus tolucae* y *Thomomys umbrinus vulcanius*) pertenecen al mismo grupo cromosómico (con el mismo número fundamental, $NF = 78$) y enzimático, lo que no sustenta razón para considerarlas diferentes a nivel específico, tal vez ni a nivel subespecífico.

Con el propósito de contribuir al conocimiento de la situación sistemática de *Thomomys umbrinus*, se proponen los siguientes

Objetivos:

1. Examinar la variación geográfica morfológica entre las ocho subespecies de *Thomomys umbrinus* del Eje Volcánico Transverso.
2. Establecer la situación sistemática de las poblaciones de *Thomomys umbrinus* sin asignación taxonómica y que provienen de los Estados de México, Michoacán y Tlaxcala.

METODOS

TABLA 5.- Localidades grupo (LG) consideradas en este estudio. Las abreviaturas (Clave) corresponden a 17 grupos de taxa identificados y no identificados (Taxón). Asimismo, se presenta el nombre de las localidades grupo (LG) y la distribución general de los taxa (DG) en las entidades federativas incluidas: D. F. = Distrito Federal; Hgo. = Hidalgo; Méx. = México; Mich. = Michoacán; Mor. = Morelos; Pue. = Puebla; Tlax. = Tlaxcala; Ver. = Veracruz.

CLAVE	TAXON	LG	DG
PU, P	<i>T. u. pullus</i>	Pátzcuaro	Mich.
SA, N	<i>T. umbrinus</i> sp.	Cerro San Andrés	Mich.
AB, B	<i>T. umbrinus</i> sp.	Amanalco de Becerra	Mich., Méx.
LV, L	<i>T. umbrinus</i> sp.	Lengua de Vaca	Méx.
TO, O	<i>T. u. tolucae</i>	Nevado de Toluca	Méx.
SC, C	<i>T. umbrinus</i> sp.	Sierra de las Cruces	Méx.
PE, E	<i>T. u. peregrinus</i>	Salazar	Méx., D. F., Mor.
VU, V	<i>T. u. vulcanius</i>	V. Popocatepiti	Méx., Pue.
SO, D	<i>T. umbrinus</i> sp.	La Soledad	Tlax.
MA, M	<i>T. u. martinensis</i>	San Martín Texmelucan	Pue.
AL, A	<i>T. u. albigularis</i>	Sierra de Pachuca, El Chico	Hgo., Pue.
ST, X	<i>T. umbrinus</i> sp.	Sierra de Tlaxco	Tlax., Pue.
MM, I	<i>T. umbrinus</i> sp.	V. La Malinche	Tlax., Pue.
TT, T	<i>T. umbrinus</i> sp.	Totoltepec	Pue.
OY, Y	<i>T. umbrinus</i> sp.	Oyameles	Pue.
OR, R	<i>T. u. orizabae</i>	V. Pico de Orizaba	Pue.
UM, S	<i>T. u. umbrinus</i>	Boca de Monte	Pue.-Ver.

Para examinar las similitudes morfométricas entre las ocho subespecies reconocidas de *Thomomys umbrinus* y los nueve grupos sin asignación taxonómica a lo largo del EVT, las LP (n = 76, Fig. 2, Tabla 5) se arreglaron, de

acuerdo con su cercanía y homogeneidad ecológica, en 17 localidades grupo (LG, Fig. 3) en las cuales se supuso que no existen barreras geográficas o ecológicas que restrinjan el flujo genético entre ellas (Patton y Smith, 1990).

Con base en los resultados obtenidos en el análisis previo de la variación intra-poblacional, todos los cálculos para determinar la naturaleza y magnitud de la variación geográfica de *T. umbrinus* en el EVT se efectuaron con los sexos y las edades por separado.

Debido a que los programas estadísticos que se usaron, excluyen a los individuos que carecen de datos en alguna de las variables y con el objeto de incluir el mayor número de ejemplares y de LG, se desarrolló un análisis de regresión (PROC GLM, SAS) para completar los valores faltantes en individuos que sólo carecieran de uno o dos datos. Los ejemplares con mayor número de datos faltantes, fueron excluidos de los análisis ($n = 30$). Asimismo, se eliminaron algunas medidas debido a que faltaban en varios ejemplares (ATC, ATD, AAD, AMM, AMD); eran muy variables (longitud total, LTO; longitud de la cola, LCV; longitud de la pata, LPA; longitud de la oreja, LOR; anchura a través de las alas del occipital, ATO, y longitud mandibular basal, LMB, Anexo 1) y no aportaban información para diferenciar entre las LG o (3) estaban muy correlacionadas con otras variables como las anchuras media (ACM) y posterior (ACP) del arco cigomático ($R = 0.8$, Castro-Campillo *et al.*, 1993).

La variación geográfica (variación de los caracteres poblacionales a lo largo de la zona de estudio) o variación interpoblacional fue examinada mediante análisis estadísticos univariados y multivariados. Los primeros incluyeron el cálculo de los estadísticos descriptivos con la opción UNIVARIATE (SAS) mencionada arriba y con ANOVA de una sola vía (GLM, SAS) para explorar si existían diferencias interpoblacionales significativas ($p \leq 0.05$) entre las medias de cada carácter entre todas las LG y en el caso de encontrarlas, se utilizó la Prueba de Duncan para Múltiples Medias (SAS), con el objeto de determinar los subgrupos de poblaciones en los que no existen diferencias significativas. El ANOVA se hizo con las LG que tuvieran cuatro o más ejemplares.

Los análisis multivariados incluyeron métodos de ordenación, de agrupamiento y de discriminación. Las explicaciones técnicas de estos análisis se encuentran en la literatura (Neff y Marcus, 1980; Sneath y Sokal, 1973; Rohlf y Bookstein, 1990). Entre las técnicas de ordenamiento, se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) con la rutina PRINCOMP (SAS) sobre las medidas de cada ejemplar para determinar las tendencias en el patrón de variación y los resultados se resumen en un gráfico bidimensional del primer (I) y tercer (III) componentes principales (CP) en donde se representa la distribución de cada LG por medio de polígonos con sus respectivos centroides. Asimismo, se desarrolló otro ACP sobre

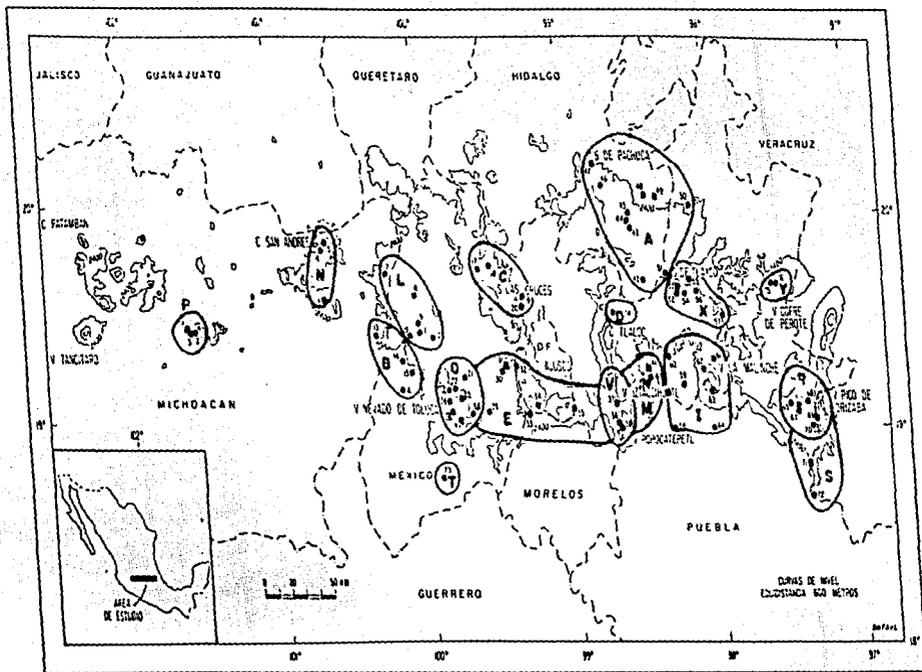


FIGURA 3.- Localidades grupo (LG) consideradas en el análisis de la variación geográfica de *Thomomys umbrinus* en el Eje Volcánico Transverso. Los puntos numerados señalan las localidades precisas de recolecta de acuerdo con la sección de Ejemplares Examinados. Los círculos se refieren a las LG y las letras para identificarlas van de acuerdo con la tabla 5.

las medias poblacionales de las LG. Con el objeto de obtener la representación tridimensional de este análisis, también se le corrió en el programa Numerical Taxonomy System, NT-SYS (Rohlf y Kishpaugh, 1972; Rohlf, 1988), y se le proyectó un árbol de distancia mínima (MST) sobre los tres primeros componentes principales (Gower y Ross, 1969; Rohlf, 1970, 1973, 1975). Los árboles se calcularon a partir de las matrices de correlación. En este análisis, como en los demás análisis multivariados, se incluyeron todos los ejemplares.

Los análisis de agrupamiento se corrieron sobre las medias muestrales de todos los caracteres en cada LG y para ellos se usó el programa NT-SYS. Mediante este análisis se obtuvieron grupos de poblaciones con mayor similitud fenética, utilizando la distancia taxonómica promedio como medida de similitud y la opción del método de pares de agrupados, sin peso asignado, por medio del promedio aritmético (UPGMA). Este procedimiento se hizo para todos los grupos de edad con los sexos por separado, así como con doce localidades en donde se recolectaron ejemplares subadultos (2) y adultos (3). Se calculó el coeficiente cofenético de cada fenograma (Lapointe y Legendre, 1992) y para comparar los resultados, se desarrollaron pruebas de Mantel sobre las matrices de correlación y de similitud (Mantel, 1967; Rohlf y Fisher, 1968; Sokal, 1979; Smouse *et al.*, 1986).

Además, se desarrolló un análisis discriminativo de clasificación (DISCRIM, SAS) para determinar el número de ejemplares que eran asignados correctamente de acuerdo con su designación taxonómica conocida o de acuerdo con su LG, para las poblaciones sin designación. Este análisis también se usó para determinar el grado de sobreposición entre las LG por el número de ejemplares mal clasificados (Castro-Campillo *et al.*, 1993).

Por último, se hizo un somero análisis de la coloración del pelaje para relacionarlo con las descripciones originales (Nelson y Goldman, 1934; Hall y Villa, 1948). Se revisaron los ejemplares tipo y el material depositado en la UAMI. La coloración se describe de acuerdo con Smithe (1974) con los nombres y números de los colores en inglés entre paréntesis después de la descripción en español.

RESULTADOS

Análisis de Varianza

El panorama general que se observa en los resultados de este análisis es la ausencia de algún patrón de variación relacionado con la distribución geográfica de las muestras en todas las edades de ambos sexos, es decir, que no se puede

distinguir un gradiente clinal relacionado con la distribución de las poblaciones a lo largo del EVT (Anexo 3). Por lo contrario, el patrón general parece ser el de la similitud morfométrica entre las poblaciones estudiadas, independientemente de su procedencia.

Todos los análisis fueron significativos ($p \leq 0.05$) para la mayoría de las 24 variables examinadas y los F 's fluctuaron entre 0.94 de la altura del rostro (HRO) y 14.58 de la altura del dentario desde el alvéolo de los incisivos (HDI), ambas medidas en los machos subadultos; sin embargo, las Pruebas de Duncan muestran una serie sumamente heterogénea entre los subgrupos de LG que se forman y que varían de un sexo a otro, de una edad a otra y dentro de una misma edad y sexo (Anexo 3).

Aunque los resultados indican diferencias entre las LG extremas (con mayor y menor magnitud en una variable), en general, las LG intermedias constituyen un *continuum* entre las primeras. De hecho, hay varias medidas en las que no existen diferencias entre las LG: longitud de la fosa pterigoidea al occipital (LPO) y anchura a través de los molares superiores (ATM) en hembras adultas; anchura anterior del arco cigomático (ACA) y altura mayor del cráneo (HMC) en hembras viejas; longitud de los nasales (LNA), del arco cigomático (LAC) y de la bóveda craneana (LBC) en machos subadultos; la longitud craneal (LTC), nasal (LNA), del arco cigomático (LAC), de la bóveda (LBC), anchura interorbitaria (AIO), longitud de la fosa pterigoidea al occipital (LPO), altura mayor del cráneo (HMC) y altura anterior de la mandíbula (HAM) en machos adultos (Anexo 3).

También existen excepciones al arreglo general (Anexo 3) como es el caso de la LG PU (*Thomomys umbrinus pullus*), la cual se segrega del resto de las LG por su pequeño tamaño en los dos únicos grupos en que esta presente dentro de los análisis: en la longitud total del cráneo (LTC), anchura anterior cigomática (ACA), anchura a través de los molares superiores (ATM), anchura a través de las bulas (AAB), altura mayor del cráneo (HMC) y altura desde la base del rostro (HBR) en las hembras subadultas y en ATM y AAB, en los machos subadultos. Otras muestras que se segregan son la LG MM (*Thomomys umbrinus* sp. del Volcán La Malinche) por su tamaño mayor en HAM en hembras subadultas y en LBC (longitud de la bóveda craneana), HRO (altura del rostro), LMD (longitud mayor del dentario) y HDI (altura del dentario desde el alvéolo del incisivo) en hembras viejas; la LG VU (*Thomomys vulcanius*) por su tamaño mayor en la anchura de la bóveda entre los parietales (ABP) en hembras adultas, en HDI (después de la LG MM) en hembras viejas y en AAB en los machos viejos; la LG OR (*Thomomys umbrinus orizabae*) en la longitud de la diastema (LDI) por su tamaño menor en machos adultos; la LG MA (*Thomomys umbrinus martinensis*) en la longitud al proceso coronoides (LPC) en los machos viejos por su tamaño mayor y la LG SA (*Thomomys umbrinus* sp. de la Sierra de San Andrés) en la

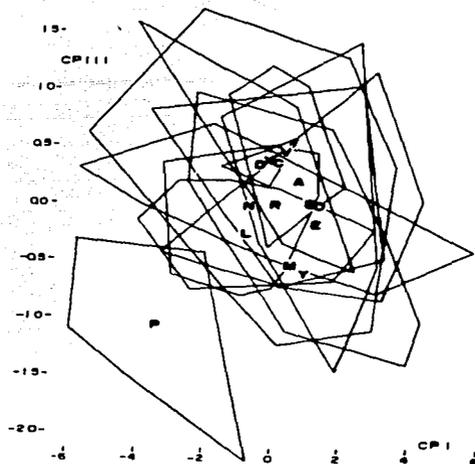


FIGURA 4.- Distribución bidimensional de las hembras subadultas en los componentes principales (CP) I y III en donde destaca la separación de *Thomomys umbrinus pullus* (P) de las otras poblaciones examinadas, tanto por su pequeño tamaño como por su morfología craneal. Las letras indican los centroides de cada muestra examinada como se menciona en la tabla 5. El análisis se hizo sobre los individuos.

longitud del cigomático (LAC), altura desde la base del rostro (HBR) y LMD por su mayor tamaño mayor en los machos viejos.

Análisis de Componentes Principales

En éste análisis tampoco se observa un patrón consistente entre las agrupaciones de LG; no existe alguna relación constante entre las LG de distintos grupos de edad y sexo con el origen geográfico de las muestras analizadas (Figs. 5-10). Sin embargo, con la excepción de la LG P asignable a *Thomomys umbrinus pullus* (Fig. 4), se observa una agregación (Figs. 5-10) y sobreposición (Fig. 4) de la mayoría de las LG en el multiespacio. Las LG más cercanas geográficamente tienden a unirse, aunque esto no es la regla en todos los análisis como lo muestran los árboles de distancia mínima (MST).

Por cuanto a los patrones, algunas poblaciones presentan relaciones morfogenéticas con más de una población y otras solamente con alguna, de acuerdo con el árbol de distancia mínima (MST) sobre el análisis de componentes principales (ACP). En las hembras subadultas (Fig. 5) se pueden reconocer cinco subgrupos. Las *Thomomys umbrinus* sp. de Amanalco de Becerra (B) se relacionan con *Thomomys umbrinus peregrinus* (E), *Thomomys umbrinus tolucae* (O) y *Thomomys umbrinus* sp. de La Malinche (I). *Thomomys umbrinus albicularis* (A) se relaciona con las *Thomomys umbrinus* de la Sierra de Tlaxco (X) y con las de La Soledad. Las tuzas de Tlaxco forman enlaces con *Thomomys umbrinus martinensis* (M) y con las de la Sierra de San Andrés (N), las cuales a su vez, se conectan con las de Lengua de Vaca (L) y con *Thomomys umbrinus pullus* (P). Ese grupo continúa a través de las tuzas de Lengua de Vaca que se unen con las de la Sierra de las Cruces (C) y por ellas con *Thomomys umbrinus orizabae* (R). Las últimas forman vínculos con *Thomomys umbrinus vulcanius* (V), las cuales se unen a su vez con la *Thomomys umbrinus* de Totoltepec (T). Otro grupo en esta edad es el de *Thomomys umbrinus tolucae* que se une con los ejemplares de Oyameles (Y). Las entidades que observan mayor distancia del conjunto, son *Thomomys umbrinus pullus* y el animal de Totoltepec.

