



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMPARACIÓN MORFOMÉTRICA Y CARIOTÍPICA  
ENTRE POBLACIONES DE *Heteromys*  
*desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) AL  
SURESTE DEL ESTADO DE VERACRUZ

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

BIÓL. SALVADOR RAMÍREZ VITE

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO A. CERVANTES REZA

MÉXICO, D.F.

MARZO 2009



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de noviembre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **RAMÍREZ VITE SALVADOR** con número de cuenta **505017071** con la tesis titulada "**COMPARACIÓN MORFOMÉTRICA Y CARIOTÍPICA ENTRE POBLACIONES DE *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) AL SURESTE DEL ESTADO DE VERACRUZ**", realizada bajo la dirección del **DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA**:

Presidente: DRA. SANDRA LUZ GÓMEZ ARROYO  
Vocal: M. en C. MARÍA DE LOS ÁNGELES AGUILAR SANTAMARÍA  
Secretario: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA  
Suplente: DRA. ALONDRA CASTRO CAMPILLO  
Suplente: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de febrero de 2009.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

# Agradecimientos

---

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo brindado a través de la beca no. 188996.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la beca otorgada.

Miembros del Comité Tutorial:

Dr. Fernando A. Cervantes Reza

Dra. Alondra Castro Campillo

Dra. Sandra Luz Gómez Arroyo

**Q**uiero agradecer abiertamente al Dr. Fernando A. Cervantes por la dirección de esta tesis, pero especialmente por su amistad, además por todas sus enseñanzas y conocimiento compartido a lo largo de diez años en mi formación como Mastozoólogo.

**C**on mucho orgullo le doy gracias a mi hermano y colega Nahú por su dedicación y asistencia incondicional en el trabajo de campo y laboratorio, siendo clave en la culminación de este trabajo. Pero principalmente por todos estos años de apoyo mutuo, así como esos tiempos buenos y malos que hemos vivido juntos.

**T**ambién agradezco a mi amigo y colega Omar Villegas por su ayuda total en el trabajo de campo, por esas aventuras que vivimos en la conquista de la Sierra de "Los Tuxtlas". De igual forma a toda su familia por la atención recibida en Catemaco y que fue de gran ayuda en las salidas del trabajo de campo.

**A** los integrantes del comité tutorial Dra. Alondra Castro Campillo, Dra. Sandra Gómez Arroyo y Dr. Fernando A. Cervantes por su interés y sugerencias durante el desarrollo de este trabajo.

**A** los miembros del jurado M en C. Ma. De Los Ángeles Aguilar y Dr. Joaquín Arroyo por la revisión final y sus comentarios que fueron de mucha ayuda en la mejora de este manuscrito.

**Al** M en C. Javier Martínez del laboratorio de Citogenética del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM por su ayuda, sugerencias y enseñanzas en

la clasificación de los cromosomas, toma de fotomicrografías, pero sobre todo por su tiempo en horarios fuera de su trabajo.

**A** la M en C. Rosa María González y al Dr. Jesús Martínez de la Universidad Autónoma de Puebla por sus enseñanzas y tiempo en prácticas de bandeado cromosómico. Así mismo, a su familia por recibirme en su casa en diversas ocasiones en la ciudad de Puebla.

**A** todas las personas que también colaboraron en el trabajo de campo: Aida Trejo, Xóchitl Isidro, Oscar Pérez, Agustín Jiménez, Lázaro Guevara, Gibrán Estua.

**Al** guía Ismael Martínez conocedor de la Sierra de Los Tuxtlas por su ayuda en diversas ocasiones.

**Al** M en C. Pedro Mercado por permitir que trabajara en el laboratorio de Fanerogámica del Instituto de Biología, UNAM para la elaboración de las laminillas.

**A** la Dra. Guadalupe Palomino por permitir que se trabajara en el laboratorio de Citogenética, que está a su cargo del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM para la toma de microfotografías.

**A** la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", del Instituto de Biología, UNAM, por el vehículo proporcionado, pero especialmente al M en C. Álvaro Campos por su tiempo para trasladarnos a los diferentes puntos de colecta.

**A** la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), por las facilidades otorgadas para la colecta de los organismos, principalmente a las autoridades de la Reserva de la Biósfera “Los Tuxtlas”, con sede en Catemaco, Veracruz.

**A** las autoridades de la localidad Adolfo López Mateos, en la Sierra de Santa Marta, fundamentalmente a los integrantes del Grupo de Ecoturismo “Selva El Marinero” por su asistencia durante el trabajo de campo.

**A** las autoridades del poblado Santanón, muy especialmente al Sr. Florentino y Familia por recibirnos en su casa y proporcionarnos un espacio durante el trabajo de campo al volcán San Martín Pajapan.

**A** Sunny García por su apoyo en la toma de fotografías de los molariformes para representar a cada una de las categorías de edad.

**A** Aida, Betty y Xóchitl por su amistad desinteresada e incondicional, pero principalmente por esos momentos alegres que hayamos compartido juntos.

**A** los Maestros Fernando Mendoza Quijano (q.e.p.d.) y Sol de Mayo Mejénes por ser las personas que me iniciaron en el estudio con los mamíferos, son y serán siempre un ejemplo a seguir por su entusiasmo y dedicación en el trabajo de campo.

**A** las maestras Julieta Vargas y Yolanda Hortelano por su amistad, atención en el aspecto laboral y personal, dentro y fuera de la colección. Gracias por su

tiempo y enseñanzas que han sido parte de mi formación como profesionista en este campo tan hermoso de la Mastozoología.

Con el afán de no omitir ningún nombre, agradezco a todos mis compañeros que forman y han formado parte de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM con quienes he colaborado y aprendido mucho.

**A Joel** por su amistad y apoyo dentro del laboratorio.

**A Maribel** por su asistencia administrativa dentro de la colección cuando así lo solicité.

**Al Sr. Odilón** por trasladarnos del Instituto-Terminal de autobuses-Instituto en varias ocasiones durante las salidas de campo.

**A mis papás** por todo su amor, confianza y apoyo que siempre me han brindado, que con su ejemplo de trabajo, responsabilidad y honradez me han dado la oportunidad de progresar en el aspecto personal y profesional.

**A mis hermanos** por apoyarme en todo momento, pero esencialmente por la comunicación constante que existe entre nosotros y por los momentos amargos en que hemos salido adelante.

**A mis tíos Casto y Margarita** por ayudarme siempre y en cualquier circunstancia, son parte importante en mis logros personales, así como a las niñas Margarita Claudia y Carla Paola por recibirnos y hacernos sentir como en casa durante todo el tiempo que vivimos con ustedes.

# *Dedicatoria*

---

*Con amor, respeto y admiración dedico esta tesis a:*

## **MIS PAPÁS**

*María Isaías y Salvador,*

## **MIS HERMANOS**

*María Graciela, José Nahú y Jesús Guadalupe,*

## **MIS TÍOS**

*Margarita y Casto,*

## **MI ABUELITA**

*María,*

## **MI TÍA**

*Blanca,*

## **LAS NIÑAS PRECIOSAS**

*María de Jesús, Margarita Claudia,*

*Yuzari Guadalupe y Carla Paola*

## CONTENIDO

<b>LISTA DE CUADROS</b> .....	<b>iv</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>vii</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>x</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>xi</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
1.1. DIAGNOSIS DE LA ESPECIE .....	1
1.2. ANTECEDENTES .....	6
1.2.1. Variación morfométrica .....	6
1.2.2. Variación Cariológica .....	9
<b>2. HIPÓTESIS</b> .....	<b>15</b>
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	<b>16</b>
3.1. General .....	16
3.2. Particulares .....	16
<b>4. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>17</b>
4.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO .....	17
4.2. TRABAJO DE CAMPO .....	19
4.3. TRABAJO DE LABORATORIO .....	20
4.3.1. Análisis morfométrico .....	20
4.3.2. Análisis cromosómico .....	27

<b>5. RESULTADOS</b> .....	<b>31</b>
5.1. VARIACIÓN NO GEOGRÁFICA .....	31
5.1.1. Variación morfométrica debida a la edad .....	31
5.1.2. Variación sexual .....	35
5.1.3. Variación individual .....	36
5.2. VARIACIÓN GEOGRÁFICA .....	40
5.2.1. Análisis de conglomerados .....	40
5.2.2. Análisis de componentes principales .....	43
5.2.3. Análisis discriminantes .....	51
5.2.4. Análisis cromosómico .....	55
<b>6. DISCUSIÓN</b> .....	<b>72</b>
<b>7. CONCLUSIONES</b> .....	<b>81</b>
<b>8. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>82</b>
<b>APÉNDICE I</b>	
Lista de ejemplares y localidades de procedencia de <i>Heteromys</i> <i>desmarestianus</i> examinados .....	91
<b>APÉNDICE II</b>	
Comparación por sexo de variables somáticas y craneales entre las categorías de edad de <i>Heteromys desmarestianus</i> provenientes del volcán San Martín Tuxtla, Sierra de Santa Marta y volcán San Martín Pajapan .....	93
<b>APÉNDICE III</b>	
Variación morfométrica de acuerdo al sexo por categorías de edad en individuos de <i>Heteromys desmarestianus</i> provenientes del volcán San Martín Tuxtla, Sierra de Santa Marta y del volcán San Martín Pajapan .....	104

**APÉNDICE IV**

Variación individual por categorías de edad en individuos de  
*Heteromys desmarestianus* provenientes del volcán San Martín Tuxtla,  
Sierra de Santa Marta y del volcán San Martín Pajapan ----- 114