En las hembras adultas (Fig. 6) se forman cuatro subgrupos. Las *Thomomys umbrinus martinensis* se relacionan con las tuzas de Lengua de Vaca (L), las de La Malinche (I), *Thomomys umbrinus albicularis* (A), *Thomomys umbrinus tolucae* (O) y con *Thomomys umbrinus vulcanius* (V). *Thomomys o. tolucae* continúa el grupo con *Thomomys umbrinus orizabae* (R) y con *Thomomys umbrinus peregrinus*, estando la segunda de estas dos relacionada con un ejemplar de Oyameles (Y). Las tuzas de Lengua de Vaca continúan el grupo con *Thomomys umbrinus pullus* (P) y las *Thomomys umbrinus albicularis* con los ejemplares de La Soledad (D), de Totoltepec (T) y de la Sierra de Tlaxco (X). Estas últimas reúnen

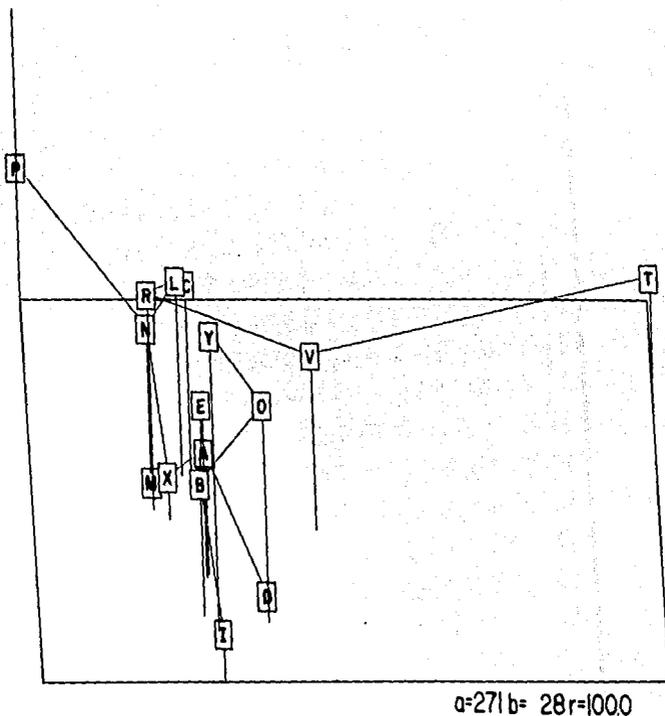


FIGURA 5.- Distribución de las medias muestrales, en los tres primeros componentes principales, de 269 hembras subadultas de *Thomomys umbrinus* provenientes de 16 localidades grupo (LG) en el Eje Volcánico Transverso. Las letras para identificar a las LG van de acuerdo con la tabla 5. Se muestra un árbol de distancia mínima superpuesto (líneas que conectan los cuadros entre sí), así como la rotación de la figura (a y b).

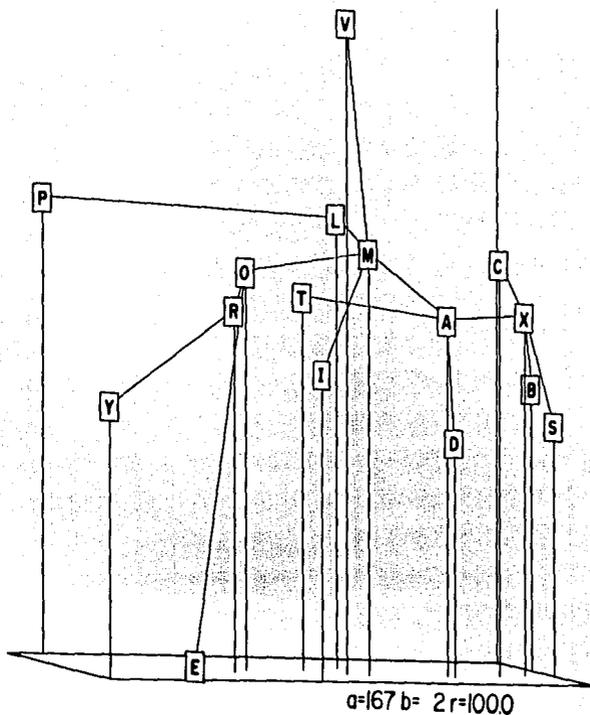


FIGURA 6. Distribución de las medias muestrales, en los tres primeros componentes principales, de 214 hembras adultas de *Thomomys umbrinus* provenientes de 16 localidades grupo (LG) en el Eje Volcánico Transverso. Las letras para identificar a las LG van de acuerdo con la tabla 5. Se muestra un árbol de distancia mínima superpuesto (líneas que conectan los cuadros entre sí), así como la rotación de la figura (a y b).

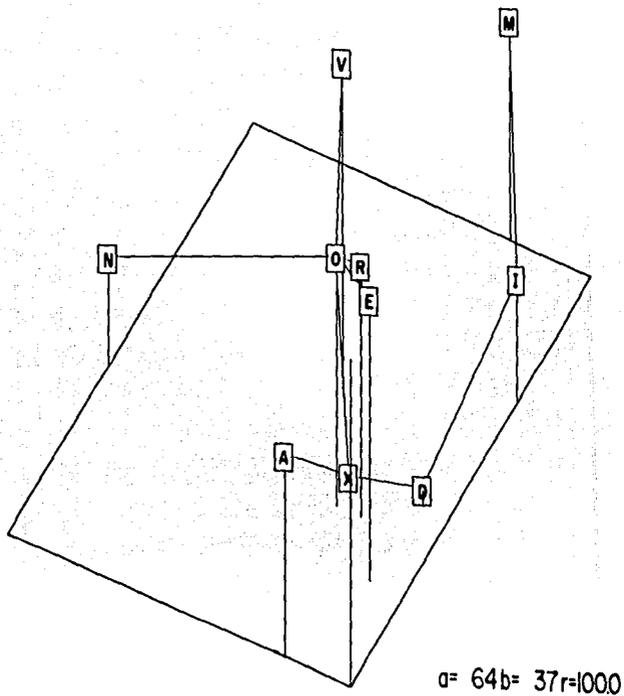


FIGURA 7. Distribución de las medias muestrales, en los tres primeros componentes principales, de 97 hembras subadultas de *Thomomys umbrinus* provenientes de nueve localidades grupo (LG) en el Eje Volcánico Transverso. Las letras para identificar a las LG van de acuerdo con la tabla 5. Se muestra un árbol de distancia mínima superpuesto (líneas que conectan los cuadros entre sí), así como la rotación de la figura (a y b).

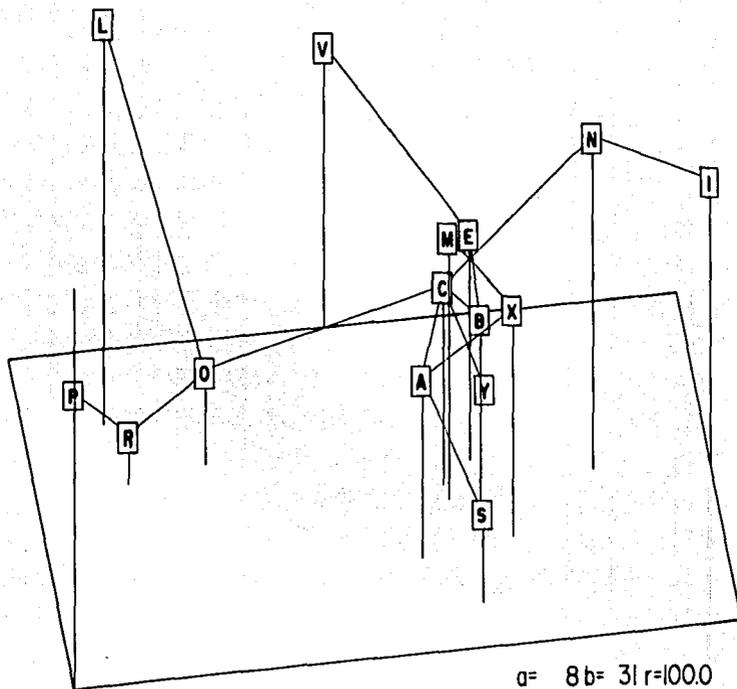


FIGURA 8. Distribución de las medias muestrales, en los tres primeros componentes principales, de 119 machos subadultos de *Thomomys umbrinus* provenientes de 15 localidades grupo (LG) en el Eje Volcánico Transverso. Las letras para identificar a las LG van de acuerdo con la tabla 5. Se muestra un árbol de distancia mínima superpuesto (líneas que conectan los cuadros entre sí), así como la rotación de la figura (a y b).

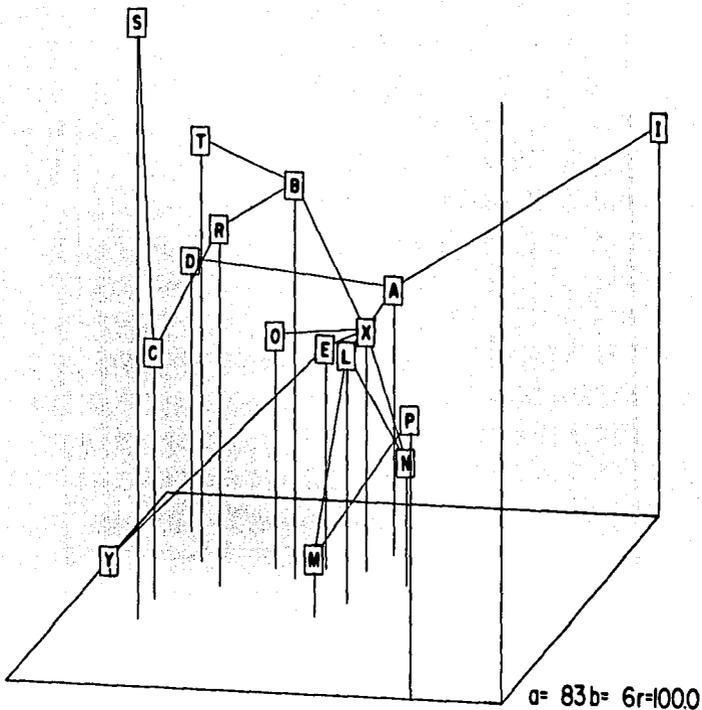


FIGURA 9.- Distribución de las medias muestrales, en los tres primeros componentes principales, de 107 machos subadultos de *Thomomys umbrinus* provenientes de 16 localidades grupo (LG) en el Eje Volcánico Transverso. Las letras para identificar a las LG van de acuerdo con la tabla 5. Se muestra un árbol de distancia mínima superpuesto (líneas que conectan los cuadros entre sí), así como la rotación de la figura (a y b).

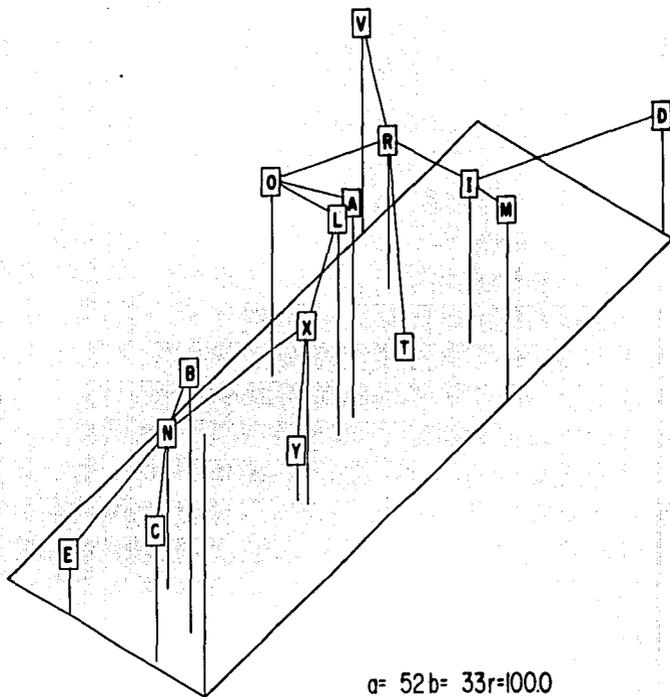


FIGURA 10.- Distribución de las medias muestrales, en los tres primeros componentes principales, de 137 machos subadultos de *Thomomys umbrinus* provenientes de 15 localidades grupo (LG) en el Eje Volcánico Transverso. Las letras para identificar a las LG van de acuerdo con la tabla 5. Se muestra un árbol de distancia mínima superpuesto (líneas que conectan los cuadros entre sí), así como la rotación de la figura (a y b).

en otro grupo a las tuzas del Cerro de San Andrés, de Amanalco de Becerra (B) y a *Thomomys umbrinus umbrinus* (S). Las entidades más separadas del resto son *Thomomys umbrinus pullus*, Oyameles y *Thomomys umbrinus peregrinus*.

En las hembras viejas (Fig. 7), las *Thomomys umbrinus tolucaae* (O) forman el eje central de donde parten las *Thomomys umbrinus orizabae* (R), *Thomomys umbrinus peregrinus* (E), *Thomomys umbrinus vulcanius* (V), las tuzas de la Sierra de San Andrés (N) y las de la Sierra de Tlaxco (X). Estas últimas continúan la conexión por un lado con *Thomomys umbrinus albigularis* (A), y por otro, con las tuzas de La Soledad (D) y a través de ellas con las tuzas de La Malinche (I) y con *Thomomys umbrinus martinensis* (M).

En los machos subadultos (Fig. 8) se observan dos grupos principales que parten de las tuzas de la Sierra de las Cruces (C), las cuales se conectan con las tuzas de Amanalco de Becerra (B), *Thomomys umbrinus albigularis* (A), las tuzas de Oyameles (Y) y de la Sierra de San Andrés (N) y con *Thomomys umbrinus tolucaae*, (O). Esta última forma el otro grupo con las tuzas de Lengua de Vaca (L), por un lado, y con *Thomomys umbrinus orizabae* (R) y a través de estas con *Thomomys umbrinus pullus* (P), por otro. Otro subgrupo que se forma, parte de las tuzas de la Sierra de las Cruces e incluye a *Thomomys umbrinus albigularis* que se conecta con las tuzas de La Soledad (D) y con las de la Sierra de Tlaxco (X), las cuales se ligan con *Thomomys umbrinus martinensis* (M). Uno más es el de las tuzas de Amanalco de Becerra que se unen con *Thomomys umbrinus peregrinus* (E) y ésta con *Thomomys umbrinus vulcanius* (V), *Thomomys umbrinus vulcanius*, las tuzas de San Andrés con las de La Malinche y el grupo *Thomomys umbrinus tolucaae*-Lengua de Vaca-*Thomomys umbrinus orizabae*-*Thomomys umbrinus pullus*, forman las entidades extremas.

En los machos adultos (Fig. 9) se distinguen tres grupos principales. *Thomomys umbrinus* sp. de la Sierra de Tlaxco (X) está relacionada *Thomomys umbrinus albigularis* (A), *Thomomys umbrinus peregrinus* (E), *Thomomys umbrinus tolucaae* (O), *Thomomys umbrinus* sp. de la Sierra de San Andrés (N) y con *Thomomys umbrinus* sp. de Amanalco de Becerra (B). Estas últimas muestran cercanía con *Thomomys umbrinus orizabae* (R) y con las *Thomomys umbrinus* sp. de Totoltepec (T). *Thomomys umbrinus orizabae* también se relaciona con las *Thomomys umbrinus* sp. del Cerro de las Cruces (C) y a través de estas con *Thomomys umbrinus umbrinus* (S). Por otra parte, las tuzas de Amanalco de Becerra se relacionan con las de La Soledad (D) y con las del Volcán La Malinche (I). Otros enlaces los forman *Thomomys umbrinus peregrinus* con un ejemplar de Oyameles (Y) y las tuzas de San Andrés con las de Lengua de Vaca (L), las cuales, a su vez, se ligan con *Thomomys umbrinus martinensis* (M) y ésta con *Thomomys umbrinus pullus* (P). Aquí las entidades extremas son las tuzas de La Malinche, *Thomomys umbrinus pullus* y el ejemplar de Oyameles.

En los machos viejos (Fig. 10), hay cinco grupos interrelacionados. En un extremo están las tuzas de la Sierra de San Andrés (N) que interconectan a las de Amanalco de Becerra (B), las de la Sierra de las Cruces (C) y a *Thomomys umbrinus peregrinus* (E), además de ligarse con las tuzas de Tlaxco (X), las cuales se unen con las de Oyameles (Y), por un lado, y por otro con el grupo de *Thomomys umbrinus tolucae* (O) a través de las tuzas de Lengua de Vaca (L). *Thomomys umbrinus tolucae* se conecta con *Thomomys umbrinus albigularis* (A) y con *Thomomys umbrinus orizabae* (R), la cual es el centro de otro grupo conformado por *Thomomys umbrinus vulcanius* (V), las tuzas de Totoltepec (T), las tuzas de La Malinche (I) y a través de éstas últimas con *Thomomys umbrinus martinensis* y con las tuzas de La Soledad (D).

TABLA 6- Importancia relativa (%CP) y coeficientes de los tres primeros componentes principales para 24 variables craneales (VAR) de acuerdo con dos ACP desarrollados sobre 17 poblaciones de *Thomomys umbrinus* a lo largo del Eje Volcánico Transverso. Se muestran los resultados de un ACP sobre los individuos (A. INDIVIDUOS) y de otro ACP sobre las medias poblacionales (B. MEDIAS) en ambos sexos (H = hembras; M = machos) y en tres edades (2-4). Se indican los porcentajes de variación explicados por los tres componentes juntos para cada edad y sexo (%Total). Las primeras cinco variables con mayor importancia en cada componente principal, se remarcan con negritas.

A. INDIVIDUOS									
HEMBRAS									
%Total	H2 = 65.7%			H3 = 56.6%			H4 = 66.8%		
VAR	I	II	III	I	II	III	I	II	III
LTC	0.47	-0.45	0.15	0.55	-0.44	0.17	0.45	-0.36	-0.06
LNA	0.18	-0.29	-0.27	0.23	-0.35	-0.28	0.21	-0.09	0.02
LMX	0.16	-0.22	-0.24	0.20	-0.22	-0.15	0.20	-0.24	0.10
LFO	0.12	-0.48	0.44	0.16	-0.17	0.43	0.16	-0.48	0.54
LAC	0.21	-0.02	-0.11	0.19	0.15	0.15	0.25	0.17	0.16
LBC	0.25	-0.12	0.02	0.28	0.11	0.20	0.26	0.14	-0.15
ARO	0.09	-0.06	0.05	0.13	0.02	-0.01	0.11	-0.07	-0.02
AIO	0.04	0.00	0.08	0.03	0.10	0.10	0.05	-0.13	0.18
ACA	0.33	0.33	0.21	0.25	0.10	-0.14	0.22	0.10	0.14
ABP	0.06	0.06	0.14	0.08	0.11	0.22	0.15	-0.11	0.29
LDI	0.23	-0.03	-0.15	0.21	-0.20	-0.11	0.24	-0.09	0.05
LHM	0.08	-0.00	-0.02	0.09	0.10	0.01	0.10	-0.03	0.03

TABLA 6.- Continúa...

A. INDIVIDUOS									
HEMRAS									
%Total	H2 = 65.7%			H3 = 68.8%			H4 = 68.8%		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
VAR	0.07	0.04	-0.00	0.10	0.04	0.03	0.07	0.03	0.04
LFO	0.09	0.13	0.16	0.03	0.06	-0.07	0.06	-0.10	0.01
AAS	0.22	0.38	0.41	0.14	0.31	0.55	0.23	-0.13	0.33
HRO	0.08	-0.02	0.03	0.11	0.07	0.00	0.12	0.07	0.07
HBR	0.19	-0.01	-0.08	0.21	0.03	-0.06	0.21	-0.02	-0.09
HMC	0.14	0.09	0.12	0.12	0.03	-0.09	0.14	0.10	0.05
HBI	0.09	0.13	0.15	0.07	0.08	0.11	0.08	0.19	0.07
LMD	0.32	0.13	-0.00	0.27	0.21	-0.09	0.33	0.17	0.22
LPC	0.35	0.21	-0.55	0.31	0.35	-0.36	0.24	0.42	-0.54
HDI	0.05	-0.00	-0.04	0.08	0.08	-0.03	0.10	0.01	0.10
HAM	0.12	0.08	-0.07	0.11	0.16	-0.09	0.18	0.12	0.12
HPM	0.20	0.20	-0.10	0.16	0.41	-0.21	0.21	0.39	0.07
%CP	51.6	8.4	5.7	42.7	9.1	7.0	50.0	11.0	7.8
MACHOS									
%Total	M2 = 72.3%			M3 = 58.0%			M4 = 70.3%		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
VAR	0.41	-0.28	0.36	0.43	0.29	-0.28	0.51	-0.41	-0.12
LTC	0.20	-0.47	-0.13	0.24	0.06	0.14	0.20	-0.01	-0.38
LNA	0.17	-0.33	-0.22	0.23	0.06	0.14	0.24	-0.04	-0.10
LMX	0.07	-0.03	0.44	0.10	0.42	-0.60	0.21	-0.46	0.34
LFO	0.20	-0.24	0.04	0.24	0.10	-0.02	0.20	0.10	0.36
LAC	0.22	-0.12	0.27	0.23	0.13	-0.10	0.27	-0.09	0.24
LBC	0.07	-0.05	-0.01	0.13	-0.09	-0.07	0.14	-0.43	-0.12
ARO	0.02	0.09	0.14	0.02	0.02	-0.11	0.03	-0.06	0.05
ACA	0.33	0.20	-0.02	0.25	0.01	0.31	0.27	0.18	-0.45
ABP	0.05	0.10	0.20	0.07	0.25	0.11	0.09	-0.11	0.03
LDI	0.26	-0.15	-0.08	0.21	0.21	0.22	0.19	-0.09	-0.06
LHM	0.06	-0.06	0.09	0.09	-0.12	-0.14	0.11	0.01	0.04
LPO	0.07	0.11	0.07	0.06	0.06	-0.00	0.10	0.03	0.14
ATM	0.05	0.24	0.19	0.04	-0.02	-0.03	0.04	-0.04	-0.09
AAB	0.19	0.39	0.23	0.17	0.08	0.36	0.17	0.02	-0.26
HRO	0.08	-0.01	0.10	0.10	0.01	-0.08	0.11	-0.02	0.15
HBR	0.19	-0.11	-0.01	0.19	0.05	0.11	0.19	0.02	0.04
HMC	0.16	0.10	0.09	0.16	0.00	0.07	0.12	0.07	0.07
HBI	0.11	0.16	0.24	0.11	0.17	0.30	0.04	-0.03	0.28
LMD	0.36	0.13	-0.13	0.35	-0.14	0.03	0.30	0.19	0.11
LPC	0.39	0.35	-0.49	0.36	-0.50	-0.23	0.28	0.50	0.09
HDI	0.08	-0.02	-0.02	0.06	0.07	0.07	0.08	0.02	0.04
HAM	0.11	0.08	-0.05	0.16	-0.45	-0.07	0.13	0.13	0.10
HPM	0.21	0.11	-0.13	0.19	-0.16	0.17	0.16	0.46	0.18
%CP	59.1	7.2	6.1	40.0	9.5	8.5	56.7	8.7	4.9

TABLA 6.- Continúa...

B. MEDIAS									
HEMBRAS									
%Total	H2 = 82.3 %			H3 = 89.6 %			H4 = 78.0 %		
VAR	I	II	III	I	II	III	I	II	III
LTC	0.37	0.16	-0.53	0.66	0.02	-0.13	0.43	-0.26	0.40
LNA	0.05	0.10	-0.02	0.31	-0.40	-0.12	0.22	-0.48	-0.03
LMX	0.03	-0.00	0.13	0.28	-0.30	-0.41	0.32	-0.46	-0.05
LFO	-0.00	0.23	-0.43	0.24	0.15	-0.07	0.09	0.07	0.66
LAC	0.11	0.16	0.26	0.19	0.14	0.14	0.21	0.37	-0.03
LBC	0.18	0.18	-0.13	0.42	0.11	0.12	0.24	0.30	-0.03
ARO	0.08	0.06	-0.06	0.16	-0.05	-0.05	0.14	0.22	0.12
AIO	0.08	0.05	-0.01	0.03	0.11	-0.07	0.08	0.08	-0.02
ACA	0.33	0.34	0.24	0.12	-0.10	0.15	-0.03	-0.01	-0.12
ABP	0.03	0.12	0.19	0.08	0.12	-0.09	-0.07	-0.03	0.13
LDI	0.19	0.07	-0.22	0.13	-0.03	0.09	0.29	-0.04	-0.10
LHM	0.13	0.06	-0.16	0.11	0.12	-0.03	0.04	-0.07	0.07
LPO	0.09	-0.01	0.10	0.12	0.16	0.04	0.11	0.08	0.01
ATM	0.07	0.20	0.06	0.03	0.05	-0.01	0.03	0.00	0.07
AAB	0.24	0.22	0.22	-0.04	0.62	-0.62	0.18	0.03	0.08
HRO	0.05	0.08	0.11	0.07	0.01	-0.07	0.08	0.15	0.09
HBR	0.17	0.07	-0.20	0.18	0.18	0.19	0.16	-0.03	0.12
HMC	0.14	0.14	-0.03	0.08	0.16	0.22	0.03	-0.03	-0.24
HBI	0.09	-0.02	0.08	-0.02	0.17	0.16	0.17	-0.23	0.04
LMD	0.27	0.23	0.18	0.09	0.34	0.26	0.27	-0.24	-0.28
LPC	0.68	-0.72	-0.01	0.23	0.09	0.24	0.31	0.02	-0.16
HDI	0.04	0.02	0.07	0.14	-0.06	-0.02	0.12	0.16	0.07
HAM	0.13	0.08	0.13	0.07	0.07	0.01	0.20	0.17	-0.03
HPM	0.27	-0.07	0.27	0.03	0.07	0.28	0.28	-0.01	-0.37
%CP	40.1	33.9	8.3	36.9	18.0	14.6	40.3	19.3	15.4

MACHOS									
%Total	M2 = 74.2%			M3 = 89.4%			M4 = 85.7%		
VAR	I	II	III	I	II	III	I	II	III
LTC	0.19	0.45	0.33	-0.03	0.67	-0.11	0.43	-0.33	0.15
LNA	-0.12	-0.07	0.57	0.02	0.30	-0.24	0.22	-0.18	-0.15
LMX	-0.07	-0.19	0.50	0.01	0.25	-0.37	0.22	-0.15	-0.01
LFO	-0.04	0.44	-0.22	0.00	0.26	-0.01	0.17	-0.20	0.53
LAC	-0.15	0.05	0.03	0.21	0.16	0.26	0.02	-0.05	
LBC	0.20	0.17	-0.15	-0.00	0.42	0.12	0.22	-0.12	0.08
ARO	-0.03	0.06	0.16	-0.02	0.14	-0.09	0.12	-0.07	-0.20
AIO	0.02	0.13	0.03	0.00	0.03	-0.03	0.01	0.04	0.07
ACA	0.38	-0.15	-0.14	-0.03	0.13	0.02	0.20	-0.08	-0.61
ABP	0.06	0.21	0.16	0.01	0.10	-0.08	0.07	-0.02	0.02
LDI	0.22	-0.08	0.18	0.01	0.14	0.03	0.17	-0.08	-0.30
LHM	0.07	0.23	0.04	-0.00	0.11	0.04	0.14	-0.04	0.18
LPO	-0.04	0.12	0.24	-0.01	0.11	0.08	0.13	-0.02	0.04

TABLA 6.- Continúa...

%Total/ VAR	MACHOS								
	M2 = 74.2%			M3 = 89.4%			M4 = 85.7%		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
ATM	0.12	0.33	0.02	-0.02	0.02	0.00	0.01	0.00	0.41
AAB	0.36	0.29	0.05	-0.01	0.07	0.08	0.16	-0.06	-0.07
HRO	0.05	0.11	0.12	-0.00	0.08	-0.03	0.08	-0.04	0.06
HBR	0.15	-0.13	0.05	-0.00	0.18	0.17	0.19	0.04	-0.12
HMC	0.20	0.03	-0.06	0.01	0.09	0.21	0.13	0.03	-0.04
HBI	0.16	0.05	0.09	-0.01	-0.02	0.15	0.07	-0.01	0.16
LMD	0.42	-0.21	-0.06	-0.12	0.07	0.74	0.36	-0.02	-0.02
LPC	0.42	-0.15	0.06	-0.03	0.25	0.24	0.36	0.19	0.05
HDI	0.05	-0.03	0.06	0.23	0.12	-0.07	0.08	-0.00	0.08
HAM	0.11	0.03	0.13	0.52	0.03	-0.05	0.15	0.36	0.09
HPM	0.24	-0.22	0.07	0.81	-0.03	0.09	0.27	0.76	-0.03
%CP	45.1	18.0	11.1	74.1	9.4	5.9	69.7	11.1	4.9

Por otra parte, aunque los patrones de distribución de las LG en el multiespacio son semejantes entre ACP realizados sobre las medias muestrales de las LG (Figs. 5-10) y los ACP realizados sobre los individuos de las mismas (Fig. 4), existen diferencias (Tabla 6) en las variables que tienen mayor importancia en cada uno de los tres primeros componentes principales (CP).

Además, mientras que en los segundos análisis, el primer CP constituye un componente relacionado con la talla de los organismos (todos los signos son iguales, Pimentel, 1979), en el análisis sobre las medias poblacionales, con la excepción de los machos viejos que presentan el patrón señalado, el primer CP está relacionado con la forma en varios de los grupos de edad, especialmente en los machos subadultos y adultos (los signos varían entre los caracteres estudiados, Pimentel, 1979).

En relación a eso último, la mayoría de las variables presentaron signo positivo, lo cual indica aumento en las dimensiones de esas variables entre las poblaciones estudiadas. Por otra parte, las variables que presentaron signo negativo (v. gr., disminución en la magnitud de esas variables entre las poblaciones, Pimentel, 1979) fueron la longitud del frontal (LFO) en las hembras subadultas; anchura a través de las bulas (AAB) y altura de la bula al parietal (HBI) en las hembras adultas; anchuras anterior del cigomático (ACA) y de la bóveda entre los parietales (ABP) en las hembras viejas; longitudes nasal (LNA), maxilar (LMX), frontal (LFO), anchura del rostro (ARO) y longitud de la fosa pterigoidea al occipital (LPO) en los machos subadultos; longitudes total del cráneo (LTC) y de la bóveda (LBC), anchuras del rostro (ARO) y del cigomático (ACA), longitud de la

fosa pterigoidea al occipital (LPO), anchuras a través de los molares superiores (ATM) y a través de las bulas (AAB), alturas del rostro (HRO) y desde su base (HBR), longitudes mayor del dentario (LMD) y al proceso coronoides (LPC) en los machos adultos.

En el análisis sobre los individuos, las medidas más importantes, según su incidencia, incluyen a las longitudes al proceso coronoides (LPC), total craneal (LTC) y del frontal (LFO), anchura del cigomático (ACA), longitud mayor del dentario (LMD), anchura a través de las bulas (AAB), longitudes maxilar (LMX) y de la bóveda (LBC), anchura de la bóveda (ABP), altura posterior de la mandíbula (HPM), longitud del cigomático (LAC), altura desde la bula al parietal (HBI), anchura del rostro (ARO) y longitud de la diastema (LDI). Asimismo, en el análisis sobre las medias, las medidas más importantes son longitudes craneal total (LTC) y frontal (LFO), altura posterior de la mandíbula (HPM), longitudes maxilar (LMX), mayor del dentario (LMD) y al proceso coronoides (LPC), anchura anterior del cigomático (ACA), longitud nasal (LNA), anchura a través de las bulas (AAB) y de los molares superiores (ATM), longitud de la bóveda (LBC), alturas mayor del cráneo (HMC), del dentario desde el alveolo del incisivo (HDI) y anterior de la mandíbula (HAM), longitudes de la hilera molar superior (LHM), de la diastema (LDI) y de la fosa pterigoidea al occipital (LPO) y anchura del rostro (ARO).

Cabe señalar que todas las variables del primer análisis, quedan incluidas en las que sobresalen en el segundo análisis con la excepción de la anchura de la bóveda (ABP), la longitud del arco cigomático (LAC) y la altura desde la bula al parietal (HBI). En el sentido del tamaño, éstas variables (en especial las longitudes total del cráneo, LTC; del frontal, LFO; al proceso coronoides, LPC, y mayor del dentario, LMD) permiten distinguir a los individuos de *Thomomys umbrinus pullus* del resto por sus menores dimensiones. En el caso de la forma, se destacan la expansión de los arcos cigomáticos (ACA), así como la apariencia más sinuosa del cráneo en general que son mucho más evidentes en las tuzas de mayor tamaño que en *Thomomys umbrinus pullus*.

Análisis de Agrupamiento

En el análisis que se hizo para las 12 LG (*Thomomys umbrinus albicularis*, A; Amanalco de Becerra, B; Sierra de las Cruces, C; *Thomomys umbrinus peregrinus*, E; Volcán La Malinche, I; Lengua de Vaca, L; *Thomomys umbrinus martinensis*, M; *Thomomys umbrinus tolucae*, O; *Thomomys umbrinus pullus*, P; *Thomomys umbrinus orizabae*, R; Sierra de Tlaxco, X y Oyameles, Y), con ejemplares subadultos y adultos de cada sexo se observa, como en los otros análisis descritos, diferente arreglo en los subgrupos de localidades que se forman de acuerdo con el sexo y el grupo de edad, los cuales no se relacionan en todos

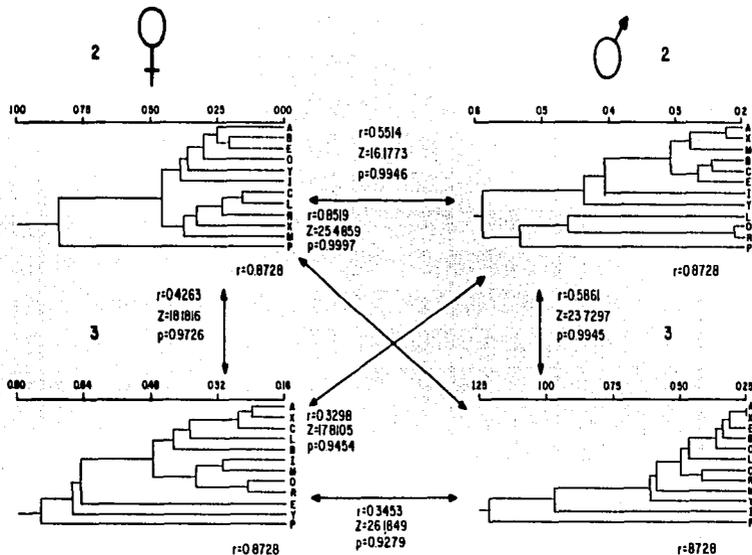


FIGURA 11.- Similitud fenética entre 12 localidades de *Thomomys umbrinus* en el Eje Volcánico Transverso. Se muestran los fenogramas correspondientes a ejemplares femeninos y masculinos en dos categorías de edad (2 = subadultos; 3 = adultos). Las flechas indican las pruebas de Mantel entre los fenogramas con los valores de significancia (p), de la prueba (Z) y de la correlación (r). También se muestran los coeficientes cofenéticos (r) para cada fenograma. Las letras para identificar a las poblaciones examinadas van de acuerdo con la tabla 5.

los casos con la cercanía geográfica de las muestras (Fig. 11). En estos resultados, el fenograma con el mayor coeficiente fenético es el de los machos subadultos (2, $r = 0.9150$), seguido por los de las hembras de esa edad (2, $r = 0.8728$), las hembras adultas (3, $r = 0.8345$) y los machos (3, $r = 0.8062$) adultos.