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1	
Características cromosómicas del género <i>Heteromys</i> (Patton y Rogers, 1993) -----	10
Cuadro 2	
Valores promedio de los coeficientes de variación en adultos, de las edades IV y V, para cada uno de los caracteres por localidad específica -----	39
Cuadro 3	
Variación explicada por los dos primeros componentes principales y los 11 caracteres que contribuyen a explicar la variación para tres poblaciones de <i>Heteromys desmarestianus</i> -----	44
Cuadro 4	
Tamaño de muestra, Medias (mm) $\pm$ desviación estándar y rango mínimo-máximo (min-max) de 11 variables craneales obtenidas en individuos adultos de tres poblaciones de <i>Heteromys desmarestianus</i> , en el estado de Veracruz -----	46
Cuadro 5	
Variación explicada por los tres primeros componentes principales y los ocho caracteres que contribuyen a explicar la variación para seis poblaciones de <i>Heteromys desmarestianus</i> -----	48
Cuadro 6	
Medias (mm) y tamaño de muestra (entre paréntesis) de ocho variables craneales de las tres poblaciones de <i>Heteromys desmarestianus</i> de este estudio más tres obtenidas de la literatura (Rogers y Schmidly, 1982) -----	50
Cuadro 7	
Análisis canónico discriminante de <i>Heteromys desmarestianus</i> de los Tuxtlas, Veracruz -----	52

Cuadro 8

Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante lineal aplicado a *Heteromys desmarestianus* de los Tuxtlas, Veracruz ----- 54

Cuadro 9

Valores absolutos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los 30 pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, de una población en la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz ----- 58

Cuadro 10

Valores relativos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) en los pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, provenientes de una población en la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz ----- 59

Cuadro 11

Valores absolutos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los 30 pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, de una población del volcán San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz ----- 63

Cuadro 12

Valores relativos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) en los pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, provenientes de una población en el volcán San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz ----- 64

Cuadro 13

Valores absolutos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los 30 pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, de una población en el volcán San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz ----- 67

Cuadro 14

Valores relativos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) en los pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, provenientes de una población del volcán San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz ----- 68

Cuadro 15

Comparación de atributos cariotípicos de *Heteromys desmarestianus* en las tres poblaciones bajo estudio ----- 69

Cuadro 16

Comparación de cada uno de los pares cromosómicos entre las tres poblaciones bajo estudio de *Heteromys desmarestianus* ----- 70

Cuadro 17

Comparación cromosómica entre algunas poblaciones de *Heteromys desmarestianus* ( $2n = 60$ ), referente al número fundamental y a la morfología de los pares cromosómicos ----- 80

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1	
Ejemplar hembra adulto de <i>Heteromys desmarestianus</i> proveniente del poblado Adolfo López Mateos en la Sierra de Santa Marta, Veracruz (Foto S. Ramírez-Vite) -----	2
Figura 2	
Distribución geográfica del ratón de abazones <i>Heteromys desmarestianus</i> en México (Villa y Cervantes, 2003) -----	4
Figura 3	
Localidades de muestreo de <i>Heteromys desmarestianus</i> que fueron empleadas en análisis morfométricos previos a este trabajo -----	5
Figura 4	
Localidades geográficas de cinco citotipos conocidos para <i>Heteromys desmarestianus</i> en México (modificado de Rogers, 1989)-----	12
Figura 5	
Variación cariotípica encontrada por Rogers (1989) en <i>Heteromys desmarestianus</i> para México -----	13
Figura 6	
Ubicación de los sitios en donde se desarrolló el trabajo de campo en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas: a) Volcán San Martín Tuxtla; b) Sierra de Santa Marta; c) Volcán San Martín Pajapan (modificado de Siemens, 2004) -----	18
Figura 7	
Medidas somáticas convencionales de un mamífero que se utilizaron para el análisis morfométrico de ejemplares de <i>Heteromys desmarestianus</i> recolectados en el área de estudio -----	21

Figura 8	
Medidas craneales obtenidas para el análisis morfométrico de ejemplares de <i>Heteromys desmarestianus</i> recolectados en el área de estudio -----	21
Figura 9	
Hilera maxilar de dientes de <i>Heteromys desmarestianus</i> , ilustrando los patrones de desgaste para asignar las seis categorías de edad (I-VI) --	25
Figura 10	
Número de variables que forman subgrupos por categorías de edad, en cada una de las localidades específicas en machos y hembras -----	33
Figura 11	
Valores promedio de los coeficientes de variación (CV) por categorías de edad, para cada una de las localidades específicas -----	37
Figura 12	
Fenogramas que muestra las relaciones de similitud craneométrica entre poblaciones de <i>Heteromys desmarestianus</i> en el estado de Veracruz -----	41
Figura 13	
Mapa que ilustra todas las localidades específicas empleadas en los análisis de variación geográfica -----	42
Figura 14	
Proyección bidimensional sobre los primeros dos componentes principales basados en una matriz de correlación entre todos los caracteres de las tres poblaciones estudiadas de <i>Heteromys desmarestianus</i> -----	45
Figura 15	
Proyección bidimensional sobre los primeros dos componentes principales basados en una matriz de correlación entre todos los caracteres de las tres poblaciones estudiadas de <i>Heteromys desmarestianus</i> y de tres poblaciones más de la literatura (*; Rogers y Schmidly, 1982) -----	49

Figura 16	
Diagrama de dispersión sobre la primera y segunda variable canónica para 45 ejemplares de <i>Heteromys desmarestianus</i> -----	53
Figura 17	
Cariotipo convencional del ratón de abazones, <i>Heteromys desmarestianus</i> proveniente de la población de la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz -----	56
Figura 18	
Idiograma del cariotipo convencional del ratón de abazones, <i>Heteromys desmarestianus</i> , en la población de la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz -----	57
Figura 19	
Cariotipo convencional del ratón de abazones, <i>Heteromys desmarestianus</i> provenientes de la población San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz -----	61
Figura 20	
Idiograma del cariotipo convencional del ratón de abazones, <i>Heteromys desmarestianus</i> , en la población San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz -----	62
Figura 21	
Cariotipo convencional del ratón de abazones, <i>Heteromys desmarestianus</i> provenientes de la población San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz -----	65
Figura 22	
Idiograma del cariotipo convencional del ratón de abazones, <i>Heteromys desmarestianus</i> , en la población del volcán San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz -----	66

## ***RESUMEN***

---

Se estudió la variación intra e interpoblacional de tres poblaciones del ratón de abazones *Heteromys desmarestianus* procedentes de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, con base en caracteres morfométricos y cariológicos. Para efectos de comparación a este análisis se sumó el de tres poblaciones de la región mencionadas en la literatura. En el análisis morfométrico se examinaron 15 variables craneales y cuatro externas de 125 ejemplares, encontrándose diferencias significativas entre organismos adultos (edades IV y V) y jóvenes (edades I-III). En contraste, no hubo diferencias significativas entre machos y hembras, por lo tanto no hay dimorfismo sexual en estas poblaciones. Los análisis multivariados mostraron que las poblaciones de Santa Marta y San Martín Pajapan son más similares morfométricamente entre sí que lo que cada una de ellas es con la de San Martín Tuxtla y la de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Además se halló que los individuos de San Martín Tuxtla fueron los más pequeños de la región, mientras que los de la Estación de Biología fueron los más grandes. El cariotipo convencional encontrado en las tres poblaciones de *H. desmarestianus* confirmó que el número diploide  $2n$  es de 60 cromosomas, pero con pequeñas diferencias en la morfología y número fundamental en comparación con otras poblaciones. Tres nuevos citotipos son descritos para este estudio. No obstante, los individuos de Santa Marta presentaron un número fundamental no descrito anteriormente (NF = 84). Por otra parte la morfología de los cromosomas sexuales XY no fueron diferentes a lo descrito anteriormente. Los resultados muestran que *H. desmarestianus* es un mamífero con un potencial evolutivo amplio, pues muestra una variación morfométrica y cariológica para regiones tan cercanas. Al parecer, ciertas poblaciones de esta especie se encuentran en etapa de diferenciación. Sin embargo, antes de tomar una decisión acerca de las relaciones taxonómicas entre las poblaciones de esta especie en Los Tuxtlas, Veracruz, serían recomendables estudios adicionales para conocer el panorama completo de la evolución cromosómica, flujo genético, diferencias a nivel molecular, entre otros, de *H. desmarestianus*, haciendo las comparaciones en toda su área de distribución.

**Palabras clave:** cariotipos, *Heteromys desmarestianus*, Heteromyidae, variación morfométrica, Los Tuxtlas, Veracruz, México.

## ***ABSTRACT***

---

Morphometric and karyotypic variation was studied in *Heteromys desmarestianus* from three populations in Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, and information on three populations gathered from literature as comparison. Four external and 15 cranial measurements were analyzed from 125 specimens. The age categories I and III were significantly different from age IV and V that represent adults. In contrast, there were no significant sexual differences among these populations. Multivariate analysis showed that Santa Marta and San Martín Pajapan populations are more similar between them than any of them is to either San Martín Tuxtla or Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”. Mice from San Martín Tuxtla are smaller than all other samples, whereas the population from Estación de Biología was the largest one. It was confirmed the diploid number = 60 chromosomes, but with karyotypic variants in number of autosomal arms. Three new cytotypes are presented here. The Population Santa Marta was characterized by a fundamental number of 84 unknown at this moment. The sex chromosomes XY were not different from previous reports. The results show that *H. desmarestianus* is a mammal with an evolutionary broad potential, because shows a considerable morphometric and karyological variation for close localities. Apparently, certain populations of this species are in stage of differentiation. However, making decisions about taxonomic relationships between these populations in Los Tuxtlas, Veracruz, further studies are necessary such as chromosomal evolution, gene flow, molecular differences around all the range of *H. desmarestianus*.

**Key words:** karyotypes, *Heteromys desmarestianus*, Heteromyidae, morphometric variation, Los Tuxtlas, Veracruz, México.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los ratones espinosos del género *Heteromys* se sitúan dentro de la Familia Heteromyidae (Hafner *et al.*, 2007; Wilson y Reeder, 2005) y se caracterizan por poseer abazones o sacos de piel, que se abren externamente como en las tuzas y que utilizan para depositar y transportar el alimento antes de masticarlo. La Familia se encuentra dividida en tres Subfamilias (Patton, 1993, 2005; Villa y Cervantes, 2003; Williams *et al.*, 1993; Wilson y Reeder, 1993, 2005): Dipodomyinae que incluye a las ratas canguro del género *Dipodomys*; Perognathinae a los ratones de abazones de los géneros *Chaetodipus* y *Perognathus* y, por último, a Heteromyinae en donde se ubican los ratones espinosos de los géneros *Liomys* y *Heteromys*, este último con tres especies distribuidas en México (*H. desmarestianus*, *H. Gaumeri* y *H. nelsoni*; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005).