En este caso es posible comparar el fenograma que resulta de las hembras subadultas con el de los machos adultos ($r = 0.8519$, Fig. 11). Fuera de estos dos fenogramas, las pruebas de Mantel muestran que no es posible comparar los fenogramas resultantes en los otros casos, ya que $r < 0.8$ (Rohlf y Fisher, 1968). A pesar de esto, se pueden reconocer ciertos agrupamientos comunes como es el caso de *Thomomys umbrinus albigularis* (A) y las tuzas de Tlaxco (X) en las hembras adultas y los dos grupos de machos, así como de *Thomomys umbrinus toluca* (O) con *Thomomys umbrinus orizabae* (R) en las hembras adultas y los machos subadultos. En todos los fenogramas, *Thomomys umbrinus pullus* (P) se separa, ya sea del resto (todas las hembras y los machos adultos) o del subgrupo al que se anexa (machos subadultos).

Por cuanto al patrón (Fig. 11), en las hembras subadultas se forman tres grupos principales. Por un lado, como se mencionó, está *Thomomys umbrinus pullus* separada del resto y luego están dos grupos más. En uno de ellos, *Thomomys umbrinus albigularis* (A) se agrega con el conjunto formado por las tuzas de Amanalco de Becerra (B) y *Thomomys umbrinus peregrinus* (E), mientras que a éstos se les unen *Thomomys umbrinus toluca* (O), las tuzas de Oyameles (Y) y las tuzas de La Malinche (I). En otro grupo se encuentran las tuzas de la Sierra de las Cruces (C) y las de Lengua de Vaca (L) a las que se les agregan *Thomomys umbrinus orizabae*, las tuzas de Tlaxco (X) y *Thomomys umbrinus martinensis* (M). Fuera de las LG que no se examinaron en este análisis y que aparecen en el PCA (LG N, D, V y T), los grupos coinciden en ambos análisis (Fig. 5).

En las hembras adultas (Fig. 11), se forma un mayor número de grupos. Por un lado están *Thomomys umbrinus pullus* (P), las tuzas de Oyameles (O) y *Thomomys umbrinus peregrinus* (E) que se separan independientemente del resto. Luego están dos subgrupos dentro de uno que incluye a todas las demás LG. En el primero de ellos, se unen las tuzas de La Malinche (I) con *Thomomys umbrinus martinensis* y *Thomomys umbrinus toluca* (O) con *Thomomys umbrinus orizabae* (R). En el otro grupo, *Thomomys umbrinus albigularis* (A) se une con las tuzas de Tlaxco (X) y con las de la Sierra de las Cruces (C) y a este conjunto se agregan las tuzas de Lengua de Vaca (L) y las de Amanalco de Becerra (B). En este caso, existen diferencias entre las LG que se agrupan aquí y las que se agrupan en el ACP-MST (Fig. 6).

En los machos subadultos (Fig. 11) se distinguen dos grupos principales. En el primero están las tuzas de Lengua de Vaca (L) con el conjunto *Thomomys*

umbrinus tolucae (O)-*Thomomys umbrinus orizabae* (R) a las que se agrega *Thomomys umbrinus pullus* (P). En el segundo se distinguen, a su vez, otros varios subgrupos. Uno de ellos está integrado por *Thomomys umbrinus albigularis* (A)-tuzas de Tlaxco (X) y *Thomomys umbrinus martinensis* (M), otro por el conjunto tuzas de Amanalco de Becerra (B)-tuzas de la Sierra de las Cruces (C) y *Thomomys umbrinus peregrinus* (E). A estos dos subgrupos se agregan independientemente las tuzas de La Malinche (I) y de Oyameles (Y). Aquí también existen diferencias entre estos resultados y los obtenidos con el ACP-MST (Fig. 8).

En los machos adultos (Fig. 10), *Thomomys umbrinus pullus* (P) se separa del resto y luego las tuzas de La Malinche (I) también lo hacen. A estas dos entidades, les sigue un grupo formado por varios subgrupos. Por un lado está *Thomomys umbrinus albigularis* (A)-tuzas de Tlaxco (X) con *Thomomys umbrinus peregrinus* (E), tuzas de Amanalco de Becerra (B) y *Thomomys umbrinus tolucae* (O) con las tuzas de lengua de Vacca (L). Por otro, está el conjunto tuzas de la Sierra de las cruces (C)-*Thomomys umbrinus orizabae* (R). Estos resultados tampoco coinciden en su totalidad con los del ACP-MST (Fig. 8).

Análisis Discriminativo de Clasificación

En la tabla 7 se muestra el número total de ejemplares, así como sus porcentajes, que fueron clasificados correctamente de acuerdo con su designación taxonómica o con la LG de procedencia. El porcentaje de clasificación correcta fue de 74.2% en los machos (n = 273 de 368) y de 71.1 % en las hembras (n = 416 de 585). Todos los machos de las LG P, L, T, D, Y y S fueron completamente clasificados y las hembras en las LG P, Y y S. Sin embargo, con la excepción de la LG P en los machos, todas las entidades traslaparon con ejemplares mal clasificados. Los valores extremos de traslape en ambos sexos fueron entre la LG V (machos, 3.4%; hembras, 4.4%) y la LG T (machos, 90.9%; hembras, 66.7%).

Thomomys umbrinus pullus (LG P) sólo traslapó con las tuzas de Tlaxco (LG X) en las hembras y el grado de traslape entre las demás entidades está relacionado con el número de muestra: mientras mayor es, mayor traslape presenta (Tabla 7).

TABLA 7.- Traslape morfométrico entre 17 poblaciones de *Thomomys umbrinus* en el Eje Volcánico Transverso. Las localidades están arregladas de acuerdo con su ubicación geográfica y las letras corresponden a las indicadas en la tabla 5. El porcentaje (%) de la última columna muestra el grado de clasificación correcta para los ejemplares en cada muestra. En las dos últimas hileras de cada sexo, se señala el total de individuos que traslaparon en cada caso (nt) y la sumatoria Σ se refiere a el número total de individuos considerados como pertenecientes a cierta muestra por el análisis. La n indica el número de ejemplares examinados.

HEMBRAS																		
	P	N	B	L	O	T	C	E	V	M	D	A	X	Y	I	R	S	n
P	25																	28
N	10				1									1				12
B	83.3				8.3									8.3				20
L		14	2				1	5										20
O		83.8	9.1				4.5	22.7										20
T			19				2	1						1				18
C			73.3				13.3		6.7					6.7				18
E	2	3			39				1					2	1	1	4	65
V	3.6	5.4			70.9				1.8					3.6	1.8	1.8	7.3	1.8
M					1	1												2
D					50.0	60.0												2
A	1	1	1	1			19					1	1				2	27
X	3.7	3.7	3.7	3.7			70.4					3.7	3.7				7.4	27
Y	1							17		1								5
I	3.6		10.7	3.6				60.7		3.6								17.8
R				2					43									45
S				4.4					85.8									8
Σ		1							8									10
nt		12.5				1			75.0									12.5
%					10.0				1					1				10
P		1	3	1	1		6	3			6	2	25	1		3	1	47
N		2.1	6.4	2.1	2.1		12.9	6.4			4.3	53.0	2.1		6.4	2.1		47
B	3	5	10	1	1		10	4		3	8	11	119					185
L	1.6	4.3	5.4	0.5	0.5		5.4	2.2		1.8	4.3	5.9	63.3	0.5	0.5			2.7
O														3				3
T														100				3
C	1	1				1		1		3		1	7			38		63
E	1.9	1.9				1.9		1.9		5.7		1.9	13.2			71.3		63
V	3			1	2			1								2.3	81.1	44
M	6.8		2.3	4.5				2.3										4
D																		4
A																		100
X	2	2	3	2	4		3	3	4	1	1	4	13		4	4	1	68
Y	1	1	1		1		1	1			1	1	1				1	17
I																		
R																		
S																		
Σ	2	2	3	2	4		3	3	4	1	1	4	13		4	4	1	68
nt	1	1	1		1		1	1			1	1	1				1	17
%	10.	63.	64.	42.	20.	66.	60.	45.	4.	61.	62.	39.	9.	4.	11.	26.	54.	

TABLA 7.- Continúa...

MACHOS																			
	P	N	B	L	O	T	C	E	V	M	D	A	X	Y	I	R	S	n	
P	1 10																	1	
N		63.		9.	9.							9.	9.					1	
B			1 84.				7.	7.										1	
L				10															
O		3.		3.	2 85.	6.	3.	3.	3.				6.				6.	3	
T						10													
C		7.	7.					1 76.									7.	1	
E			10.	5.		10.			1 83.								5.	5.	1
V					3.	3.				2 87.									3
M											1 85.			3.		3.		1	
D												10			7.	7.			
A				3.	3.	3.	7.	3.				1 83.	7.	3.	14.			2	
X		3.	1.	1.	1.		0.			1.		4.	70.	2.	1.		1.	11	
Y														10					
I						7.		3.							1 86.	3.		2	
R				3.				11.								2		2	
S																	100.		
Σ	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1		2	9	1	2	2	100.	36	
nt						1						1	1					9	
%		63.	31.	63.	19.	90.	33.	36.	3.	14.		42.	10.	68.	32.	19.	85.		

Coloración.

En general, no se observó una relación determinada de la coloración con la designación taxonómica reconocida en los ejemplares de la UAMI. En cambio, a partir de un análisis cualitativo somero del suelo que se pudo extraer de las garras de algunos de los ejemplares, se notó que parece haber relación entre la coloración del pelaje y el tipo de suelo de donde provenían. En las áreas en donde el suelo es más arcilloso y amarillento, los ejemplares tienden a ser pardo ocre (Clay 26, Tawny 38, Cinnamon 39) o rojizo (Cinnamon Rufous 40), mientras que en los suelos con mayor cantidad de humus y oscuros, los ejemplares tienden a

ser pardo oscuro (Vandyke Brown 121, 221). En el caso de los que provienen de suelos oscuros con arena volcánica, los ejemplares son también pardo oscuro (Vandyke Brown 121) y pueden llegar a ser melánicos (Blackish Neutral Gray 82). Esta relación entre el color del suelo y el pelaje, debe ser analizada con mayor detalle. Finalmente, todos los tonos descritos son muy brillantes y el pelaje es lustroso y en ocasiones grasiento; aunque también se encontraron ejemplares con el pelaje en los tonos de pardo descritos, pero cenizo (opaco) tanto en el suelo arcilloso como en el de arena volcánica.

Thomomys umbrinus albigularis.- El holotipo y topotipos presentan una coloración ocre regular (Colors 26, 38, 39, 40) en todo el dorso en los ejemplares de más edad, pero en los más jóvenes, la coloración tiende a oscurecerse hacia la línea media (Color 121). Cinco de los seis ejemplares examinados presentaban la punta de la cola blanca. El dorso de las manos y pies es blanco. La coloración ventral es más clara que la dorsal y está mezclada con tonos grises (como "arena sucia"). La base del pelo es gris plomo (Medium Plumbeus 87) y la mitad distal presenta la coloración descrita o es blanca. La mancha blanca en la garganta y la piel interna de los abazones también es blanca. Pelaje sedoso y brillante.

Thomomys umbrinus martinensis.- El holotipo estuvo en alguna ocasión como *Thomomys umbrinus peregrinus*. El cráneo estaba rotulado con un marbete impreso como *Thomomys umbrinus sheldoni* y con otro marbete manuscrito, por E. W. Nelson, como *Thomomys umbrinus peregrinus*. La piel está muy maltratada y los colores están mezclados. En general, es como *Thomomys umbrinus albigularis*, con indicios de muda en distintos tonos de pardo: en la región del cóccix y en los costados es más clara (Cinnamon 39) y en la cabeza, espalda y región lumbar más oscura (Tawny 38), pero en la región costal presenta un pardo claro y grisáceo por la exposición de la base del pelo, gris plomo (Color 87). De la cintura hacia el extremo anterior y sobre la línea media, carece de pelo. La cola y la piel del vientre es como en *Thomomys umbrinus albigularis* y presenta una franja blanca en el cuello. La piel de los abazones es blanquecina. Podría pasar por un juvenil de esa subespecie que esta mudando o como uno de los más claros de *Thomomys umbrinus peregrinus*, *Thomomys umbrinus tolucae* o *Thomomys umbrinus umbrinus*, sólo que el color de los flancos es más brillante y evidente. El otro ejemplar (topotípico) todavía es un ejemplar más joven que también presenta evidencias de muda y desde la cabeza a la cintura, su coloración es oscura y grisácea. Hacia la mitad inferior tiene una mancha redonda de color pardo ocre (Color 39) en el anca izquierda, muy conspicua. En general se observa que la transición del pelaje es hacia el ocre rojizo (Color 38) y es más claro hacia los flancos. El pelaje ventral es como en *Thomomys umbrinus albigularis* y presenta la garganta, el interior de los abazones y dorsos de manos y pies blancos. Pelaje grasiento.

Thomomys umbrinus orizabae.- El holotipo es un ejemplar melánico con coloración negra mate (Color 82) y brillos pardo muy oscuros en la cabeza y línea media del cuerpo (Color 121). Presenta muda desde la rabadilla al nacimiento de la cola en donde exhibe el pelaje juvenil más lanoso. El color oscuro se aclara hacia los flancos en donde se torna negro cenizo (Color 82). En contraste, el dorso de las manos y los pies, hasta la mitad, así como las 2/5 partes de la cola son blancos. El vientre es como los flancos, negro cenizo (Color 82), pero pardo oscura (Color 121) en la zona de las mamas pectorales y en el nacimiento de los muslos. El perímetro de la boca, la piel de la papada y los abazones son blancos. En la serie de topotipos, también se presenta el melanismo, pero hay dos ejemplares entre los 14 que presentan evidencia de muda de la cabeza a la cintura y que son de color pardo ocre (Color 26, 39) como las *Thomomys umbrinus albigularis* o *Thomomys umbrinus tolucaae*. Todas las melánicas presentan la base del pelo más clara (Color 87) y más oscura en las puntas (Color 82). Todas con el color blanco contrastante en dorso de manos, pies y punta de la cola. Cinco ejemplares presentan una pequeña mancha blanca en la garganta y, con la excepción de una, todas presentan la piel interna de los abazones blanca. La piel ventral de los ejemplares claros es como en *Thomomys umbrinus albigularis* y en los melánicos es gris homogénea (Dark Neutral Gray 83), un poco más clara en las cinturas escapular y pévica (Medium Neutral Gray 85).

Thomomys umbrinus peregrinus.- El holotipo presenta una coloración pardo oscura (Color 121), más oscura en las mejillas, nariz, frente y dorso hasta la cintura, pero especialmente en la espalda. Una ligera mancha blanca arriba de la oreja derecha. El color se va aclarando hacia los costados, pómulos y abajo de la cintura. Punta de la cola, dorso de manos y pies blanca. Es de coloración más oscura que *Thomomys umbrinus albigularis* y tiene el vientre más grisáceo y blanquecino, aunque amarillento (Straw Yellow 56). En los topotipos, el pardo dorsal va del ocre (Color 38) al oscuro (Color 121) y semejante al de *Thomomys umbrinus albigularis*, pero más oscuras sobre la línea media y el vientre no es realmente diferente, además de que 11 de los 15 ejemplares examinados, presentaban la mancha blanca de la garganta. La punta de la cola tiende a ser blanca, igual que el dorso de manos y pies. La coloración de estas tuzas está entre las más oscuras (Color 38) de *Thomomys albigularis* y las más claras (Color 26, 39) de *Thomomys umbrinus orizabae*. Pelaje brillante.

Thomomys umbrinus pullus.- En el caso de los ejemplares de los Tanques, se encontraron patrones semejantes a los descritos arriba, pero entremezclados. Así, se observaron algunos ejemplares melánicos (Color 82) y otros pardo oscuro (Color 121) como se describió para cualquiera de las subespecies con ese tono. Pelaje brillante.

Thomomys umbrinus tolucae.- El holotipo y topotipos presentan una coloración general muy semejante a *Thomomys umbrinus peregrinus*, pero con un tono más opaco (cenizo). El pelaje es grasiento. El holotipo presenta una coloración más grisácea porque ha perdido mucho pelo y se ve la base gris en el abdomen (Color 84); de otra forma sería como en *Thomomys umbrinus albigularis*, con la que también se asemeja en el tono de los pómulos, exterior de antebrazos y, especialmente, en ambos costados del nacimiento de la cola. El blanco de las manos y pies llega a la mitad del dorso. Cinco de los nueve ejemplares examinados presentan una mancha blanca en la garganta. En algunas, la cola es blanca desde la mitad y en otras lo es desde el último tercio. Asimismo, la piel del dorso de manos y pies y de adentro de los abazones es blanca.

Thomomys umbrinus umbrinus.-El color del holotipo y de los topotipos es muy variable, ya que la mayoría en la serie son jóvenes. Los más oscuros se semejan a *Thomomys umbrinus tolucae* con un matiz cenizo opaco y los más claros a *Thomomys umbrinus albigularis*. En todos, la mitad distal de la cola es blanca y presentan la mancha blanca de la garganta. El dorso blanco de manos y pies es más evidente que en *Thomomys umbrinus albigularis*. La coloración ventral es como en *Thomomys umbrinus albigularis* o como en *Thomomys umbrinus peregrinus* o *Thomomys umbrinus tolucae*.

Thomomys umbrinus vulcanius.- El holotipo es pardo oscuro (Color 121) cenizo por el abundante entrepelo gris (Color 85) que le da una textura lanuda. El dorso es pardo oscuro (Color 121), aclarándose en los costados. La punta de la cola y el dorso de las manos y los pies son blancos. Coloración ventral como en *Thomomys umbrinus peregrinus*. El perímetro de la boca y la piel de la barbilla son de color blanco. Pelaje grasiento.

En las tuzas sin designación taxonómica examinadas en los diversos estados, también, como se mencionó arriba, se encontró esa diversidad de patrones de coloración. Otras *Thomomys umbrinus* sp. que presentan ejemplares melánicos (Color 82) son las de la Sierra de las Cruces y las de la Sierra de Tlaxco. Entre estas últimas también hay individuos con los tipos pardo ocre (Colores 26, 38, 39, 40) y pardo oscuro (Color 121), los cuales pueden ser brillantes o cenizos. Otras tuzas que presentan el pardo más oscuro (Color 121), tipo *Thomomys umbrinus orizabae*, son las de Tlaxco, Paso de Cortés (*Thomomys umbrinus vulcanius*), La Malinche, Totoltepec y las de las Sierras de San Andrés y de las Cruces. Entre las que tienen un tono cenizo de pardo, están las de La Malinche, Amanalco de Becerra y Sierra de San Andrés. Las que presentan una coloración pardo ocre (Colores 26, 38, 39 y 40) como las *Thomomys umbrinus albigularis*, son las tuzas de La Malinche, Oyameles y Tlaxco.

DISCUSION

Como al trabajar con subespecies, y en especial, usando morfometría, se tiene que examinar e interpretar muy cuidadosamente la existencia de flujo genético en términos de similitud fenética (Rogers, 1991a), los ejemplares correspondientes a cada subespecie deben ser razonablemente uniformes (Pimentel, 1979; Manly, 1986). Este supuesto no se cumple en las muestras analizadas por los distintos números de muestra que se lograron reunir en los tres años de trabajo de campo que duró esta investigación. En este sentido, cabe mencionar que en muchas ocasiones las salidas al campo resultaron improductivas porque los factores ambientales (p. ej., lluvias) interferían con el éxito de captura.

Aunque parte de la diversidad de resultados en los análisis multivariados puede deberse a los números de muestra discordantes y muy pequeños en algunas de ellas (Oyameles, Totoltepec, *Thomomys umbrinus umbrinus*), se decidió emplear todos los ejemplares para explorar la similitud fenética entre las poblaciones. Algunos autores también han incluido ejemplares solos o números de muestra muy reducidos ($n \leq 4$) para analizar patrones entre geómidos (Smith, et al., 1983; Hollander, 1990) y lo que han hecho, es transformar los datos a su expresión logarítmica (Neff y Marcus, 1980; Rohlf y Bookstein, 1990).

Sin embargo, en este trabajo se considera que esa estrategia permite homogeneizar las cantidades en casos en los que se han usado todos "los ejemplares adultos" y como aquí se los ha separado en seis grupos, de acuerdo con las clases de edad y los sexos, se divide la variabilidad y los resultados son menos extremos (R. D. Owen y R. O. González Robles, com. pers., agosto y septiembre de 1993, respectivamente).

Asimismo, el hecho de haber usado los seis grupos para los análisis, redundó en una mejor expresión de su variación geográfica como se puede ver por los altos coeficientes cogenéticos en el análisis de agrupamiento o en los "eigenvalores" de los ACP. En estos últimos, lo anterior también se pone de manifiesto al encontrar que el primer componente principal en el análisis sobre las medias poblacionales, es un factor de forma y no exclusivamente de talla como suele ser el caso, ya que los signos de los "eigenvalores" son diferentes y existen variables que tienen mucho mayor peso que otras (Pimentel, 1979; Neff y Marcus, 1980).

Cabe mencionar que los resultados de los análisis discriminantes de clasificación, en donde se usaron todos los ejemplares con los sexos por separado, confirman el patrón general encontrado en los demás análisis. A pesar de que el nivel de

discriminación fue bueno (> 70%), se puede observar que el número de muestra influyó en este caso de manera más decisiva, ya que todas las entidades con $n \leq 10$, con la excepción de Totoltepec, son mejor clasificadas. Sin embargo, también estas muestras, con la excepción de *Thomomys umbrinus pullus*, tienen mayor traslape con otras muestras de mayor número de muestra. Entre estas últimas también se observa que mientras mayor es el número de muestra, mayor es el traslape con las primeras y entre sí.

En el análisis de clasificación, el hecho de que los machos procedentes de distintas LG tengan menor traslape que las hembras, confirma que el cráneo femenino es también más uniforme en *Thomomys umbrinus* (Castro-Campillo, *et al.*, 1993) como en otras especies de éste (Grinnell, 1931; Davis, 1937; Patton y Smith, 1990; Rogers, 1991a) y otros géneros de tuzas (Davis, 1940; Honeycutt y Schmidly, 1979; Wilkins, 1985; Hollander, 1990). Esto, como se mencionó en el capítulo anterior, puede estar relacionado con el papel sexual diferente entre los sexos (Eisenberg, 1981; Castro-Campillo, *et al.*, 1993), pero hace falta llevar a cabo estudios *in situ*, tanto etológicos como ecológicos, que lo confirmen.

Por otra parte, en conjunto lo que señalan los resultados del análisis de la variación geográfica es que entre las edades como entre los sexos, con la excepción de *Thomomys umbrinus pullus*, no existe un patrón reconocible de variación que esté ligado con la distribución geográfica de las tuzas estudiadas; de hecho, diferentes LG son agrupadas independientemente de la distancia geográfica entre ellas según el sexo y la edad comprendidos en la muestra. La única entidad que se segrega consistentemente en todos los análisis, cuando esta presente, es *Thomomys umbrinus pullus*.

Esta ausencia de patrón común entre los resultados y la diversidad de formas en que se agregan las LG en los espacios multivariados, sugiere, no obstante, que a lo largo de los distintos grupos ontológicos y sexuales, existen diferentes factores que permiten agrupar a los individuos unos con otros. Es por esto que los resultados de los análisis pueden interpretarse en favor de una homogeneidad estructural referible a la forma y a la talla, siendo esta última la característica más importante que sirve para distinguir a *Thomomys umbrinus pullus* del resto.

Rogers (1991a) encontró también homogeneidad morfométrica en *Thomomys townsendii* en donde examinó nueve subespecies en cuatro estados de Estados Unidos. Como el factor talla era muy importante en su análisis, ella decidió tomar con reservas sus resultados, ya que Patton y colaboradores han demostrado que en *Thomomys bottae*, especie hermana tanto de *Thomomys townsendii* como de *Thomomys umbrinus*, la talla es un factor eco-dependiente (Daly y Patton, 1986; Kennedy y Lindsay, 1984; Patton y Brylski, 1987; Patton y Smith, 1989, 1990;

Smith *et al.*, 1983). Después de examinar la variación génica de *Thomomys townsendii*, Rogers (1991b) concluye que son dos y no nueve subespecies.

Por su parte, Patton y Smith (1990) al examinar 43 subespecies de *Thomomys bottae* en California, también encuentran que el tamaño del cráneo es un elemento que responde de manera muy plástica y que presenta, por ende, una gran variación. Ellos interpretan esto como el resultado de que el tamaño está más relacionado con efectos no genéticos como la nutrición y otros factores ambientales. La forma, en cambio, expresa diferencias en las alometrías de los caracteres y, de acuerdo con ellos (Patton y Smith, 1990), es más útil para definir unidades geográficas regionales, aún cuando ciertas morfologías específicas sean recurrentes a lo largo del rango de la especie. Estos autores han encontrado una relación inversa entre la magnitud de flujo genético que pueden inferir de sus estudios bioquímicos con relación a la distancia geográfica (Smith *et al.*, 1983). Con base en sus hallazgos y con una modificación conceptual de las definiciones de Grinnell (1935) para el reconocimiento de las subespecies, ellos reconocen 15 de estas entidades infraespecíficas entre las poblaciones de *Thomomys bottae* en California.

En el caso de *Thomomys umbrinus*, en el presente estudio, el traslape extensivo en los análisis de componentes principales y discriminativos, así como los resultados del ANOVA y de los análisis de agrupamiento, con la excepción de *Thomomys umbrinus pullus*, ponen de manifiesto que entre las poblaciones del Eje Volcánico Transverso, la forma del cráneo de *Thomomys umbrinus* no parece responder a una distribución geográfica determinada.

En ese sentido, también Davis (1938) advirtió que el cráneo de las tuzas de las especies *Thomomys bottae* y *Thomomys quadratus* es de mayor magnitud en las poblaciones ubicadas en zonas de menor altitud y mayor profundidad en el suelo, mientras que las que se encuentran en altitudes mayores en donde el suelo es menos profundo, tienen el cráneo más pequeño. Pero, además de la talla, este autor menciona la misma relación con respecto de la presencia y notoriedad de las crestas (sagitales, lambdaoidales y temporales) y considera que es una mala interpretación el designar un trinomio a esa variación. Davis (1938) concluye que la variación de las especies examinadas, junto con el reconocimiento de la topografía y de la historia geológica permiten determinar la validez de una entidad subespecífica. Choate y Williams (1978) alcanzan una conclusión similar en la interpretación de la variación en *Microtus ochrogaster*.

En *Thomomys umbrinus pullus*, las conclusiones de Davis (1938) cobran sentido, ya que el cráneo, es en general más liso y pequeño en esta subespecie, lo cual puede estar relacionado, especialmente, con la profundidad del suelo en la zona donde habita, así como por una topografía menos intrincada

que en el resto de las localidades estudiadas (Pasquaré *et al.*, 1987a y b). En menor grado, las diferencias que se encuentran en *Thomomys umbrinus pullus* se pueden considerar relacionadas con la historia geológica de su área de distribución, de acuerdo con lo que han propuesto varios geólogos (Demant, 1978, 1982; Nixon *et al.*, 1987; Pasquaré *et al.*, 1987b).

Otra conclusión que puede ser obtenida en torno a la homogeneidad de la morfología craneal en *Thomomys umbrinus* del Eje Volcánico Transverso, es que varias de las subespecies y poblaciones sin asignación taxonómica que se encuentran al E de Pátzcuaro, presentan formas recurrentes a pesar de estar separadas entre sí por más de 100 km (como es el caso de las tuzas de Amanalco de Becerra y de La Malinche). Esto ha sido interpretado por varios autores como las restricciones a un nicho fosorial (Honeycutt y Schmidly, 1979; Lessa y Patton, 1989) y tiene menor peso que los patrones alométricos para definir entidades infraespecíficas (Patton y Smith, 1990), por lo que no se usa como criterio para hacer designaciones taxonómicas.

Con respecto a la coloración, el análisis que se hizo, permite concluir que existe un amplio solapamiento entre los distintos tipos de color con respecto a las entidades con designación taxonómica y a las que carecen de ella. Además, el examen de los holotipos y topotipos, pone en claro que las discrepancias en la coloración, más que caracteres diagnóstico, se trata de condiciones relacionadas con la edad del ejemplar, la presencia de muda y un número pequeño de ejemplares revisados. De hecho, sobre esto último, es notable como al aumentar el número de individuos en una muestra, se encuentra la diversidad de tipos de coloración (tuzas de Tlaxco, *Thomomys umbrinus albigularis*, *Thomomys umbrinus pullus*) que aparentemente no estaban presentes en las descripciones originales o en las revisiones del grupo (Bailey, 1915; Nelson y Goldman, 1934; Hall y Villa, 1948). Es decir, que más que distintos tipos de coloración relacionados con cierta entidad taxonómica, en *Thomomys umbrinus* como en otras especies de tuzas, se observa que varias entidades taxonómicas comparten distintos tipos de coloración y esto, más que un carácter diagnóstico, tiene relación con la coloración y contenido del suelo (Davis, 1937, 1940; Rogers, 1991a; Patton y Smith, 1990).

En breve, en el sentido en que Grinnell (1935) y Mayr (1969) definen esta categoría, todos los resultados apuntan hacia la distinción de dos subespecies de *Thomomys umbrinus* en el límite sureño de su distribución. Una de estas entidades comprende las poblaciones de los alrededores de Pátzcuaro en Michoacán y es referible a *Thomomys umbrinus pullus*, mientras que la otra corresponde a todas las demás poblaciones hacia el E y que van desde la Sierra de las Cruces, Michoacán, hasta el volcán Pico de Orizaba, Veracruz. Dentro de ésta segunda subespecie se encuentran todas las subespecies reconocidas como

las poblaciones sin designación formal y, por prioridad en tiempo, deberían ser referidas al trinomio *Thomomys umbrinus umbrinus*. Sin embargo, es necesario revisar la situación de este nombre, ya que la designación de los ejemplares de Boca de Monte no es muy clara (Bailey, 1906) y el holotipo asignado a ella se perdió (D. Wilson, com. pers., noviembre, 1990).

El reconocimiento de dos subespecies en lugar de ocho en el Eje Volcánico Transverso concuerda, en general, con las evidencias bioquímicas y citológicas encontradas en este sentido por Hafner *et al.* (1987), pues ellos demuestran que las *Thomomys umbrinus* examinadas en el Eje Volcánico Transverso pertenecen al mismo citotipo y que las divergencias génicas entre ellas son mínimas (de hecho las ubican en el mismo grupo electroforético). Asimismo, Hellenthal y Price (1984) han encontrado asociaciones específicas de ectoparásitos compartidas por todas las *Thomomys umbrinus* que examinaron en el Eje Volcánico Transverso, a diferencia de las que se encuentran a pocos kilómetros hacia el N.

La situación encontrada entre las poblaciones del Eje Volcánico Transverso tal vez pueda interpretarse en el sentido de la historia geológica cuaternaria del área como ha sido el caso para otras especies del género (Davis, 1937; Rogers, 1991b). De acuerdo con Cebull y Shurbet (1987) y Nixon *et al.* (1987), la formación del Eje Volcánico Transverso va más allá del Mioceno tardío, tiempo en que se originó la familia Geomyidae (Kurtén y Anderson, 1980) y el origen del vulcanismo en la región no empezó sino hacia el Plioceno (Demant, 1978; 1982; Nixon *et al.*, 1987). Por otra parte, los registros más antiguos de la especie en México se refieren al Pleistoceno tardío (Barrios Rivera, 1985) y algunos de ellos se encuentra precisamente en el área de estudio en Tequixquiac (Hibbard, 1955) y en Tequesquinahua (Alvarez, 1966), ambas en el Estado de México.

Una panorámica retrospectiva, podría suponer la homogeneidad ambiental con un clima y vegetación más parecidos a los que se conocen para las tuzas recientes en una zona de mayor extensión a lo largo de los valles de México, Toluca y Pachuca, la cual se redujo con los cambios de clima durante el Cuaternario (Hibbard, 1955). Además, a finales del período, el surgimiento de los estratovolcanes de la región centro y oriental del Eje, hace menos de un millón de años (Demant, 1978, 1982), separó a las poblaciones de *Thomomys umbrinus*. La evidencia de una mayor extensión de las condiciones climáticas y ecológicas proviene del sitio de Tequesquinahua, el cual se encuentra a 3.2 Km al NE de Tlalnepantla y en el que actualmente existen especies xéricas de vegetación, pero que alguna vez debieron estar cubiertas por bosques de coníferas y zacatal, ya que se encontraron restos de *Thomomys umbrinus* y de *Nectomodon alstoni* (Alvarez, 1966). A esta evidencia se suma la fauna de Tequixquiac (Hibbard, 1955), también en el Estado de México, cerca de Zumpango, con características

similares y de donde también se ha obtenido *Thomomys umbrinus* del Pleistoceno.

La diferenciación de *Thomomys umbrinus pullus*, podría estar relacionada con esta panorámica, o bien, con la naturaleza del suelo en el que habita, ya que se encuentra en una región en donde no existe tanta deposición de arenas volcánicas como es el caso de las demás poblaciones (Pasquaré *et al.*, 1987a, b). Además, la diversidad encontrada entre las demás poblaciones, podría estar indicando una sintonía muy fina con el hábitat.

CONCLUSIONES

Se estableció un sistema para la determinación de categorías de edad a partir de seleccionar una serie de criterios cualitativos que fueron sometidos a prueba mediante estadística uní y multivariada, resultando en una serie de variables cuyos rangos permiten la asignación de los ejemplares a cierto grupo de edad.

Asimismo, se comprobó que tanto el dimorfismo sexual como la variación debida a la edad son factores determinantes en la variación de *Thomomys umbrinus* y que esa variación parece estar ligada a una sintonía muy fina entre el desarrollo ontológico y el papel sexual que ésta especie presenta. La relación que esto pudiese tener con el hábitat en donde se encuentra *Thomomys umbrinus* en el EVT, debe ser abordado por estudios *in situ*.

De acuerdo con el análisis de la variación geográfica, se encontró que en función de la talla y de la morfología craneal, con la excepción de *Thomomys umbrinus pullus*, las demás subespecies y poblaciones en el EVT son morfométricamente semejantes sin importar la cercanía o lejanía con que se encuentran en el espacio geográfico. Este resultado no permite reconocer la validez taxonómica de las ocho subespecies reconocidas en esa región, aún a pesar del aislamiento geográfico. Además, éste último, deja de ser tan patente con la recolecta de ejemplares provenientes de localidades intermedias entre las localidades tipo.

Por consiguiente, las evidencias encontradas en este trabajo apoyan la propuesta hecha en el sentido de que la designación de las subespecies en esa área geográfica, apunta hacia la conclusión de que sería más conveniente reconocer a *Thomomys umbrinus pullus* y a la subespecie nominal como las dos únicas subespecies de *Thomomys umbrinus* que ocurren en el EVT. En caso de que la designación *Thomomys umbrinus* no se trate de un *nomen dubius*, la propuesta que se deriva de este trabajo para las tuzas pequeñas del Eje Volcánico Transverso es la siguiente:

***Thomomys umbrinus umbrinus* (Richardson, 1829):** . LT.- Indefinida. Bailey (1906:4) Boca del Monte, Veracruz. DG.- Veracruz.

Thomomys umbrinus albigularis Nelson y Goldman, 1934:106. Localidad Tipo (LT).- El Chico, 9,800 ft., Sierra de Pachuca, Hidalgo. Distribución general (DG).- Hidalgo, Puebla y Veracruz.