### 1.1. DIAGNOSIS DE LA ESPECIE

De acuerdo con Villa y Cervantes (2003) y Williams *et al.* (1993) *Heteromys desmarestianus* (Fig. 1) es un roedor de tamaño grande para el género con cola larga en relación con la longitud de la cabeza y el cuerpo; posee pelo hispido con coloración variada entre gris oscuro o pardo oscuro; ocasionalmente presenta una línea lateral leonada clara que separa la coloración dorsal oscura de la parte ventral blanca. La superficie externa de las extremidades anteriores es gris. Las orejas oscuras, por lo general, son más claras que el resto de la cabeza y, por lo común, carecen de borde blanco. El lado externo de las extremidades anteriores



Figura 1. Ejemplar hembra adulto de *Heteromys desmarestianus* proveniente del poblado Adolfo López Mateos en la Sierra de Santa Marta, Veracruz (Foto S. Ramírez-Vite).

es gris, sobreteñido con pardo. La cola es bicolor, siendo oscura dorsalmente y blanquecina abajo, con pelaje esparcido solamente y sin pincel terminal. Las medidas convencionales externas (mm) son: longitud total, 235-345; cola vertebral, 115-186; pata trasera, 30-42; oreja desde la escotadura, 12-19.

La distribución exclusivamente neotropical de la especie abarca desde Panamá hasta nuestro país y se encuentra principalmente en bosques mesófilos de montaña, así como en la selva alta perennifolia de los estados de Veracruz, Oaxaca y Quintana Roo (Fig. 2; Villa y Cervantes, 2003). En particular en el estado de Veracruz, hasta hace poco, su distribución conocida incluía registros desde San Andrés Tuxtla hasta Catemaco (Fig. 3; Hall, 1981; Rogers y Schmidly, 1982; Villa y Cervantes, 2003). Sin embargo, debido a la ocurrencia de selva alta perennifolia y a las condiciones climáticas similares, se predijo que dentro del estado, la especie podría distribuirse también hacia el este, más allá del Lago Catemaco, en la Sierra de Santa Marta y en el Volcán San Martín Pajapan, en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, así como en hábitats similares en los estados de Tabasco y Campeche. La presencia de la especie en la Sierra de Santa Marta se confirmó durante un trabajo de prospección que se hizo en el año de 2004, cuando se recolectó un ejemplar de *H. desmarestianus* en la localidad Adolfo López Mateos. Más adelante, González Christen (2008) y Villegas (2007) también registraron a la especie en la Sierra de Santa Marta y en el volcán San Martín Pajapan. Como la especie es politípica y tres de sus subespecies se distribuyen en México (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005), a partir de este hallazgo se consideró



Figura 2. Distribución geográfica del ratón de abazones *Heteromys desmarestianus* en México (Villa y Cervantes, 2003).

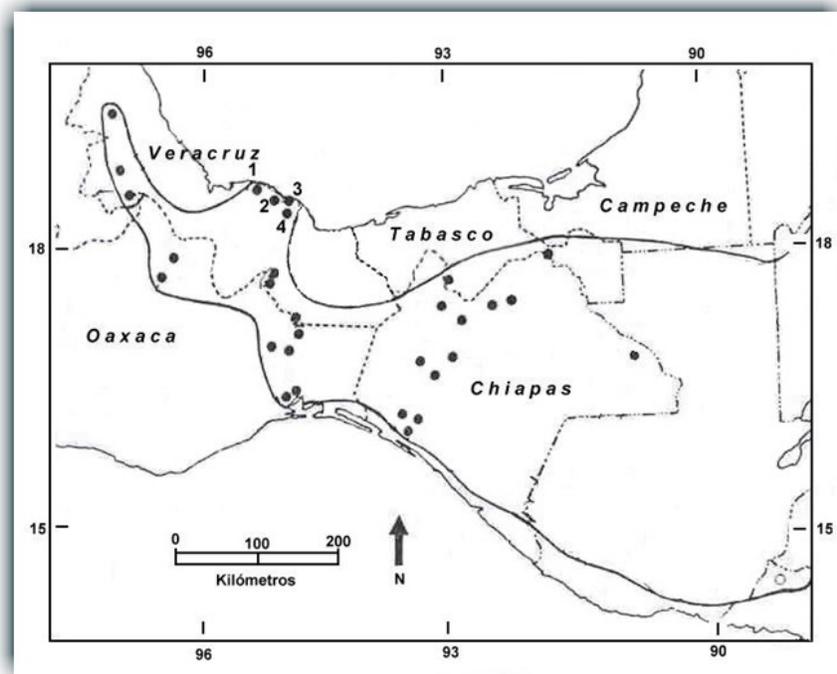


Figura 3. Localidades de muestreo de *Heteromys desmarestianus* que fueron empleadas en análisis morfométricos previos a este trabajo. Los puntos 1-2 corresponden a San Andrés Tuxtla, 3 a la Estación de Biología Los Tuxtlas, IBUNAM y 4 al Lago Catemaco, en el estado de Veracruz (modificado de Rogers y Schmidly, 1982).



importante analizar la variación intra e interpoblacional en las localidades de Veracruz, ya que la distribución relativamente amplia y fragmentada de las poblaciones de *H. desmarestianus* sugería que estas podrían mostrar variaciones en sus características morfológicas y genéticas, como ha sido documentado para otras especies de roedores (Martínez-Coronel *et al.*, 2006).

## 1.2. ANTECEDENTES

### 1.2.1. VARIACIÓN MORFOMÉTRICA

La importancia de estudiar la variación morfológica radica en que ésta es reconocida como uno de los elementos fundamentales del proceso evolutivo de los seres vivos; es decir, que la variabilidad fenotípica que presentan las poblaciones es el material para la diferenciación y, por ende, también lo es potencialmente para la especiación. Desde el punto de vista evolutivo se pueden distinguir dos tipos de variación biológica. Una es la interna de una población, llamada variación no geográfica o intrapoblacional. Ésta se refiere a las diferencias observadas entre los miembros que la conforman e incluye la influencia que pueden tener la edad (variación ontológica), el sexo (dimorfismo sexual) y la propia variación de cada individuo (variación individual). Otra es entre las poblaciones de una misma especie, llamada variación geográfica o interpoblacional la cual se refiere a la ocurrencia de diferencias observables entre individuos de las poblaciones que conforman a la especie y que se encuentran especialmente segregadas a lo largo de la distribución geográfica de 1 km (Mayr, 1963). Evidentemente, como la variación intrapoblacional afecta a la variación que

se da entre las poblaciones de la especie, es importante determinar primero el tipo y la magnitud de la primera, antes de evaluar la segunda (Diersing, 1976; Genoways, 1973).

El estudio de la variación dentro y entre las poblaciones de una especie, implica diferentes enfoques metodológicos que incluyen el análisis de caracteres morfológicos, morfométricos, cariológicos y moleculares (Santos y Hortelano, 1997). Una aproximación adecuada para obtener una visión integrada de estos enfoques es incluir distintos caracteres al analizar las mismas muestras poblacionales; por ejemplo, obtener las medidas del material óseo y los cariotipos de los mismos ejemplares para analizar la variación como se plantea en este trabajo para los ejemplares de *H. desmarestianus* que se encontraron en la Sierra de Santa Marta en Los Tuxtlas, Veracruz (Fig. 3). Los análisis morfométricos y cariotípicos son importantes para el entendimiento de la variación en la especie en el Estado de Veracruz, especialmente cuando se desconoce el estado taxonómico de las poblaciones de *H. desmarestianus* encontradas al E del Lago Catemaco.

Rogers y Schmidly (1982) y Rogers (1989) ya han estudiado la variación de las poblaciones de la especie bajo estos dos enfoques en la región comprendida entre Los Tuxtlas y Catemaco (Fig. 3). Para el análisis morfométrico utilizaron ejemplares provenientes de San Andrés Tuxtla, de Los Tuxtlas (Estación de Biología Los Tuxtlas, UNAM) y del Lago Catemaco, pero para examinar los cariotipos usaron individuos obtenidos a 15.3 km SE (por carretera) de Catemaco.

Para determinar la variación no geográfica, Rogers y Schmidly (1982) utilizaron ejemplares de la población de Los Tuxtlas en sus análisis morfométricos.



Al analizar la variación ontológica, consideraron seis categorías de edad (I-VI) aún cuando no capturaron individuos de la categoría VI en las poblaciones de Los Tuxtlas, sus resultados mostraron, tanto en machos como en hembras, una tendencia de separación entre los grupos más jóvenes (I-III) y los grupos de edad más viejos (IV y V). Estos autores y, más tarde Best (1993), no encontraron diferencias significativas que evidenciaran dimorfismo sexual.

Por cuanto a la variación geográfica, Rogers y Schmidly (1982) reportaron que los ratones de Los Tuxtlas fueron significativamente mayores que en las poblaciones de San Andrés Tuxtla y Lago Catemaco en la anchura cigomática, mientras que esta población junto con la muestra cercana al Lago Catemaco fueron menores significativamente en longitud de la hilera maxilar de dientes en comparación con la muestra de San Andrés Tuxtla. La longitud mayor del cráneo, la longitud del rostro y la anchura mastoidea fueron significativamente mayores en la muestra de Los Tuxtlas que en la muestra cercana al Lago Catemaco; mientras que la profundidad del cráneo fue mayor en los últimos con respecto de los primeros. Finalmente, la anchura de la constricción interorbital y la longitud nasal no presentaron diferencias significativas entre estas poblaciones. Por lo tanto en el trabajo de Rogers y Schmidly (1982) quedó de manifiesto que existe variación en algunas medidas craneales en las poblaciones de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Dentro de *H. desmarestianus*, hay una tendencia general de disminución en tamaño de norte a sur sobre su rango de distribución. Sin embargo, la muestra de San Andrés Tuxtla en la región del centro de Veracruz no

sigue esta tendencia y son más grandes en muchas medidas craneales (Rogers y Schmidly, 1982).