Thomomys umbrinus martinensis Nelson y Goldman, 1934:108. LT.- San Martín Texmelucan, 7,400 ft., Puebla.

***Thomomys umbrinus orizabae* Merriam, 1893:145. LT.- Mt. Orizaba, 9,500 ft., Puebla. DG.- Puebla.**

***Thomomys umbrinus peregrinus* Merriam, 1893:146. LT.- Salazar, 10,300 ft., México. DG.- Distrito Federal, Hidalgo, México y Morelos.**

***Thomomys umbrinus tolucaae* Nelson y Goldman, 1934:109. LT.- Ladera N del Volcán de Toluca, 9,500 ft., México. DG: Estado de México.**

***Thomomys umbrinus vulcanius* Nelson y Goldman, 1934:109. LT.- Volcán Popocatepetl, 12,900 ft., México. DG.- México, Morelos y Puebla.**

***Thomomys umbrinus pullus* Hall y Villa, 1948:251. LT5 mi. S Pátzcuaro, 7,800 ft., Michoacán.**

LITERATURA CITADA

- ALVAREZ, T. 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquinhua, Estado de México, México. *Acta Zool. Mex.*, 8:1-16.
- ALVES DE OLIVEIRA, J. 1992. Estrutura da variação craniana em populações de *Bolomys lasiurus* (Lund, 1841) (Rodentia: Cricetinae) do nordeste do Brasil. Tesis de Maestría no publicada. Univ. Federal Do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, 107 pp.
- ANDERSON, S. 1966. Taxonomy of gophers, especially *Thomomys* in Chihuahua, Mexico. *Syst. Zool.*, 15:189-198.
- BAILEY, V. 1906. Identity of *Thomomys umbrinus* (Richardson). *Proc. Biol. Soc. Washington*, 19:3-6.
- _____. 1915. Revision of the pocket gophers of the genus *Thomomys*. N. *Amer. Fauna*, 39:1-136.
- BAKER, R. J. 1953. The pocket gophers (genus *Thomomys*) of Coahuila, Mexico. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist.*, 5:499-514.
- BAKER, R. J. and H. H. GENOWAYS. 1975. A new subspecies of *Geomys bursarius* (Mammalia: Geomyidae) from Texas and New Mexico. *Occas. Papers Mus., Texas Tech Univ.*, 29:1-18.
- BARRIOS RIVERA, H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis de Licenciatura no publicada. UNAM, 474 pp.
- BAUMGARDNER, G. D. and D. J. SCHMIDLY. 1981. Systematics of the southern races of two species of kangaroo rats (*Dipodomys compactus* and *D. ordii*). *Occas. Papers Mus., Texas Tech Univ.*, 73:1-27.
- BLAIR, W. F. 1939. New mammals from Texas and Oklahoma, with remarks on the status of *Thomomys texensis* Bailey. *Occas. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan*, 403:1-7.
- BROWN, W. L. and E.O. WILSON. 1954. The case against the trinomen. *Syst. Zool.*, 3:174-176.

- CASTRO-CAMPILLO, A., O. GONZALEZ-ROBLES and J. RAMIREZ-PULIDO.** 1993. Determination of age groups in *Thomomys umbrinus* (Rodentia: Geomyidae). *Texas J. Sci.*, 45:217-230.
- CEBULL, S. E. and D. H. SHURBET.** 1987. Mexican Volcanic Belt: an interplate transform? (S. P. Verma, ed.). *Belt. Geofs. Int.*, Special volume on Mexican Volcanic Belt-Part 3, 26:1-13.
- CHOATE, J. R. and S. L. WILLIAMS.** 1978. Biogeographic interpretation of variation within and among populations of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Occas. Papers Mus.*, Texas Tech. Univ., 49:1-25.
- DALY, J. C. and J. L. PATTON.** 1986. Growth, reproduction, and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* pocket gophers. *J. Mamm.*, 67:256-265.
- DAVIS, W. B.** 1937. Variations in Townsend pocket gophers. *J. Mamm.*, 18:145-158.
- _____. 1938. Relation of size of pocket gophers to soil and altitude. *J. Mamm.*, 19:338-342.
- _____. 1940. Distribution and variation of pocket gophers (genus *Geomys*) in the southwestern United States. *Texas Agric. Exper. Stat. Agric. and Mech. Coll. Texas. Bull.*, 590:1-38.
- DEMANT, A.** 1978. Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *Rev. Inst. Geol., Univ. Nal. Autón. México*, 2:172-187.
- _____. 1982. Interpretación geodinámica del vulcanismo del volcanismo en el Eje Neovolcánico Transmexicano. *Rev. Inst. Geol., Univ. Nal. Autón. México*, 5:217-222.
- DUNNIGAN, P. B.** 1967. Pocket gophers of the genus *Thomomys* of the Mexican state of Sinaloa. *Radford Rev.*, 21:139-168.
- EISENBERG, J. E.** 1981. The Mammalian Radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. Univ. Chicago Press, U. S. A., 610 pp.
- FA, J. y L. M. MORALES.** 1991. Chap. 10: Mammals and protected areas in the Trans-Mexican Neovolcanic Belt. Pp. 199-226 in *Topics in Latinamerican Mammalogy: history, biodiversity, and conservation* (M. Mares y D. J. Schmidly, eds.). Univ. Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, 468 pp.

- GARCIA, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Inst. Geografía, Univ. Nal. Autón. México, 252 pp.
- GOLDMAN, E. A. 1947. The pocket gophers (genus *Thomomys*) of Arizona. N. Amer. Fauna, 59:1-39.
- GOWER, J. C. and G. J. S- ROSS. 1969. Minimum spanning trees and single-linkage cluster analysis. Applied Statistics, 18:54-64.
- GRINNELL, J. 1931. A new pocket gopher from southeastern California. Univ. California Publs. Zool., 38:1-10.
- _____. 1935. Differentiation in pocket gophers of the *Thomomys bottae* group in California and southern Oregon. Univ. California Publ. Zool., 40:403-416.
- HAFNER, M. S., J. C. HAFNER, J. L. PATTON, and M. F. SMITH. 1987. Macrogeographic patterns of genetic differentiation in the pocket gopher *Thomomys umbrinus*. Syst. Zool., 36:18-34.
- HALL, E. R. 1968. Variation in the balkish deer mouse *Peromyscus furvus*. An. Inst. Biol., Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool., 39:149-154.
- _____. 1981. The mammals of North America. John Wiley & Sons. Vol. 1:xv + 600 + 90.
- HALL, E. R. and K. R. KELSON. 1959. The mammals of North America. The Ronald Press Co., New York. Vol. 1:xxx + 546 + 79.
- HALL, E. R. and W. C. RUSSELL. 1933. Dermestid beetles as an aid in cleaning bones. J. Mamm., 14:372-374.
- HALL, E. R. and B. VILLA R. 1948. A new pocket gopher (*Thomomys*) and a new spiny pocket mouse (*Liomys*) from Michoacan, Mexico. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., 1:249-256.
- HANSEN, R. M. 1960. Age and reproductive characteristics of Mountain Pocket gophers in Colorado. J. Mamm., 41:323- 335.

- HEANEY, L. R. and R. M. TIMM. 1983. Relationships of pocket gophers of the genus *Geomys* from central and northern Great Plains. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ. 74:1-59.
- HELLENTHAL, R. A. and R. D. PRICE. 1984. Distributional associations among *Geomys* and *Thomomys* lice (Mallophaga: Trichodectidae) and pocket gopher hosts of the *Thomomys bottae* group (Rodentia: Geomyidae). J. Med. Entomol., 21:432-446.
- HIBBARD, C. W. 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequisquiac, México, with notes on other Pleistocene forms. Contrib. Mus. Paleo. Univ. Michigan, 12:47-96..
- HOFFMEISTER, D.F. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the Pinon Mouse, *Peromyscus truei*. Illinois Biol. Monogr., 21:IX+1-104.
- _____. 1969. The species problem in *Thomomys bottae*-*Thomomys umbrinus* complex of pocket gophers in Arizona. Pp. 75-91 in Contributions in Mammalogy (J. K. Jones, Jr., ed.). Misc. Publ. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., 51:1-428.
- HOLLANDER, R. R. 1990. Biosystematics of the Yellow-eared pocket gopher, *Cratogeomys castanops* (Rodentia: Geomyidae) in the United States. Spec. Publ., Mus., Texas Tech Univ., 33:1-62.
- HONEYCUTT, R. L. and D. J. SCHMIDLY. 1979. Chromosomal and morphological variation in the Plains Pocket Gopher, *Geomys bursarius*, in Texas and adjacent states. Occas. Papers Mus., Texas Tech Univ., 58:1-54.
- HOWARD, W. E. and H. E. CHILDS, Jr. 1959. Ecology of pocket gophers with emphasis on *Thomomys bottae mewa*. Hilgardia, 29:277-358.
- KENNEDY, M. L. and S. L. LINDSAY. 1984. Morphologic variation in the raccoon, *Procyon lotor*, and its relationship to genetic and environmental variation. J. Mamm., 65:195-205.
- KURTÉN, B. and E. ANDERSON. 1980. Pleistocene mammals of North America. Columbia Univ. Press pp. 223, 225-226.
- LAPOINTE, F. J. and P. LEGENDRE. 1992. Statistical significance of the matrix correlation coefficient for comparing independent phylogenetic trees. Syst. Biol., 41:378-384.

- LEAH ZELDITCH, M., F. L. BOOKSTEIN and B. L. LUNDRIGAN. 1992. Ontogeny of integrated skull growth in the cotton rat *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*, 46:1164-1180.
- LEAMY, L. 1983. Variance partitioning and effects of sex and age on morphometric traits in randombred house mice. *J. Mamm.*, 64:55-61.
- LESSA, E. and J. L. PATTON. 1989. Structural constraints, recurrent shapes, and allometry in pocket gophers (genus *Thomomys*). *Biol. J. Linnean Soc.*, 36:349-363.
- LONG, C. A. 1969. An analysis of patterns of variation in some representative Mammalia. Part II. Studies on the nature and correlation of measures of variation. Pp. 89-302 *in* Contributions in mammalogy (J. K. Jones, Jr., ed.). Misc. Publ. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, 51:1-428.
- LOVICH, J. E. and J. WHITFIELD GIBBONS. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development & Aging*, 56:269-281.
- MANTEL, N. A. 1967. The detections of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*, 27:209-220.
- MANLY, B. F. J. 1986. Multivariate statistical methods: a primer. Chapman and Hall, New York, 159 pp.
- MAYR, E. 1969. Principles of Systematic Zoology. Mac Graw-Hill, New York, 471 pp.
- _____. 1970. Populations, species, and evolution. An abridgment of *Animal Species and Evolution*. 2nd. ed. Belknap Press Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 453 pp.
- MAYR, E. and P. D. ASHLOCK. 1991. Principles of Systematic Zoology. Mac Graw-Hill, New York, 471 pp.
- MERRIAM, C. H. 1893. Preliminary description of four new mammals from southern Mexico, collected by E. W. Nelson. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 8:143-146.
- _____. 1895. Monographic revision of the pocket gophers, family Geomyidae (excl. of the species of *Thomomys*). *N. Amer. Fauna*, 8:1-258.

- NEFF, N. A. and L. F. MARCUS. 1980. A survey of multivariate methods for Systematics. For a workshop, Numerical methods in systematic mammalogy. Amer. Soc. of Mammalogists. Shippensburg Univ., Shippensburg, Pennsylvania, 243 pp.
- NELSON, E. W. and E. A. GOLDMAN. 1934. Pocket gophers of the genus *Thomomys* of Mexican mainland and bordering territory. *J. Mamm.*, 15:105-124.
- NIXON, G. T., A. DEMANT, R. L. ARMSTRONG and J. E. HARAKAL. 1987. K-Ar and geologic data bearing on the age and evolution of the Transmexican Volcanic Belt. (S. P. Verma, ed.). *Geofs. Int.*, Special volume on Mexican Volcanic Belt-Part 3. 26:109-158.
- OTT L., 1984. An introduction to statistical methods. 2nd. ed. Duxbury Press, Boston, Mass., 775 pp.
- OWEN, R. D. and K. McBEE. 1990. Analysis of asymmetry and morphometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice. *Texas. J. Sci.*, 42:319-322.
- PASQUARÉ, G., L. VEZZOLI and A. ZANCH. 1987a. Morphological and structural model of Mexican Volcanic Belt. (S. P. Verma, ed.) *Geofs. Int.*, Special volume on Mexican Volcanic Belt-Part 3. 26:159-176.
- PASQUARÉ, G., L. FERRARI, V. PERAZZOLI, M. TIBERI and F. TURCHETTI. 1987b. Morphological and structural analysis of the central sector of the Transmexican Volcanic Belt. *Geofs. Int.*, Special volume on Mexican Volcanic Belt-Part 3 (S. P. Verma, ed.). 26:177-193
- PATTERSON, B. D. and J. L. PATTON. 1990. Fluctuating asymmetry and allozymic heterozygosity among natural populations of pocket gophers (*Thomomys bottae*). *Biol. J. Linnean Soc.*, 40:21-36.
- PATTON, J. L. 1973. An analysis of natural hybridization between the pocket gophers *Thomomys bottae* and *Thomomys umbrinus* in Arizona. *J. Mamm.*, 54:561-584.
- _____. 1981. Chromosomal and genic divergence, population structure, and speciation potential in *Thomomys bottae* pocket gophers. Pp. 255-295 in *Ecología y genética de la especiación animal*. (O. A. Reig, ed.). Equinoccio, Caracas, Venezuela, 295 pp.

- PATTON, J. L. and P. V. BRYLSKI. 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *Amer. Nat.*, 130:493-506.
- PATTON, J. L. and J. H. FEDER. 1978. Genetic divergence between populations of the pocket gopher, *Thomomys umbrinus* (Richardson). *Z. Säugetierkunde*, 43:17-30.
- PATTON, J. L. and R. E. DINGMAN. 1968. Chromosome studies of pocket gophers genus *Thomomys* I. The specific status of *Thomomys umbrinus* (Richardson) in Arizona. *J. Mamm.*, 49:1-13.
- PATTON, J. L. and M. F. SMITH. 1989. Population structure and genetic and morphologic divergence among pocket gopher species (genus *Thomomys*). Chap. 12 in *Speciation and its consequences*. (D. Otte and J. A. Endler, eds.). Sinauer Assoc., Inc. Publ., Sunderland, Mass.
- _____. 1990. The evolutionary dynamics of the pocket gopher *Thomomys bottae*, with emphasis on California populations. *Univ. California Publ. Zool.*, 123:vxiii+161.
- PIMENTEL, R. A. 1979. Morphometrics. The multivariate analysis of biological data. Kendall/Hunt Publ. Co., Dubuque, Iowa, 276 pp.
- RAMIREZ-PULIDO, J., A. CASTRO CAMPILLO, J. ARROYO CABRALES y F. A. CERVANTES. En prensa. Lista taxonómica actualizada de los mamíferos de México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*
- RAMIREZ-PULIDO, J., A. CASTRO CAMPILLO y M. MARTINEZ CORONEL. 1991. Variación no geográfica de *Microtus quasiater* (Rodentia: arvicolidae) con notas sobre su ecología y reproducción. *An. Inst. Biol., Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.*, 62:341-364.
- RAMIREZ-PULIDO, J., I. LIRA, S.GAONA, C. MUDESPACHER y A. CASTRO. 1989. Limpieza del Material Oseo. Cap. 7, pp. 61-68 in *Manejo y mantenimiento de colecciones mastozoológicas*. Universidad Autónoma Metropolitana. México, 127 pp.
- RAMIREZ-PULIDO, J., R. LOPEZ-WILCHIS, C. MUDESPACHER ZIEHL e I. LIRA. 1983. Lista y bibliografía reciente de los mamíferos de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa y Ed. Contraste, México. 363 pp.

- RICHARDSON, J. 1829. *Fauna Boreali-Americana: or the zoology of northern parts of British America: containing descriptions of the objects of natural history collected on the late northern and land expeditions, under command of captain Sir John Franklin, R. N. John Murray, Albermark-Street, x1vi+300 pp.*
- ROGERS, M. A. 1991a. Evolutionary differentiation within the northern Great Basin pocket gopher, *Thomomys townsendii*. I. Morphological variation. *Great Basin Nat.*, 51: 109-126.
- _____. 1991b. Evolutionary differentiation within the northern Great Basin pocket gopher, *Thomomys townsendii*. II. Genetic variation and biogeographic considerations. *Great Basin Nat.*, 51: 127-152.
- ROHLF, F. J. 1970. Adaptive hierarchical clustering schemes. *Syst. Zool.*, 19:58-82.
- _____. 1973. Algorithm 76. Hierarchical clustering using the minimum spanning tree. *Computer J.*, 16:93-95.
- _____. 1975. Generalization of the gap test for the detection of multivariate outliers. *Biometrics*, 31:93-101.
- _____. 1988. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Vr. 1.5. Exeter Software, New York, U.S.A., 89 pp.
- ROHLF, F. J. and F. L. BOOKSTEIN (eds.). 1990. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Univ. Michigan Mus. Zool., Spec. Publ. No. 2:1-380.
- ROHLF, F. J. and D. L. FISHER. 1968. Test for hierarchical structure in random data sets. *Syst. Zool.*, 17:407-412.
- ROHLF, F. J. and J. KISHPAUGH. 1972. Numerical Taxonomy System of multivariate statistical programs. The State Univ. of New York at Stony Brook, New York.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA, México, 432 pp.
- SAS User's Guide: Statistics. 1985. Ver. 5 ed. SAS Inst. Inc., Box 800, Cary, NC 27511-8000. 1290 pp..

- SCHMIDLY, D.J. 1972. Geographic variation in the white-ankled mouse, *Peromyscus pectoralis*. *Southwestern Nat.*, 17:113-138.
- _____. 1973. Geographic variation and taxonomy of *Peromyscus boylii* from Mexico and the southern United States. *J. Mamm.*, 54:111-130.
- SIMPSON, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press. New York, 247 pp.
- SMITH, M. F. and J.L. PATTON. 1980. Relationships of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations of the Lower Colorado River. *J. Mamm.*, 61:681-696.
- SMITH, M. F., J.L. PATTON, J. C. HAFNER, and D. J. HAFNER. 1983. *Thomomys bottae* pocket gophers of the central Rio Grande Valley, New Mexico: local differentiation, gene flow, and historical biogeography. *Occas. Papers Mus. Southwestern Biol., Univ. New Mexico*, 2:1-16.
- SMOUSE P. E., J. L. LONG, and R. R. SOKAL. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.*, 35:627-632.
- SNEATH, P. H. and R. R. SOKAL. 1973. Principles of Numerical Taxonomy. W. H. Freeman, San Francisco. 573 pp.
- SOKAL, R. R. 1979. Testing statistical significance of geographic variation patterns. *Syst. Zool.*, 28:227-231.
- STANGL, F. B., Jr., R. D. OWEN, and D. E. MORRIS-FULLER. 1991. Cranial variation and asymmetry in southern populations of the porcupine, *Erethizon dorsatum*. *J. Texas Sci.*, 43:237-259.
- STRANEY, D. O. 1978. Variance partitioning and non-geographic variation. *J. Mamm.*, 59:1-11.
- STRANEY, D. O. and J. L. PATTON. 1980. Phylogenetic and environmental determinants of geographic variation of the pocket mouse *Perognathus goldmani* Osgood. *Evolution*, 34:888-903.
- THAELER, C. S., Jr. 1968. An analysis of three hybrid populations of pocket gophers (genus *Thomomys*). *Evolution*, 22:543-555.

- WILKINS, K. T. 1985. Variation in the Southeastern Pocket Gopher, *Geomys pinetis*, along the St. Johns River in Florida. *Amer. Midland Nat.*, 114:125-134.
- WILSON, E. O. and W. L. BROWN, Jr. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Syst. Zool.*, 2:97-111.
- YANCEY, F. D. II, J. K. JONES, Jr., and R. W. MANNING. 1993. Individual and secondary variation in the Mexican ground squirrel, *Spermophilus mexicanus*. *J. Texas Sci.*, 45: 63-68.
- YATES, T. L. and D. J. SCHMIDLY. 1977. Systematics of *Scalopus aquaticus* (Linnaeus) in Texas and adjacent states. *Occas. Papers Mus., Texas Tech Univ.*, 45:1-36.

ANEXO 1

Estadística descriptiva de 37 variables obtenidas de la piel y el cráneo de 356 ejemplares de *Thomomys umbrinus* procedentes de la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala. Se consideran juveniles (1), subadultos (2), adultos (3) y viejos (4) y para cada grupo de edad y sexo se menciona el número de muestra (n), la media (\bar{X}) \pm dos desviaciones estándar (DE), los valores extremos (min-max) y el coeficiente de variación (CV). Los nombres de las variables van de acuerdo con el primer capítulo.

		HEMBRAS= 214			
VAR	Estadística	EDAD 1	EDAD 2	EDAD 3	EDAD 4
LTO	n	22	101	78	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	168.95 \pm 12.6	182.05 \pm 24.9	191.32 \pm 23.06	201.75 \pm 26.58
	min-max	160-180	107-205	127-215	187-222
	CV	3.7	6.8	6.0	6.6
LCV	n	22	101	79	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	54.00 \pm 6.6	56.14 \pm 11.5	57.05 \pm 12.9	59.87 \pm 12.16
	min-max	48-61	42-72	32-70	52-70
	CV	6.1	10.2	11.3	10.1
LPA	n	22	101	79	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	25.00 \pm 4.0	25.55 \pm 3.0	28.10 \pm 2.96	26.62 \pm 3.2
	min-max	21-30	20-30	21-30	24-28
	CV	8.0	5.9	5.7	6.0
LOR	n	20	92	72	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	5.20 \pm 1.2	6.15 \pm 1.2	6.39 \pm 1.26	5.75 \pm 0.92
	min-max	4.0-6.0	5.0-7.0	5.0-8.0	5.0-6.0
	CV	11.8	9.6	9.9	8.0
LTC	n	21	100	74	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	30.90 \pm 1.3	33.34 \pm 2.06	34.84 \pm 1.66	36.45 \pm 1.38
	min-max	28.4-32.1	30.9-35.3	33.1-37.3	34.2-37.8
	CV	2.0	3.1	2.4	3.2
LNA	n	19	99	77	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	9.66 \pm 1.1	10.90 \pm 1.3	11.76 \pm 1.24	12.65 \pm 1.74
	min-max	8.8-10.5	9.2-12.2	10.6-13.2	11.2-13.7
	CV	5.7	5.9	5.3	6.9
LMX	n	22	104	80	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	10.05 \pm 1.24	11.12 \pm 1.4	11.83 \pm 1.18	12.65 \pm 1.6
	min-max	8.8-11.2	9.5-12.8	10.4-13.2	11.2-138
	CV	6.3	6.1	5.0	6.3
LFO	n	22	104	77	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	9.89 \pm 0.86	10.30 \pm 1.34	10.63 \pm 1.1	11.05 \pm 1.58
	min-max	8.9-11.1	8.4-12.2	9.0-12.0	9.9-11.9
	CV	4.4	6.5	5.2	7.1
LAC	n	22	103	80	8
	$\bar{X} \pm 2DE$	14.13 \pm 1.02	15.54 \pm 1.14	16.25 \pm 1.1	17.15 \pm 1.68
	min-max	13.4-15.2	14.2-16.9	15.1-18.2	16.1-19.0
	CV	3.6	3.7	3.4	4.9

ANEXO 1.- Continúa...

LBC	n X±2DE min-max CV	21 20.97±1.1 13.4-15.2 2.6	100 22.46±1.28 20.8-23.7 2.9	74 23.22±1.08 22.2-24.8 2.3	8 24.09±0.9 23.5-24.8 1.9
ARO	n X±2DE min-max CV	22 6.28±0.04 5.9-6.6 3.1	104 6.86±0.60 6.2-7.9 4.3	80 7.23±0.7 5.9-8.0 4.9	8 7.67±1.14 7.1-8.9 7.4
AIO	n X±2DE min-max CV	22 6.05±0.32 5.7-6.3 2.8	104 6.05±0.56 5.5-6.7 4.7	78 6.12±0.68 5.3-6.9 5.5	8 6.17±0.5 6.0-6.6 4.0
ACA	n X±2DE min-max CV	21 18.98±1.8 17.1-20.1 4.7	95 20.97±2.4 21.8-22.8 5.7	74 22.31±1.3 20.6-24.1 2.9	8 23.72±2.08 22.4-25.3 4.4
ACM	n X±2DE min-max CV	13 19.12±1.8 17.2-20.0 4.7	90 21.16±2.5 22.2-22.9 5.9	74 22.51±1.3 21.1-24.2 2.9	8 23.76±2.06 22.7-25.5 4.3
ACP	n X±2DE min-max CV	15 20.31±1.8 18.6-21.6 4.5	94 22.34±2.48 23.3-24.0 5.6	74 23.74±1.2 22.0-25.6 2.5	8 24.70±1.44 23.1-26.8 4.9
ABP	n X±2DE min-max CV	22 14.25±0.72 13.9-14.7 2.5	101 14.48±0.8 13.7-15.4 2.7	78 14.75±0.72 13.6-15.6 2.5	8 15.0±1.24 14.3-16.1 4.1
LDI	n X±2DE min-max CV	22 10.49±1.3 9.1-11.3 6.2	104 12.13±1.38 10.6-14.4 5.6	80 12.97±0.84 12.2-14.5 3.2	8 13.92±1.64 12.6-15.2 5.9
LHM	n X±2DE min-max CV	22 6.98±0.66 6.3-7.5 4.7	104 7.42±0.8 6.5-8.7 5.3	80 7.67±0.76 6.9-8.6 4.9	8 7.95±1.14 7.0-8.6 7.2
LPO	n X±2DE min-max CV	21 5.94±0.46 5.5-6.3 4.0	100 6.40±0.76 5.5-7.3 6.0	75 6.56±0.82 5.8-8.0 6.2	8 6.79±0.52 6.4-7.1 3.9
ATM	n X±2DE min-max CV	22 5.88±0.64 5.3-6.7 5.5	104 6.21±1.04 4.9-7.4 8.3	80 6.36±0.88 5.3-7.6 7.0	8 6.64±0.68 6.2-7.2 5.1

ANEXO 1.- Continúa...

ATO	n	22	103	77	8
	X±2DE	12.00±1.6	12.77±1.9	13.06±1.96	13.45±2.46
	min-max CV	10.6-14.3 6.8	11.2-15.0 7.4	11.3-15.6 7.5	12.5-15.7 9.1
AAB	n	21	99	74	8
	X±2DE	17.31±1.7	18.30±1.28	18.91±1.1	19.86±1.22
	min-max CV	16.0-18.9 5.0	16.6-20.0 3.5	17.5-20.4 2.9	19.0-21.0 3.0
HRO	n	22	103	80	8
	X±2DE	5.14±0.5	5.47±0.6	5.76±0.62	6.05±1.16
	min-max CV	4.7-5.7 4.9	4.6-6.7 5.5	5.2-6.8 5.4	5.0-7.0 9.5
HBR	n	22	103	80	8
	X±2DE	10.20±1.0	11.48±0.98	12.26±0.9	12.96±1.32
	min-max CV	9.3-11.0 4.9	10.2-12.3 4.3	11.1-13.8 3.7	12.0-13.9 5.1
HMC	n	22	102	78	8
	X±2DE	11.90±0.94	12.53±0.86	13.10±0.72	13.76±1.32
	min-max CV	10.8-13.0 4.0	11.3-13.5 3.4	12.1-14.2 2.8	12.9-14.5 4.8
HBI	n	21	100	77	8
	X±2DE	11.20±0.7	11.55±0.94	11.74±0.9	11.90±0.92
	min-max CV	10.4-11.8 3.2	10.4-12.6 4.1	10.9-12.9 3.9	11.1-12.6 3.9
ATC	n	14	82	68	7
	X±2DE	17.67±1.04	18.30±1.54	18.96±1.2	19.08±1.06
	min-max CV	16.8-18.5 2.9	17.0-21.2 4.2	17.6-20.5 3.2	18.2-19.9 2.8
ATD	n	21	99	78	8
	X±2DE	7.62±0.84	7.68±1.14	8.02±1.0	8.49±1.06
	min-max CV	6.6-8.3 5.5	6.3-8.8 7.4	7.0-9.6 6.3	7.4-9.1 6.3
AAD	n	21	99	78	8
	X±2DE	5.27±0.8	5.77±1.0	6.15±1.0	6.62±1.22
	min-max CV	4.3-6.0 7.6	4.4-6.9 8.6	5.3-7.3 8.2	5.5-7.3 9.2
AMM	n	21	97	77	8
	X±2DE	21.11±1.84	22.65±2.16	24.28±1.76	25.17±2.38
	min-max CV	19.7-22.7 4.3	20.0-25.2 4.8	22.4-26.6 3.6	23.9-27.0 4.7
AMD	n	21	98	78	8
	X±2DE	13.00±0.82	13.69±1.32	14.36±1.48	15.02±1.6
	min-max CV	12.0-13.6 3.1	12.4-15.2 4.8	12.8-16.7 5.2	13.7-16.0 5.3
LMD	n	21	103	78	8
	X±2DE	18.57±1.8	20.78±1.5	21.86±1.26	22.94±2.54
	min-max CV	17.2-20.2 4.8	18.5-22.6 3.6	20.2-23.5 2.9	20.5-24.0 5.5

ANEXO 1.- Continúa...

LPC	n X±2DE min-max CV	20 18.67±1.66 15.1-18.0 5.0	99 18.73±1.64 16.5-20.6 4.4	78 19.74±1.52 18.0-22.0 3.8	8 20.84±2.66 18.8-23.1 6.4
LMB	n X±2DE min-max CV	22 8.97±1.06 7.5-10.2 5.9	104 10.52±1.66 8.5-11.9 8.1	78 10.41±1.32 9.1-12.1 6.3	8 10.98±1.66 9.7-12.3 7.6
HDI	n X±2DE min-max CV	22 2.84±0.3 2.6-3.1 5.2	104 3.22±0.46 2.5-4.0 7.2	80 3.46±0.42 3.0-4.2 6.0	8 3.61±0.66 3.4-4.4 6.6
HAM	n X±2DE min-max CV	22 6.29±0.66 5.7-7.1 5.3	104 7.06±0.7 6.3-8.1 5.0	80 7.53±0.74 6.8-8.5 5.0	8 8.21±1.94 6.7-9.4 11.8
HPM	n X±2DE min-max CV	19 10.90±1.26 9.7-11.8 5.8	99 12.41±1.2 11.1-13.8 4.8	79 13.14±1.02 12.2-14.5 3.9	8 13.99±1.72 13.0-15.5 6.1

		MACHOS = 142			
VAR	Estadística	EDAD I	EDAD II	EDAD III	EDAD IV
LTO	n X±2DE min-max CV	17 170.18±29.9 145-195 8.8	40 190.22±19.3 175-215 5.1	55 202.11±18.4 182-225 4.5	24 209.33±21.3 185-230 5.1
LCV	n X±2DE min-max CV	17 53.35±15.58 37-67 14.6	40 57.60±12.7 43-72 11.0	55 60.09±13.56 46-77 11.3	24 61.92±12.12 45-75 9.8
LPA	n X±2DE min-max CV	17 25.12±2.98 23.0-28.0 5.9	40 26.52±2.9 23.0-30.0 5.5	55 27.73±3.26 25.0-31.0 5.9	24 27.83±3.48 24.0-30.0 6.2
LOR	n X±2DE min-max CV	16 5.25±1.14 4.0-6.0 11.0	37 6.38±1.52 5.0-8.0 11.9	60 6.70±1.16 6.0-8.0 8.7	23 6.83±1.66 5.0-8.0 12.2
LTC	n X±2DE min-max CV	18 31.22±2.98 28.3-34.3 4.8	40 34.22±2.76 31.6-36.8 4.0	54 36.56±1.88 34.6-38.7 2.6	24 37.73±1.66 35.5-40.0 3.0
LNA	n X±2DE min-max CV	18 9.85 8.5-11.4 7.4	41 11.44±1.7 9.5-13.1 7.5	55 12.55±1.44 11.0-14.2 5.7	24 13.14±1.14 11.6-14.2 4.4

ANEXO 1.- Continúa...

LMX	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	10.14 \pm 1.08	11.63 \pm 1.38	12.56 \pm 1.12	13.27 \pm 1.38
	min-max CV	9.4-11.2 5.3	10.1-13.3 5.9	11.4-14.2 4.5	11.5-14.5 5.2
LFO	n	19	41	55	24
	X \pm 2DE	10.06 \pm 0.98	10.51 \pm 1.3	11.04 \pm 1.38	11.35 \pm 1.54
	min-max CV	8.8-11.1 4.9	9.1-11.8 6.1	9.1-12.5 6.2	10.2-12.7 6.8
LAC	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	14.45 \pm 1.36	15.73 \pm 1.4	17.00 \pm 1.22	17.44 \pm 1.3
	min-max CV	13.4-15.7 4.7	14.4-17.5 4.5	16.0-18.5 3.6	16.0-18.5 3.7
LBC	n	18	40	55	24
	X \pm 2DE	21.09 \pm 1.58	22.83 \pm 1.60	24.18 \pm 1.12	24.66 \pm 1.14
	min-max CV	19.7-22.3 3.8	20.9-24.4 3.7	23.2-25.3 2.3	23.4-25.6 2.3
ARO	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	6.65 \pm 1.02	7.10 \pm 0.84	7.68 \pm 0.74	7.96 \pm 0.54
	min-max CV	5.9-8.3 7.7	6.2-7.9 5.9	7.1-8.9 4.8	7.5-8.4 3.5
AIO	n	19	41	57	24
	X \pm 2DE	6.12 \pm 0.42	6.14 \pm 0.5	5.99 \pm 0.54	5.91 \pm 0.64
	min-max CV	5.7-6.5 3.5	5.4-6.7 4.2	5.2-6.5 4.5	5.2-6.4 5.5
ACA	n	17	41	53	23
	X \pm 2DE	19.19 \pm 2.16	22.00 \pm 2.22	23.90 \pm 1.48	25.05 \pm 1.34
	min-max CV	17.2-21.7 5.6	20.3-23.9 5.1	21.9-25.6 3.1	23.7-26.8 2.7
ACM	n	13	39	51	23
	X \pm 2DE	19.09 \pm 1.54	22.15 \pm 2.26	24.07 \pm 1.56	25.36 \pm 1.54
	min-max CV	17.9-20.8 4.1	20.5-24.2 5.1	22.3-25.8 3.3	23.8-27.0 3.0
ACP	n	13	37	52	23
	X \pm 2DE	20.35 \pm 1.76	23.17 \pm 2.02	25.22 \pm 1.58	26.54 \pm 1.70
	min-max CV	19.2-22.5 4.3	21.0-24.8 4.4	23.8-26.5 3.1	24.9-28.1 3.2
ABP	n	19	40	55	24
	X \pm 2DE	14.3 \pm 1.12	15.68 \pm 0.84	14.88 \pm 0.86	15.00 \pm 0.94
	min-max CV	12.4-14.9 3.9	13.7-15.5 2.9	14.0-15.8 2.9	14.2-16.0 3.1
LDI	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	10.65 \pm 1.62	12.54 \pm 1.62	14.01 \pm 1.02	14.71 \pm 1.12
	min-max CV	9.2-12.1 7.6	11.0-14.3 6.5	13.0-15.2 3.6	13.6-15.8 3.8
LHM	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	7.33 \pm 0.92	7.58 \pm 0.96	7.76 \pm 0.82	8.01 \pm 0.9
	min-max CV	6.7-8.2 6.3	6.7-8.4 6.3	6.8-8.9 5.3	7.2-8.9 5.6

ANEXO 1.- Continúa...