### 1.2.2. VARIACIÓN CARIOLÓGICA

Los cariotipos convencionales han sido descritos para siete de ocho especies del género *Heteromys*, con números diploides (2n) de 42, 56 y 60 cromosomas, siendo predominante el último en la mayoría de las especies (Cuadro 1). Los cromosomas sexuales son del sistema estándar XX/XY y el X es más grande que el Y, siendo ambos elementos típicamente birrámeos. Una serie de variantes cariotípicas han sido descritos dentro de *H. desmarestianus*, con un número de brazos autosómicos que varían de 66 a 86 (Patton y Rogers, 1993; Cuadro 1). Genoways (1973) describió, pero no mostró, un cariotipo de *H. desmarestianus*, basado en información proporcionada por A. L. Gardner, sin precisar la localidad. Burton *et al.* (1987) mostraron el cariotipo de un ejemplar de *H. desmarestianus* de Belice y Engstrom *et al.* (1987) detallaron los cariotipos convencionales de *H. anomalus*, *H. gaumeri* y *H. desmarestianus*, éste último con ejemplares procedentes de Chiapas. Mascarello y Rogers (1988) describieron y compararon, mediante patrones de bandeo C y G, los cariotipos de *Liomys salvini*, *H. oresterus* y *H. desmarestianus* de Costa Rica; de acuerdo con ellos, inversiones pericéntricas, eventos de fusión/fisión, translocaciones y una inversión paracéntrica, estuvieron involucradas en la reestructuración cariotípica entre estas tres especies. Los estudios cariológicos realizados con el género *Heteromys*



Cuadro 1. Características cromosómicas del género *Heteromys* (Patton y Rogers, 1993). Para minimizar la subjetividad, solamente las clases de autosomas birrámeos y monorrámeos son presentadas. Las especies son listadas en orden alfabético y las letras indican los diferentes citotipos descritos para la especie. 2n = número diploide; NF = número fundamental; m = metacéntrico; sm = submetacéntrico; st= subtlocéntrico; t = telocéntrico. \* Esta forma cariotípica posee un par de autosomas heteromórfico.

Especie	2n	NF	Autosomas		Sexuales		Referencia
			birrámeos	monorrámeos	X	Y	
<i>anomalus</i>	60	68	5	24	sm	st	Engstrom <i>et al.</i> , 1987
<i>desmarestianus</i>							
A	60	86	14	15	sm	sm	Rogers, 1989
B	60	82	12	17	sm	st	Rogers, 1989
C	60	72	7	22	sm	st	Rogers, 1989
D	60	67*	4	24	?	?	Rogers, 1989
E	60	68	5	24	?	?	Rogers, 1989
F	60	86	14	15	st	st-t	Rogers, 1989
G	60	80	11	18	sm	st	Rogers, 1989
<i>gaumeri</i>	56	76	11	16	sm	st	Engstrom <i>et al.</i> , 1987
<i>goldmani</i>	60	76	9	20	sm	st	Rogers, 1989
<i>nelsoni</i>	42	72	16	4	sm	st	Rogers, 1989
<i>oresterus</i>	60	80	10	19	sm	t	Rogers, 1989
no descrita	60	90	16	13	sm	t	Rogers, 1989

demuestran que poseen cariotipos diversos y que existe variación intraespecífica en estas taxas (Cuadro 1).

Rogers (1989) encontró que aún cuando el número diploide de *H. desmarestianus* se mantuvo en 60 cromosomas, el número fundamental mostró considerable variación cariotípica (NF = 67-86), lo que le permitió distinguir siete citotipos, cinco de ellos en organismos provenientes de los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas en México (Cuadro 1; Figs. 4 y 5). El citotipo A (NF = 86), registrado cerca de Catemaco y Sontecomapan, Veracruz es el más cercano al área de estudio de este trabajo y consiste de 14 pares de cromosomas birrámeos y 15 pares monorrámeos. Entre los cromosomas birrámeos, tres pares son metacéntricos (dos de ellos son de tamaño medio y el tercero es pequeño), mientras que el resto incluye un intervalo de tamaño que va de grandes a pequeños con morfología submetacéntrica a subtlocéntrica. El cromosoma sexual X es un submetacéntrico de tamaño grande y el Y es submetacéntrico de mediano a grande (Fig. 5a). Además, Rogers (1989) encontró que este citotipo se compone de cinco arreglos de bandas C de heterocromatina distintos y que permiten observar la presencia de heterocromatina constitutiva en ciertas regiones, la cual usualmente contiene secuencias repetidas de ADN (Sessions, 1990). Esto pone de manifiesto la variación cromosómica de *H. desmarestianus* en la región de Los Tuxtlas (Cuadro 1).

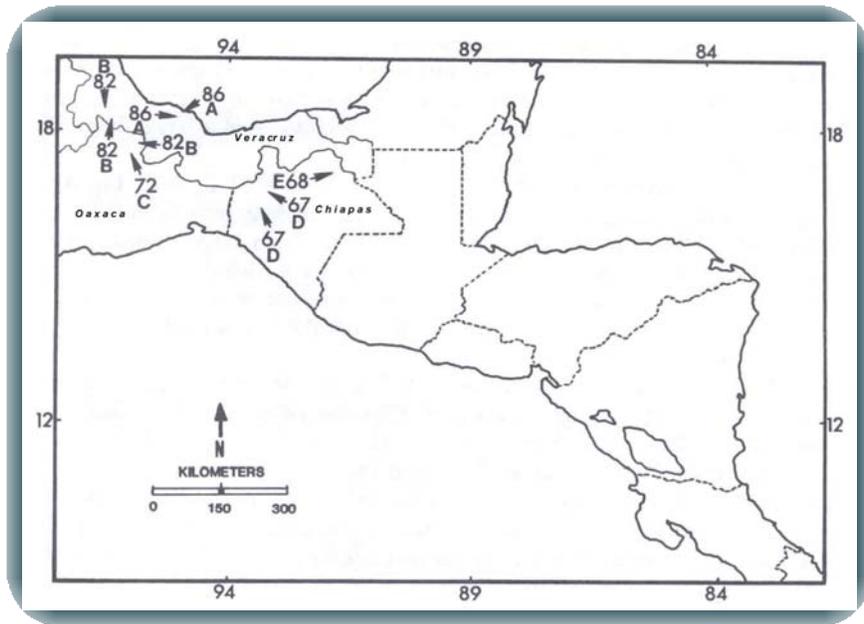


Figura 4. Localidades geográficas de cinco citotipos conocidos para *Heteromys desmarestianus* en México (modificado de Rogers, 1989). Citotipo A: Sontecomapan y cerca del Lago Catemaco, Veracruz; citotipo B: Ojo de Agua y cerca de Motzorongo, Veracruz, también cerca de Tuxtepec, Oaxaca; citotipo C: Vista Hermosa, Oaxaca; citotipo D: cerca de Berriozabal y Rayón, Chiapas; citotipo E: cerca de Palenque, Chiapas. Los números se refieren al número de brazos autosómicos o número fundamental (NF).

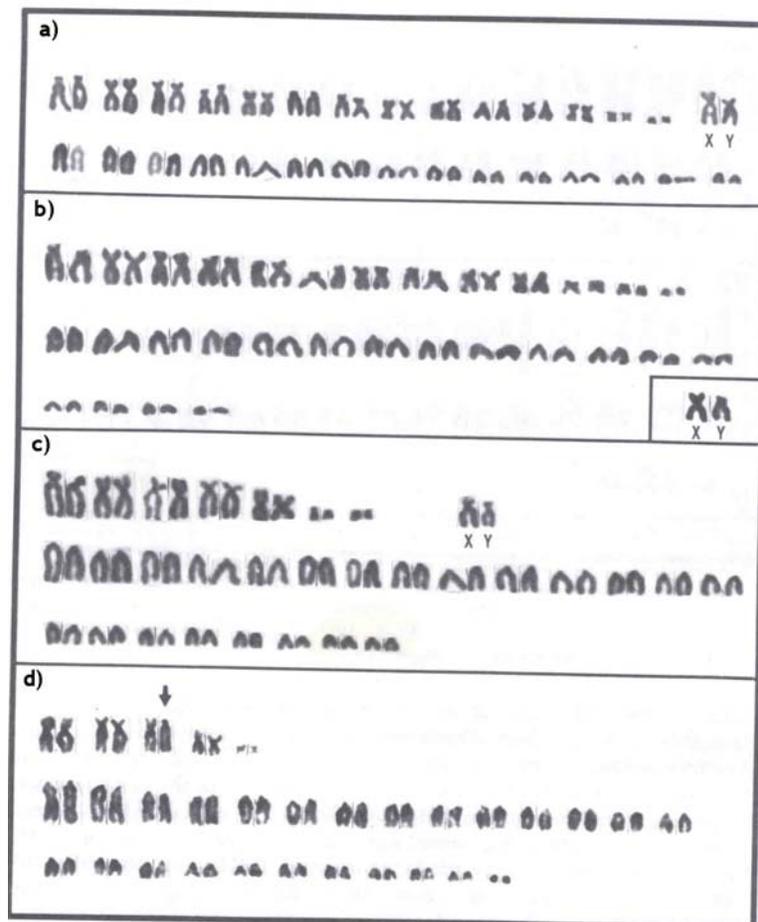


Figura 5. Variación cariotípica encontrada por Rogers (1989) en *Heteromys desmarestianus* para México. (a) Citotipo A (NF = 86) de Sontecomapan, Veracruz. (b) Citotipo B (NF = 82) de Ojo de Agua, cerca de Motzorongo, Veracruz. (c) Citotipo C (NF = 72) de Vista Hermosa, Oaxaca. (d) Citotipo D (NF = 67) en un macho de las cercanías de Berriozábal, Chiapas. El citotipo (e) no fue ilustrado por el autor. La flecha señala un par heteromórfico que estuvo presente en todos los individuos examinados.



Resulta interesante que Rogers y Schmidly (1982) hayan encontrado diferencias morfométricas en poblaciones muy cercanas en Veracruz. Esto, aunado a la variación en el patrón de la heterocromatina que menciona Rogers (1989) para el citotipo A, hace necesario retomar los análisis de la variación morfométrica y cariotípica de *H. desmarestianus* en la entidad. En conjunto, los resultados de este trabajo permitirán documentar la variación morfométrica y cariotípica de la especie en la región y pretenden contribuir a entender la variación intra e interpoblacional en la especie.