LPO	n	18	40	55	24
	X \pm 2DE	5.96 \pm 0.66	6.44 \pm 0.66	6.89 \pm 0.62	7.03 \pm 0.72
	min-max	5.3-6.7	5.6-7.1	6.1-7.8	6.3-7.7
	CV	5.6	5.2	4.5	5.2
ATM	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	6.02 \pm 0.76	6.30 \pm 0.54	6.48 \pm 0.74	6.62 \pm 0.6
	min-max	5.0-6.6	5.5-6.8	5.5-7.5	6.2-7.3
	CV	6.2	4.4	5.8	4.6
ATO	n	19	40	55	24
	X \pm 2DE	12.58 \pm 1.84	12.56 \pm 1.42	12.97 \pm 1.5	13.12 \pm 1.6
	min-max	11.2-14.5	11.5-15.1	11.9-15.4	12.0-15.9
	CV	7.3	5.6	5.8	6.1
AAB	n	18	40	55	24
	X \pm 2DE	17.25 \pm 1.28	18.79 \pm 1.34	19.81 \pm 1.04	20.43 \pm 1.04
	min-max	16.1-18.9	17.0-19.9	18.9-21.5	19.7-21.5
	CV	3.7	3.6	2.6	2.5
HRO	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	5.09 \pm 0.6	5.57 \pm 0.58	5.97 \pm 0.62	6.21 \pm 0.66
	min-max	4.5-5.8	5.1-6.2	5.4-6.7	5.6-7.0
	CV	5.9	5.3	5.1	5.3
HBR	n	19	42	57	24
	X \pm 2DE	10.29 \pm 1.52	11.79 \pm 1.36	12.97 \pm 0.82	13.57 \pm 0.92
	min-max	9.1-12.0	10.6-13.3	12.2-14.0	12.7-14.3
	CV	7.4	5.8	3.2	3.4
HMC	n	19	40	56	24
	X \pm 2DE	11.99 \pm 1.16	12.86 \pm 0.98	13.51 \pm 0.74	13.99 \pm 0.86
	min-max	10.9-13.0	11.8-13.8	12.6-14.7	13.2-14.8
	CV	4.8	3.8	2.8	3.1
HBI	n	17	40	55	24
	X \pm 2DE	11.12 \pm 0.72	11.74 \pm 1.08	12.04 \pm 1.02	12.38 \pm 0.98
	min-max	10.3-11.8	10.6-12.9	10.7-13.1	11.2-13.0
	CV	3.3	4.6	4.2	4.0
ATC	n	15	39	52	22
	X \pm 2DE	17.75 \pm 2.74	18.89 \pm 2.0	19.34 \pm 1.36	19.68 \pm 1.48
	min-max	16.0-21.1	16.9-21.4	17.4-20.9	18.2-21.2
	CV	7.7	5.3	3.5	3.8
ATD	n	19	41	55	23
	X \pm 2DE	7.45 \pm 1.1	7.91 \pm 1.0	8.02 \pm 1.06	8.24 \pm 1.2
	min-max	6.4-8.6	7.0-9.1	6.5-9.2	6.8-9.1
	CV	7.3	6.4	6.7	7.3
AAD	n	19	41	55	23
	X \pm 2DE	5.29 \pm 1.28	6.08 \pm 1.14	6.61 \pm 1.02	6.99 \pm 0.98
	min-max	4.1-7.5	4.9-7.1	5.5-7.6	5.5-7.8
	CV	12.1	9.4	7.8	7.0
AMM	n	18	41	54	23
	X \pm 2DE	20.54 \pm 2.96	23.66 \pm 3.04	25.23 \pm 3.3	26.15 \pm 3.78
	min-max	18.0-23.9	19.5-26.2	22.0-28.1	22.4-28.6
	CV	7.2	6.4	6.6	7.2

ANEXO 1.- Continúa...

AMD	n X \pm 2DE min-max CV	19 13.02 \pm 1.52 11.3-14.0 5.8	41 14.13 \pm 1.66 12.5-15.5 5.9	55 14.59 \pm 1.7 12.9-16.7 5.8	23 14.91 \pm 1.74 13.0-16.2 5.
LMD	n X \pm 2DE min-max CV	19 18.67 \pm 2.3 17.0-21.5 6.2	41 21.15 \pm 2.2 19.2-23.2 5.2	56 22.83 \pm 1.42 21.4-24.4 3.1	24 23.68 \pm 1.9 22.1-25.3 4.0
LPC	n X \pm 2DE min-max CV	19 16.95 \pm 2.32 14.8-18.9 6.9	40 19.25 \pm 2.2 16.5-21.0 5.7	55 20.59 \pm 1.72 19.0-23.4 4.2	23 21.49 \pm 1.78 20.0-23.6 4.2
LMB	n X \pm 2DE min-max CV	19 8.9 \pm 2.12 7.1-10.8 11.9	42 10.10 \pm 1.64 8.5-12.0 8.1	57 11.07 \pm 1.7 8.9-12.8 7.7	24 11.27 \pm 1.96 9.0-13.9 8.7
HDI	n X \pm 2DE min-max CV	19 2.79 \pm 0.38 2.5-3.2 6.9	42 3.33 \pm 0.7 2.6-4.4 10.6	57 3.78 \pm 0.60 3.3-4.5 8.0	24 3.93 \pm 0.66 3.2-4.5 8.4
HAM	n X \pm 2DE min-max CV	19 6.39 \pm 1.2 5.4-7.5 9.4	42 7.33 \pm 1.46 5.2-8.4 10.0	57 7.75 \pm 1.62 6.0-9.6 10.5	24 8.12 \pm 1.7 6.2-9.6 10.4
HPM	n X \pm 2DE min-max CV	19 11.15 \pm 1.66 9.9-13.0 7.4	40 12.76 \pm 1.4 11.2-14.2 5.5	55 13.88 \pm 0.99 12.7-15.0 3.6	23 14.46 \pm 1.22 13.0-15.8 4.3

ANEXO 2

Resumen de los patrones (PATRON) que presentaron las 37 variables (100%) y sus porcentajes de acuerdo con las Pruebas de Duncan para valorar la variación debida a la edad en 306 ejemplares de *Thomomys umbrinus* procedentes de la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala. Las edades equivalen a: 1 = juveniles; 2 = subadultos; 3 = adultos y 4 = viejos. Se resumen los resultados para cuatro (E 1-4) y tres (E 2-4) categorías de edad. La n se refiere al número de variables que presentó el patrón y la simbología (- y .) es igual a la de la tabla 3.

PATRON	E 1-4		E 1-4		E 2-4		E 2-4	
	HEMBRAS		MACHOS		HEMBRAS		MACHOS	
	n	%	n	%	n	%	n	%
1 sola	32	86.5	35	94.6				
2 sola	26	70.3	30	81.1	27	73.0	26	70.3
3 sola	26	70.3	21	56.7	25	67.6	22	59.4
4 sola	28	75.7	22	59.4	27	73.0	24	64.9
4, 3, 2, 1	24	64.9	21	56.7	25	67.6	22	59.4
4-3, 2, 1	6	16.2	9	24.3				
4-2, 1	1	2.7	3	8.1				
4, 3-2, 1			1	2.7				
4-3, 2					2	5.4	10	27.0
4, 3-2					2	5.4	1	2.7
4-1	3	8.1	2	5.4				
4-2					8	21.6	3	8.1

ANEXO 3

Agregación de las poblaciones de *Thomomys umbrinus* estudiadas en el Eje Volcánico Transverso, de acuerdo con un análisis de Duncan. Las líneas indican subgrupos sin diferencias significativas ($p \leq 0.05$). Se examinaron 24 variables craneales en tres edades (2 = subadultos; 3 = adultos; 4 = viejos) en cada uno de los sexos por separado. Los nombres de las localidades van de acuerdo con la tabla 5.

HEMBRAS 2					
LTC	LNA	LMX	LFO	LAC	LBC
TO	TO	TO	SC	SO	MM
VU	PE	MM	OR	MM	AB
PE	SO	VU	TO	AB	TO
MM	OR	SO	VU	PE	PE
OR	AB	PU	LV	TO	SO
AB	MM	ST	PE	ST	LV
AL	AL	AB	AB	AL	VU
LV	LV	LV	AL	SC	ST
SA	PU	PE	SA	OR	AL
SC	VU	SA	SO	VU	OR
SO	SA	OR	MM	PU	SC
ST	ST	SC	PU	LV	SA
PU	SC	AL	ST	SA	PU
ARO	AIO	ACA	ABP	LDI	LHM
VU	VU	SC	VU	TO	TO
TO	MM	MM	SO	PE	MM
MM	AB	TO	AB	SO	VU
OR	OR	AL	PE	AB	AB
AB	PE	AB	SA	SA	OR
AL	AL	VU	AL	ST	SA
PE	TO	PE	ST	LV	AL
SO	LV	ST	MM	AL	ST
LV	ST	OR	OR	SC	PE
SA	SO	SC	TO	MM	SC
SC	SA	LV	LV	OR	LV
ST	PU	PU	SC	VU	PU
PU	SA	PU	PU	PU	PU
LPO	ATM	AAB	HRO	HBR	HMC
MM	VU	VU	MM	SO	SO
PE	TO	MM	LV	MM	MM
SO	AB	AL	PE	PE	AL
ST	MM	SO	SO	AL	VU
SA	LV	ST	VU	TO	LV
VU	SC	TO	AB	AB	AB
TO	AL	AB	TO	ST	ST
AL	SO	SC	OR	SC	SC
AB	ST	PE	SA	OR	TO
OR	OR	LV	SC	LV	SA
PU	SA	SA	ST	VU	PE
LV	PE	OR	AL	SA	OR
SC	PU	PU	PU	PU	PU

ANEXO 3.- Continuación...

		HEMBRAS 2					
		LMD	LPC	HDI	HAM	HPM	
ST	LDI	MM	MM	MM	MM	MM	MM
MM		TO	AB	SO	SO	SC	SC
PE		SO	PE	PE	PE	AB	AB
VU		AL	AL	TO	AB	TO	TO
AB		AB	TO	AB	ST	AL	AL
SA		ST	SO	VU	VU	ST	ST
OR		PE	ST	ST	AL	PE	PE
AL		VU	SA	AL	OR	LV	LV
SC		SA	LV	SC	LV	SC	SC
TO		SC	SC	PU	SC	SA	SA
SO		LV	SC	LV	SA	OR	OR
LV		OR	VU	OR	PU	VU	VU
PU		PU	PU	SA	PU	PU	PU
		HEMBRAS 3					
		LTC	LNA	LMX	LFO	LAC	LBC
TO		LV	VU	OR	OR	MM	MM
OR		TO	LV	VU	VU	OR	OR
VU		OR	TO	TO	TO	LV	TO
LV		AL	MA	OR	SC	AL	LV
MM		VU	OR	ST	MA	VU	VU
MA		MA	MM	MM	AL	ST	MA
AL		SC	SC	AL	ST	MA	SC
SC		ST	AL	LV	LV	SC	AL
ST							ST
		ARO	AIO	ACA	ABP	LDI	LHM
VU		VU	VU	TO	VU	TO	MM
OR		MM	OR	MM	MM	LV	VU
AL		AL	AL	OR	TO	AL	OR
MA		LV	LV	ST	OR	ST	SC
MM		OR	OR	AL	AL	SC	LV
TO		TO	MA	LV	LV	MM	AL
LV		SC	ST	SC	SC	MA	MA
SC		SC	LV	LV	MA	VU	ST
		LPO	ATM	AAB	HRO	HBR	HMC
MA		MA	VU	VU	MM	OR	TO
OR		TO	MA	VU	TO	TO	SC
MM		AL	MM	TO	LV	MM	MM
LV		LV	AL	OR	OR	LV	ST
TO		MM	OR	TO	MA	MA	AL
VU		SC	ST	ST	ST	VU	OR
ST		ST	SC	AL	AL	ST	MA
AL		OR	LV	LV	SC		VU
SC							LV

ANEXO 3.- Continuación...

		MACHOS 2					
LTC		LNA	LMX	LPO	LAC	LBC	
VU	PU	PU	PE	MM	PE	PE	
MM	AB	MA	OR	PE	MA	AB	
PE	PE	ST	VU	AB	AB	MM	
SC	AL	MM	AB	MM	PU	VU	
AB	SC	VU	SC	SC	VU	MA	
MA	ST	ST	MA	MA	ST	SC	
ST	MM	SC	PE	ST	OR	ST	
OR	OR	AL	AL	AL	AL	OR	
AL	MA	OR	OR	PV	OR	AL	
PU	MA				AL	PU	
ARO		AIO	ACA	ABP	LDI	LHM	
AL	VU	MM	VU	MM	MM	VU	
VU	MA	ST	MM	MM	ST	AB	
MA	PE	PE	PE	PE	PE	MM	
SC	MM	AB	MA	SC	AB	MA	
AB	AB	VU	AL	AL	SC	SC	
OR	OR	AL	MA	MA	AL	ST	
PU	ST	SC	OR	VU	MA	OR	
MM	AL	OR	AB	PU	VU	AL	
PE	SC	PU	PU	PU	OR	PE	
ST	PU					PU	
LPO		ATM	AAB	HRO	HBR	HMC	
VU	VU	MM	VU	VU	MM	MM	
MM	MA	ST	MM	MM	PE	AB	
PE	MM	SC	PE	MA	AL	AL	
MA	SC	PE	MA	PE	ST	ST	
PU	SC	ST	AL	OR	PU	SC	
ST	PE	OR	SC	AB	SC	MA	
OR	AL	AL	PE	MA	AB	VU	
AL	AB	AB	AB	ST	MA	PE	
AB	PU	OR	OR	AL	VU	OR	
SC	SC	PU	PU	SC	OR	PU	
HBI		LMD	LPC	HDI	HAM	HPM	
MM	MM	MM	MA	MM	MM	AB	
ST	AL	AB	PE	PE	MA	MM	
PE	ST	SC	AL	AL	ST	MA	
AB	MA	SC	PE	AB	PE	SC	
MA	SC	PE	AL	VU	VU	ST	
AL	PE	AB	MA	AB	AB	AL	
VU	AB	OR	VU	VU	AL	PE	
OR	OR	PU	PU	ST	OR	PU	
SC	VU	OR	OR	OR	SC	OR	
PU	VU	VU	OR	SC	PU	VU	

ANEXO 3.- Continuación...

MACHOS 3					
LTC	LNA	LMX	LFO	LAC	LBC
TO	AL	TO	SC	AL	AL
OR	TO	AL	OR	TO	AB
AL	OR	ST	TO	AB	TO
AB	ST	OR	OR	OR	ST
ST	AB	SC	AL	SC	OR
SC	SC	AB	ST		SC
ARO	AIO	ACA	ABP	LDI	LHM
AL	AB	AL	TO	TO	AL
AB	OR	ST	ST	ST	OR
TO	TO	AB	AL	AL	TO
OR	SC	TO	SC	AB	TO
ST	ST	SC	OR	SC	SC
SC	AL	OR	AB	OR	ST
					AB
LPO	ATM	AAB	HRO	HBR	HMC
ST	SC	ST	TO	AL	AL
AL	TO	AL	OR	TO	TO
TO	AL	TO	AL	ST	ST
OR	OR	SC	AB	AB	TO
AB	ST	OR	ST	SC	SC
SC	AB	AB	SC	OR	OR
HBI	LMD	LPC	HDI	HAM	HPM
ST	AL	AL	AL	AL	AL
AL	ST	AB	ST	TO	ST
TO	AB	OR	AB	ST	AB
OR	TO	ST	OR	AB	SC
AB	OR	TO	TO	OR	TO
SC	SC	SC	SC	SC	OR
MACHOS 4					
LTC	LNA	LMX	LFO	LAC	LBC
VU	MA	VU	OR	MM	MM
OR	VU	MA	VU	OR	OR
TO	OR	TO	TO	VU	VU
MM	MM	OR	MM	AL	TO
AL	TO	MM	AL	TO	AL
MA	AL	ST	SA	MA	ST
ST	SA	SA	ST	ST	MA
SA	ST	AL	MA	SA	SA

ANEXO 3.- Continuación...

		MACHOS 4					
ARO		AIO	ACA	ABP	LDI	LHM	
VU		VU	VU	VU	VU	VU	VU
OR		MM	MA	MM	OR	MM	OR
AL		MA	AL	AL	AL	OR	TO
MM		TO	MM	TO	TO	AL	SA
MA		AL	TO	SA	MM	SA	MA
TO		OR	OR	ST	ST	MA	ST
SA		ST	SA	AL	SA		
ST		SO	SA	OR			
LPO		ATM	AAB	HRO	HBR	HMC	
MM		VU	VU	MM	OR	OR	OR
OR		OR	MA	VU	VU	MM	MM
MA		MA	AL	OR	MA	MA	MA
VU		TO	MM	TO	MM	VU	VU
TO		SA	OR	MA	AL	AL	ST
ST		ST	ST	SA	TO	ST	TO
AL		MM	TO	AL	ST	SA	SA
SA		AL	SA	ST	SA		
HBI		LMD	LPC	HDI	HAM	HMP	
MM		MM	MA	MA	MM	MA	MA
OR		VU	OR	VU	VU	MM	ST
ST		OR	MM	MM	OR	ST	AL
TO		AL	AL	OR	TO	OR	OR
VU		MA	VU	AL	AL	VU	TO
AL		ST	TO	TO	ST	TO	SA
SA		TO	ST	SA	SA		
MA		SA	SA				