## 2. HIPÓTESIS

Se espera, que por la cercanía de la ubicación geográfica y similitud con condiciones ambientales, la variación cariotípica ( $2n = 60$ ;  $NF = 86$ ) y morfométrica de las poblaciones Santa Marta, San Martín Tuxtla y San Martín Pajapan sea semejante, pero dada la tendencia SW-NE de la variación en el tamaño del cráneo, los ejemplares recolectados al este del Lago Catemaco (Santa Marta y San Martín Pajapan) podrían presentar diferencias morfométricas significativas en las medidas craneales, con ejemplares del Volcán San Martín Tuxtla y de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, esto de la región oeste de la Sierra de Los Tuxtlas.



### 3. OBJETIVOS

#### 3.1. GENERAL:

Analizar el grado de variación morfométrica y cariotípica entre las poblaciones de *Heteromys desmarestianus* que habitan en Los Tuxtlas, Sierra de Santa Marta y el Volcán San Martín Pajapan, Veracruz.

#### 3.2. PARTICULARES:

1. Documentar la variación intrapoblacional de *H. desmarestianus* en esa área geográfica con base en el análisis morfométrico de caracteres craneales.
2. Determinar si existe variación geográfica atribuible a diferencias morfométricas del cráneo entre esas poblaciones de *H. desmarestianus*.
3. Describir el cariotipo de ejemplares provenientes de las tres poblaciones.
4. Analizar la variación cromosómica en referencia a la distribución geográfica de esas poblaciones.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se efectuó al sureste del Estado de Veracruz, en particular el Volcán San Martín Tuxtla, la Sierra de Santa Marta y el Volcán San Martín Pajapan, localidades que constituyen las tres zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Fig. 6) y a los cuales se les conoce en conjunto como la Sierra de Los Tuxtlas; las dos últimas zonas se encuentran al E del Lago de Catemaco. La Sierra de Los Tuxtlas pertenece a la provincia geomorfológica de la Planicie Costera del Golfo de México y a la subprovincia de la Planicie Costera de Veracruz (Dirzo, 1991; Geissert, 2004). Esta sierra que constituye la extensión más oriental de la cadena montañosa que forma el Eje Volcánico Transversal, tiene la particularidad de estar completamente aislada de cualquier otro sistema montañoso (Dirzo *et al.*, 1997; Guevara *et al.*, 2004). El volcán San Martín Tuxtla ( $18^{\circ} 33' 26''$  N,  $95^{\circ} 12' 09''$  W) y la Sierra de Santa Marta ( $18^{\circ} 20' 42''$  N,  $94^{\circ} 51' 26''$  W) son los paisajes montañosos más elevados de la región con 1,780 y 1,660 m.s.n.m, respectivamente, mientras que el volcán San Martín Pajapan ( $18^{\circ} 18' 12''$  N,  $94^{\circ} 43' 54''$  W) es de menor altitud, pues alcanza una elevación de 1,245 m.s.n.m. (Dirzo *et al.*, 1997).

La Sierra de Los Tuxtlas es rica en tipos de vegetación, en familias y en especies de plantas. Esta riqueza se explica por la ubicación geográfica de la Sierra, por las condiciones climáticas y microclimáticas prevaletientes, por su historia geológica y por la historia del uso de sus recursos naturales (Castillo-

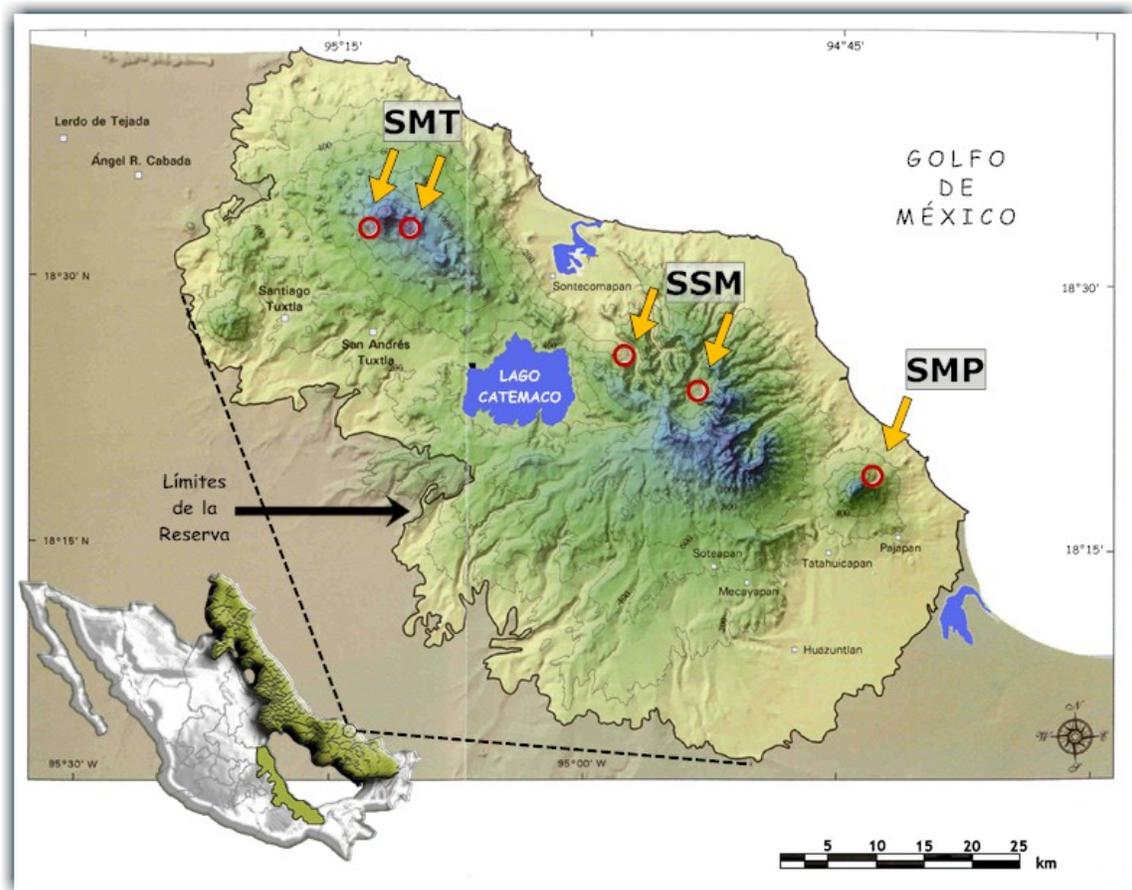


Figura 6. Ubicación de los sitios en donde se desarrolló el trabajo de campo en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas: a) Volcán San Martín Tuxtla; b) Sierra de Santa Marta; c) Volcán San Martín Pajapan (modificado de Siemens, 2004).

Campos y Laborde, 2004). Los diversos tipos de vegetación predominantes en la región son: la selva mediana perennifolia (19,959 ha) que crece en las laderas de mayor pendiente como las de los volcanes Santa Marta y San Martín Pajapan, así como en la cima de pequeños conos volcánicos localizados al norte y noreste del Lago Catemaco. Se distribuye desde 650 hasta 1,000 m de altitud; la selva alta perennifolia (11,013 ha), que predominan en las partes bajas de la región (desde el nivel del mar hasta 700 m de altura). Cuando se encuentra en las partes altas (1,000-1,350 m) es conocida como selva alta perennifolia de altura; el bosque mesófilo de montaña (10,770 ha), también conocido como bosque de neblina, está presente en las partes más altas de la Sierra de Santa Marta y en los volcanes San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla. En Los Tuxtlas este bosque se encuentra por arriba de los 1,000 metros. También existen otros tipos de vegetación en la región como bosque de pino (2,034 ha), bosque de encino (1,065 ha), selva baja perennifolia (504 ha), entre otros (Castillo-Campos y Laborde, 2004; Dirzo, 1991).

#### 4.2. TRABAJO DE CAMPO

Los métodos de colecta y manejo de los especímenes se efectuaron bajo los lineamientos aprobados por la American Society of Mammalogists (Gannon *et al.*, 2007). Se utilizaron trampas “Sherman” con el fin de recolectar vivos a los organismos para la obtención de cromosomas; asimismo, se usaron trampas de golpe “Victor” con el propósito de recolectar un mayor número de individuos que fueron empleados en los análisis morfométricos. Todos los individuos recolectados se prepararon con las técnicas convencionales para ejemplares de museo (Hall,



1981) y se encuentran depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM). Los ejemplares se colectaron al amparo del permiso de colector FAUT-0002, expedido por la Dirección General de Vida Silvestre, SEMARNAT al Dr. Fernando A. Cervantes. También se solicitó el permiso correspondiente ante la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) con sede en Catemaco, Veracruz, por tratarse de una Reserva de la Biosfera.

En total se recolectaron 125 ejemplares (Apéndice I) de *H. desmarestianus*, los cuales 19 proceden del volcán San Martín Tuxtla, obtenidos en bosque mesófilo de montaña (10) y selva alta perennifolia de altura (9) entre los 1,083-1,440 msnm; 55 individuos de la Sierra de Santa Marta en selva mediana perennifolia (53; 181 m); y 51 organismos provenientes del volcán San Martín Pajapan, todos de selva mediana perennifolia a una altura de 445-478 msnm.

### 4.3. TRABAJO DE LABORATORIO

#### 4.3.1. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

A cada ejemplar recolectado se le consignaron las cuatro medidas externas convencionales (Hall, 1981; Fig. 7): longitud total, longitud de la cola, longitud de la pata posterior y longitud de la oreja. Asimismo, se obtuvieron 15 medidas craneales de acuerdo con Best (1978, 1993), Genoways (1973) y Rogers y Schmidly (1982) con la ayuda de un microscopio estereoscópico con ocular micrométrico y un vernier digital (Mitutoyo) con aproximación de 0.01 mm (Fig. 8):

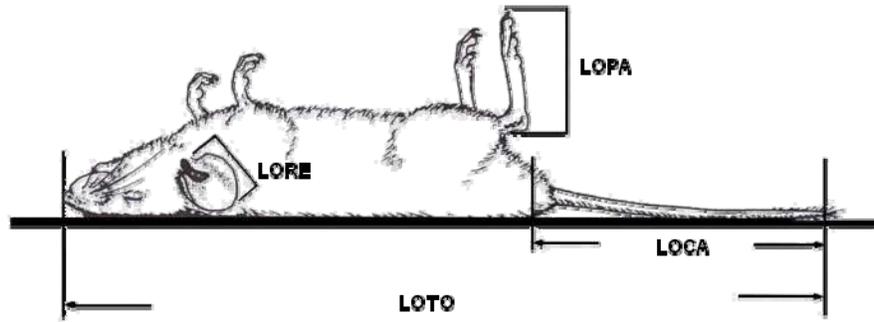


Figura 7. Medidas somáticas convencionales de un mamífero que se utilizaron para el análisis morfométrico de ejemplares de *Heteromys desmarestianus* recolectados en el área de estudio. Longitud total (LOTO); longitud de la cola (LOCA); longitud de la pata posterior derecha (LOPA); longitud de la oreja (LORE). Véase texto. Tomado de Reid (1997).

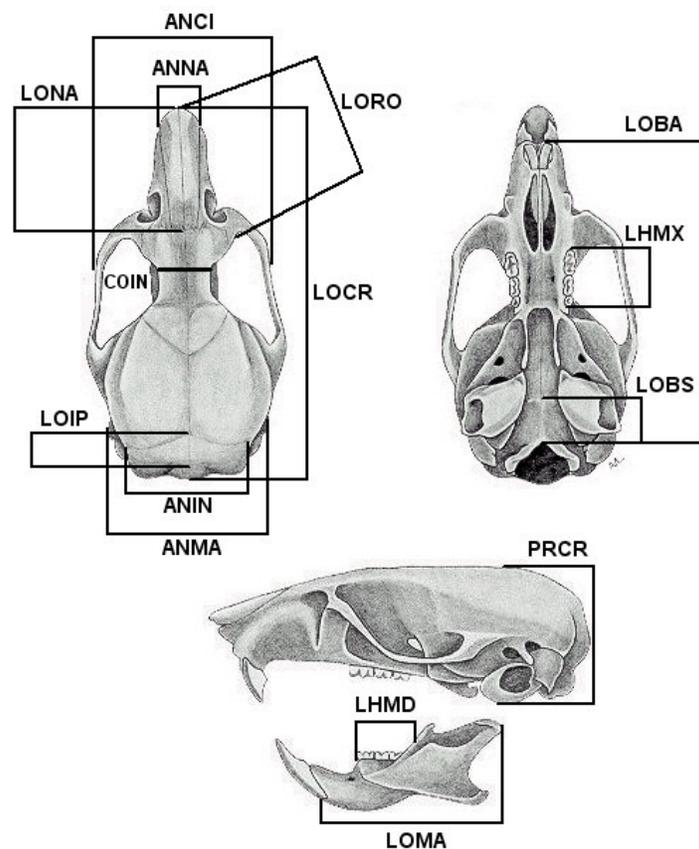


Figura 8. Medidas craneales obtenidas para el análisis morfométrico de ejemplares de *Heteromys desmarestianus* recolectados en el área de estudio. Véase texto.



**LONGITUD TOTAL (LOTO):** Distancia desde la punta de la nariz a la punta carnosa de la cola vertebral.

**LONGITUD DE LA COLA (LOCA):** Distancia desde la unión proximal entre la cola vertebral y el sacro a la punta carnosa de la cola.

**LONGITUD DE LA PATA POSTERIOR (LOPA):** Distancia desde el talón a la punta de la uña más larga.

**LONGITUD DE LA OREJA (LORE):** Distancia desde la base del tragus al borde más distal de la parte carnosa de la púa.

**LONGITUD MAYOR DEL CRÁNEO (LOCR):** Distancia mayor desde la proyección más anterior de los huesos nasales a la porción más posterior del hueso occipital.

**LONGITUD DE LOS NAALES (LONA):** Distancia mayor desde la proyección más anterior de los huesos nasales a la proyección más posterior de los nasales a lo largo de su sutura media.

**LONGITUD DEL ROSTRO (LORO):** Distancia mayor desde la muesca lateral al hueso lacrimal a la proyección más anterior del hueso nasal sobre el mismo lado del cráneo.

**LONGITUD DE LA HILERA MAXILAR DE DIENTES (LHMX):** Distancia del borde anterior del alveolo del premolar al borde posterior del alveolo del tercer molar.

**LONGITUD INTERPARIETAL (LOIP):** Distancia mayor desde la proyección más anterior del hueso interparietal al borde más posterior del hueso interparietal.

**LONGITUD BASAL (LOBA):** Distancia del extremo anterior del premaxilar al punto exterior extremo del borde inferior del foramen magnum.

**LONGITUD BASIOCCIPITAL (LOBS):** Longitud mayor del hueso basioccipital a lo largo de la línea media.

**LONGITUD DE LA MANDÍBULA (LOMA):** Longitud mayor de la mandíbula desde la porción inferior del alveolo de los incisivos a la porción más distal del proceso condilar

*LONGITUD DE LA HILERA MANDIBULAR DE DIENTES (LHMD)*: Longitud del borde anterior del alveolo del primer molar al borde posterior del tercer molar.

*CONSTRICCIÓN INTERORBITAL MÍNIMA (COIN)*: Anchura mínima entre los orbitales oculares, a través de los huesos temporales.

*ANCHURA CIGOMÁTICA (ANCI)*: Anchura mayor entre los arcos cigomáticos a través de la porción maxilar.

*ANCHURA MASTOIDEA (ANMA)*: Anchura mayor a través de la los procesos mastoideos del ángulo derecho.

*ANCHURA INTERPARIETAL (ANIN)*: Anchura mayor a través de la proyección más lateral de los huesos parietales.

*ANCHURA NASAL (ANNA)*: Distancia mayor a través de la proyección más anterior de los huesos nasales.

*PROFUNDIDAD DEL CRÁNEO (PRCR)*: Distancia desde el límite más dorsal de la caja craneana a la proyección más ventral de las bulas auditivas.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en una computadora personal mediante el paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System, SAS Institute Inc., 1985; versión 9.0) y con un nivel de significancia mínimo de  $\alpha \leq 0.05$ . Para estudiar los patrones de variación particular de las medidas somáticas y craneales se calculó la estadística descriptiva (media,  $\bar{X}$ ; valor máximo, MAX; valor mínimo, MIN; error estándar, EE y coeficiente de variación, CV) de cada una, mediante el procedimiento MEANS, separando a los ejemplares por categoría de edad y sexo.

Los individuos fueron separados en seis grupos de edad con base en el grado de desgaste de la hilera de dientes molariformes superiores y de ciertas



características del pelaje (Genoways, 1973; Rogers y Schmidly, 1982): Grupo I, premolares deciduos presentes y con poco desgaste; M3 no emergentes completamente; pelaje juvenil. Grupo II, premolares deciduos presentes con considerable desgaste o, premolares permanentes en proceso de erupción; M3 totalmente emergentes; pelaje juvenil relativamente oscuro y áspero. Grupo III, premolares permanentes presentes pero con poco desgaste; lofos del molar anterior y posterior separados por un valle medio; pelaje adulto apareciendo sobre las ancas y cabeza, radiando hacia fuera. Grupo IV, incremento del desgaste en los premolares evidente; M1-M3 usualmente desgastados, tanto que los lofos anterior y posterior están conectados (también lingualmente); pelaje adulto no completo o casi completo. Grupo V, lofos posterior y anterior de M1-M2 desgastados, tanto que los dos constituyen una forma de "O" característica; M3 casi en forma de O; pelaje adulto. Grupo VI, premolares y M1-M2 desgastados, tanto que no permanece el esmalte sobre las caras oclusales; pequeña isla de esmalte permanece además en el M3; pelaje adulto (Fig. 9).

En la determinación de la variación ontológica entre las seis categorías de edad, se consideraron los sexos por separado y las medias de cada carácter se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA) para datos sin balancear, seguida de la prueba *a posteriori* de Duncan, a través del procedimiento GLM. La presencia de dimorfismo sexual se evaluó en cada una de las variables por categoría de edad, comparando las medias de los machos con las de las hembras, mediante ANOVA seguida de pruebas *a posteriori* de Tukey. Para estudiar los patrones de variación individual de los caracteres, se calculó el coeficiente de

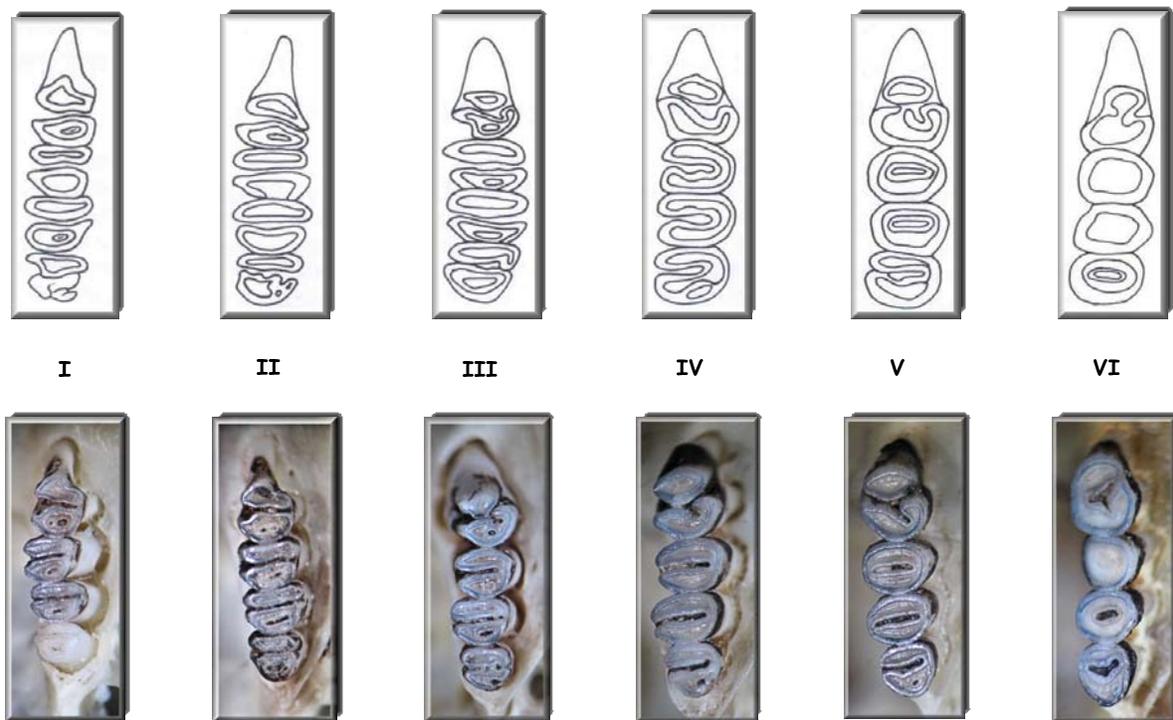


Figura 9. Hilera maxilar de dientes de *Heteromys desmarestianus*, ilustrando los patrones de desgaste para asignar las seis categorías de edad (I-VI). El lado izquierdo de las fotografías corresponde a la orientación de la mejilla. Véase texto. (Dibujo modificado de Rogers y Schmidly, 1982; Fotos: S. Ramírez-Vite).



variación (CV) obtenida de cada variable por categoría de edad y los sexos juntos, a través de la rutina MEANS (SAS).

En cuanto al análisis de la variación geográfica, los ejemplares se integraron en entidades, de acuerdo con la localidad específica de muestreo (LE) y las medias poblacionales fueron sometidas a análisis multivariados. En la exploración de la variación entre las poblaciones, se corrió un análisis de conglomerados, considerando a las LE como unidades taxonómicas operacionales (OTUs). Posteriormente se integraron los grupos en un fenograma, usando la distancia taxonómica promedio como medida de similitud y el método de ligamiento promedio de medias aritméticas no ponderadas (UPGMA). Se consideraba que el fenograma obtenido del análisis era informativo si el coeficiente cofenético,  $r$ , era mayor o igual a 0.7. Además, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) entre las poblaciones para resumir la variación dentro y entre las LE en el espacio multivariado, así como para establecer cuáles variables tenían mayor importancia en la ubicación de las poblaciones dentro del espacio multivariado; para este análisis se calculó una matriz de correlación entre caracteres. Ambos análisis se llevaron a cabo por medio del paquete NT-SYS (Numerical Taxonomy System, versión 2.1). Se emplearon otras técnicas multivariadas para la determinación de las diferencias entre las LE, como el análisis discriminantes canónicos y/o de clasificación. Estos análisis se llevaron a cabo empleando las subrutinas PROC CANDISC (análisis canónico discriminante) para observar la distribución de los ejemplares en el espacio multivariado y PROC

DISCRIM (análisis discriminante lineal) para obtener la clasificación de los individuos de cada una de las LE, mediante el paquete estadístico SAS.

#### 4.3.2. ANÁLISIS CROMOSÓMICO

*EXTRACCIÓN DE MÉDULA ÓSEA.* El método convencional para preparar cromosomas de vertebrados en los análisis de cariotipos involucra el tratamiento de células en división durante la metafase mediante la técnica de extracción de médula ósea (Patton, 1967). La extracción de médula ósea en el campo se realizó mediante dos técnicas, la primera de las cuales fue propuesta por Baker *et al.* (1982). En esta técnica, una vez que se capturaron los organismos se les inyectó intraperitonealmente una solución de colchicina (Microlab) en concentración de 0.004%, en dosis de 0.1 ml de colchicina por 10 g de peso, 40-50 min antes de sacrificarlos con el objeto de acumular células en metafase. Posteriormente, se sacrificó el animal y en un tiempo no mayor de 5 min se extrajeron los fémures y las tibias, se limpiaron los huesos, quitando todo el músculo y se abrieron con tijeras las epífisis en sus extremos proximales. Inmediatamente después se extrajo la médula ósea inyectando solución hipotónica (KCl, 0.075 M) a 37°C con una jeringa a través de uno de los extremos del hueso, de manera que cayera al interior de un tubo para centrifuga de 15 ml, el cual contenía 6 ml de solución hipotónica. Se fijó adicionando aproximadamente 3 ml de solución Carnoy (metanol-ácido acético, en proporción 3:1) y se resuspendió el paquete celular.

La segunda técnica (Hafner y Sandquist, 1989), resultó ser la que arrojó mejores resultados. Inmediatamente después de sacrificar al animal, se disecaron



los fémures y tibias, cortándoles las epífisis en sus extremos para dejar al descubierto la médula ósea. Con la ayuda de una jeringa se lavó con medio la médula para recogerla en un tubo de centrifuga que contenía 5 ml de medio de cultivo Eagle (medio mínimo esencial con sales de Hanks' y Buffer HEPES, Laboratorios GIBCO), así como inhibidor mitótico (0.01% Velban, sulfato estéril de vinblastina, USP). Posteriormente se aspiró la médula para suspender las células, usando una pipeta pasteur. Luego se tapó el tubo para centrifuga con parafilm "M" (American, Maraton) y se incubó por primera vez a 37°C durante 90 min. Después de este lapso, se centrifugó por 3 min a 3,000 rpm; se desechó cuidadosamente el sobrenadante; se añadió aproximadamente 3 ml de solución hipotónica (0.075 M KCl) y se resuspendió nuevamente el botón celular con la pipeta. Después, se incubó nuevamente a 37°C por 15-30 min, se hizo una segunda centrifugación bajo las mismas condiciones y el sobrenadante se decantó cuidadosamente. Se fijó adicionando aproximadamente 3 ml de solución Carnoy (metanol-ácido acético, en proporción 3:1) y se resuspendió el paquete celular. Luego se llevó a cabo una tercera centrifugación bajo las mismas condiciones; este proceso de lavado con fijador se repitió dos veces más, añadiendo 2 y 1 ml de solución fijadora, respectivamente. Las laminillas se elaboraron en el campo y en el laboratorio. Para este último, se obtuvo la médula ósea hasta la etapa de fijación y después se guardaron los tubos en una hielera para su transportación. Posteriormente se realizó su procesamiento en el Laboratorio de Mamíferos, así como en el Laboratorio de Fanerogámica del Instituto de Biología, UNAM. Se dejaron caer de tres a cinco gotas de las células suspendidas sobre un

portaobjetos inclinado a 45° desde una altura mayor de un metro. Algunas preparaciones se dejaron secar al aire libre, mientras que otras, sobre todo en el campo, se secaron por el método de encendido (Scherz, 1962). Las preparaciones se tiñeron con solución de Giemsa líquida (Microlab) a 1:50 durante 4 min y se lavaron con agua destilada. Se dejaron secar a temperatura ambiente y después, se observaron con el microscopio de campo claro con objetivos de 10x, 40x y 100x.

*ELABORACIÓN DE CARIOTIPOS E IDIOGRAMAS.* Se seleccionaron los mejores campos mitóticos y se tomaron fotomicrografías con un fotomicroscopio Carl-Zeiss, Tipo II con un optobar de 1.25 y un objetivo Planapo 100x, utilizando una película Fotográfica T-Max -100 blanco y negro, la cual se reveló con una solución líquida HC-110-Kodak. Los negativos se revelaron y amplificaron en una ampliadora Besseler-Dichro 67, imprimiendo en papel fotográfico Ilfor en blanco y negro brillante MGIV multigrade IV RC de luxe MGD, 1M. Las fotomicrografías se tomaron en campo claro con filtros de color azul, verde y además, en contraste de fases, siendo estas últimas las que se amplificaron por estar mejor contrastadas. Este proceso se llevó a cabo en el Laboratorio de Citogenética del Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM.

Se revisaron en promedio 30 mitosis por individuo en cinco preparaciones, teñidas convencionalmente de aproximadamente 9, 10 y 12 individuos de las localidades Sierra de Santa Marta, San Martín Tuxtla y San Martín Pajapan, respectivamente, considerándose el número modal como el número cromosómico de cada población. Se obtuvieron 17 fotografías de cinco individuos de la Sierra de



Santa Marta, siete de dos individuos del Volcán San Martín Tuxtla y 5 de cuatro individuos del Volcán San Martín Pajapan, debido a la calidad de cada uno de los campos seleccionados.

Los cromosomas de cada una de las fotomicrografías se midieron con un vernier electrónico digital (Mitutoyo) con aproximación de 0.01 mm, después se acomodaron por pares de homólogos y la posición del centrómero; el número fundamental se determinó conforme a la cantidad de brazos autosómicos (Al-Aish, 1969; Levan *et al.*, 1964; Naranjo *et al.*, 1983). En la elaboración del cariotipo los cromosomas se agruparon en: metacéntricos (m; con la posición del centrómero en la región media); submetacéntricos (sm; centrómero en la región submedia); subtelocéntricos (st; centrómero en la región subterminal); telocéntricos (t; centrómero en la región terminal; Levan *et al.*, 1964). Para construir los idiogramas se emplearon las longitudes de los brazos largos (q) y cortos (p) de cada par cromosómico de 17, 7 y 5 cariotipos para Sierra de Santa Marta, volcán San Martín Pajapan y volcán San Martín Tuxtla, respectivamente. Enseguida se obtuvieron los promedios de sus longitudes totales (valores absolutos) con el fin de obtener la relación p/q para clasificar los cromosomas de acuerdo con la posición del centrómero (Levan *et al.*, 1964), la suma de estas medidas se consideró como el 100% para calcular posteriormente el porcentaje correspondiente a las longitudes del brazo cromosómico largo y corto de cada par (valores relativos). Estos valores, se obtuvieron en primera instancia en milímetros y después se convirtieron a micrómetros ( $\mu\text{m}$ ).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. VARIACIÓN NO GEOGRÁFICA

#### 5.1.1. VARIACIÓN MORFOMÉTRICA DEBIDA A LA EDAD

Al comparar las cinco categorías de edad para cada una de las poblaciones de *H. desmarestianus*, se observaron diferencias significativas en la mayoría de las variables, entre los distintos grupos de edad de las tres poblaciones analizadas (Apéndice II).

El análisis de varianza con los sexos separados (Apéndice II), la anchura interorbital (ANIN) no presentó diferencia significativa en las hembras de las edades I a V en individuos de la Sierra de Santa Marta. En las hembras tampoco hubo diferencias entre las edades II a V en longitud de la pata (LOPA) de San Martín Tuxtla y San Martín Pajapan, longitud de la oreja (LORE) y anchura mastoidea (ANMA) de San Martín Tuxtla y San Martín Pajapan, respectivamente. En los machos de la Sierra de Santa Marta tampoco hay diferencias entre las edades II a IV en longitud de la hilera mandibular de dientes (LHMD).

En los ejemplares provenientes de San Martín Tuxtla (Apéndice II), el número de individuos colectados fue menor y, por ende, no están representadas todas las edades. En las hembras la longitud total (LOTO), longitud de la cola (LOCA), longitud nasal (LONA), longitud del rostro (LORO) y longitud de la mandíbula (LOMA) presentan una tendencia de separación entre los grupos IV y V de los grupos II y III; así como en la longitud del cráneo (LOCR) y la longitud basal (LOBA) de las edades IV y V con la edad III. Con respecto a machos, donde sólo se comparan las edades III y IV, hubo una separación significativa en siete



caracteres (LOTO, LOCR, LONA, LOBA, LOMA, COIN, ANMA), aunque en 12 caracteres (LOCA, LOPA, LORE, LORO, LHMx, LOIP, LOBA, LOBS, LHMD, ANIN, ANNA y PRCR) forman un sólo grupo, pero es importante señalar el bajo número de la muestra (<5). Por lo tanto, si se aumentara el número de muestra probablemente en algunas variables habría una tendencia de separación.

En individuos de la Sierra de Santa Marta hubo diferencias en 10 variables (LOTO, LOCA, LOCR, LONA, LORO, LOBS, LOMA, COIN, ANNA, PRCR) para hembras y en machos estas mismas más longitud de la pata (LOPA), longitud basal (LOBA) y anchura mastoidea (ANMA), excepto anchura nasal (ANNA) y profundidad del cráneo (PRCR), haciendo una tendencia de separación en individuos más viejos de los grupos IV y V, de los más jóvenes de los grupos I, II y III (Fig. 10). Únicamente en la longitud de los dientes maxilares (LHMx) difiere significativamente entre los grupos IV y V en machos. En los individuos provenientes del Volcán San Martín Pajapan también hubo una separación entre las edades IV y V del resto (II-III) en 10 variables para las hembras (LOTO, LOCR, LONA, LORO, LOBA, LOBS, LOMA, COIN, ANNA, PRCR) y estas mismas más cuatro (LOCA, LHMx, LHMD y ANCI) para los machos, excepto la constricción interorbital (COIN). Hubo una diferencia significativa entre las edades IV y V en la constricción interorbital (COIN) y la anchura mastoidea (ANMA) en los machos, mientras que en la longitud de la oreja en hembras (LORE), hay una separación significativa entre los grupos V del resto (II, III y IV).

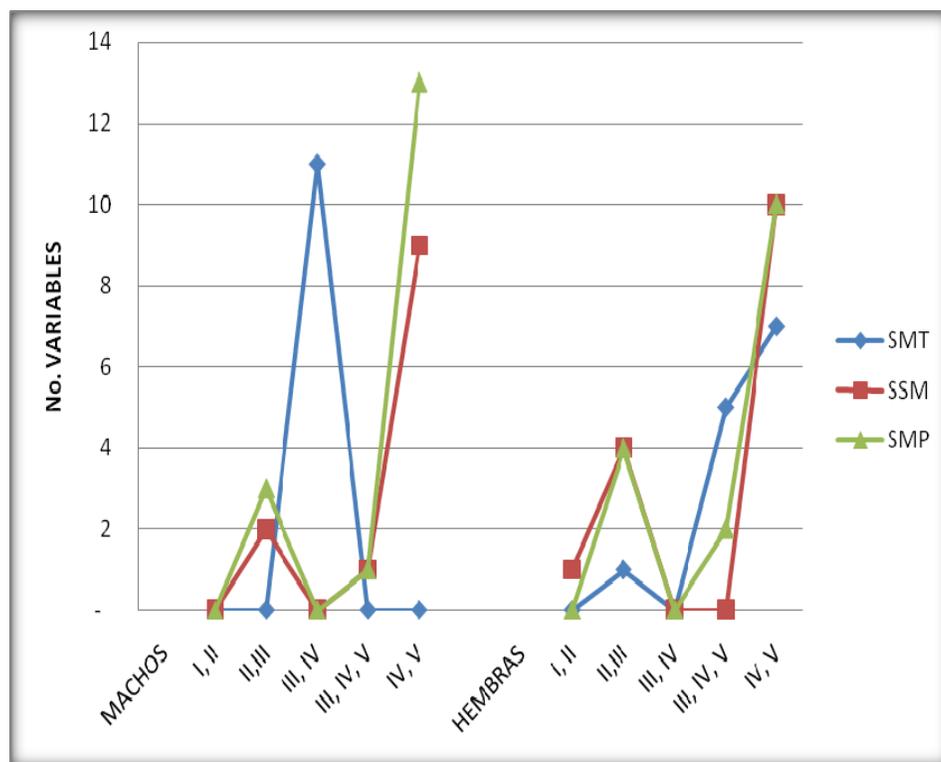


Figura 10. Número de variables que forman subgrupos por categorías de edad, en cada una de las localidades específicas en machos y hembras. SMT = volcán San Martín Tuxtla; SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = volcán San Martín Pajapan.



Con respecto al valor numérico de los caracteres se observa una franca tendencia hacia el incremento en el tamaño que distinguen a las clases de edad, las cuales aumentan con el tiempo (Apéndice II). De tal manera, que esta disposición se manifiesta en 14 y 15 caracteres de 19 en hembras y machos, respectivamente, del volcán San Martín Tuxtla. En la Sierra de Santa Marta se presentó en 14 para hembras y 10 en machos; mientras que en el volcán San Martín Pajapan en hembras se mostró en 15 variables y 16 en machos. Por lo tanto los individuos más jóvenes (edades I y II) presentan menores dimensiones que los individuos de las edades subsecuentes y, por ende, los organismos de las edades IV y V son los que tienen las mayores proporciones. Sin embargo sólo en la variable longitud de la hilera mandibular de dientes (LHMD), tanto machos y hembras, del volcán San Martín Pajapan manifestó una disminución en tamaño que va de los más jóvenes a adultos.

La prueba de DUNCAN (Apéndice II; Fig. 10) muestra que los individuos de las edades IV y V, que corresponden a los adultos, se separan del resto y forman un sólo grupo en muchos de los caracteres considerados. Sin embargo el grupo de edad III no se separa del IV en machos de San Martín Tuxtla, pero dado al bajo número en el tamaño de muestras, solamente se incluyeron en una sola matriz de datos a los organismos de las edades IV y V en los análisis multivariados subsecuentes.

### 5.1.2. VARIACIÓN SEXUAL

El análisis de varianza para el dimorfismo sexual (Apéndice III) muestra que en la mayoría de las medidas, no hubo diferencias significativas entre los sexos, pero si algunas tendencias en las tres poblaciones. Así, al examinar, la población de San Martín Tuxtla muestra que los machos son más grandes que las hembras en 13 y 17 variables en las edades III y IV, respectivamente. En la misma población sólo en la longitud de la mandíbula (LOMA) fue positivamente dimórfica en la edad III, mientras que en la edad IV el dimorfismo se presentó en siete variables (LOPA, LOCR, LOIP, LOBA, COIN, ANCI, ANMA; Apéndice III).

Así, al analizar la población de la Sierra de Santa Marta (Apéndice III) en la edad II, las hembras tienden a superar en tamaño a los machos, con la excepción de la longitud interparietal (LOIP). Esa tendencia se revierte en las edades III y IV en donde los machos promedian mayor tamaño que las hembras en 16 de las variables, con la excepción de longitud de los dientes maxilares (LHMX), longitud de dientes mandibulares (LOMD) y anchura nasal (ANNA). De manera similar, en la edad V los machos también superan a las hembras en tamaño en 15 variables de 17 con la excepción en la longitud de la oreja (LORE) y anchura cigomática (ANCI). Las variables con dimorfismo sexual positivo fueron la longitud basal (LOBA), longitud basioccipital (LOBS) y longitud de dientes mandibulares (LHMD) en la edad II. En la edad IV volvió a haber dimorfismo en LOBA, además de longitud total (LOTO), longitud de la pata (LOPA), longitud basioccipital (LOBS) y en anchura interorbital (ANIN). En la edad V, el dimorfismo se presentó en longitud



nasal (LONA), longitud de los dientes maxilares (LHMX) y en la constricción interorbital (COIN).

La variación sexual dentro de la población del volcán San Martín Pajapan, indica que los machos son más grandes que las hembras (aunque no significativamente) en 13, 14, 16 y 15 variables, en las edades II, III, IV y V, respectivamente (Apéndice III). Sólo las variables longitud total (LOTO), longitud de la cola (LOCA), longitud del cráneo (LOCR), longitud del rostro (LORO) y longitud basal (LOBA) presentaron diferencias significativas entre machos y hembras de edad IV. Debido a que en la mayoría de los casos, el dimorfismo sexual significativo se presentó en pocas variables y de manera general no consistente, además de que en la población del volcán San Martín Tuxtlan el número de muestra fue pequeño, los análisis de variación geográfica se incluyeron en una sola matriz de datos los adultos de ambos sexos.

### 5.1.3. VARIACIÓN INDIVIDUAL

En general, de los 19 caracteres para todos los individuos por categorías de edad, se encontró mayor variación en las medidas somáticas que en las craneales, como lo indican los promedios de los coeficientes de variación (CV; Fig. 11) para las tres poblaciones estudiadas. Así, en individuos del Volcán San Martín Tuxtla, únicamente la longitud interparietal (LOIP) en las edades III y V, presentaron variación alta (10.40% y 11.44%, respectivamente; Apéndice IV). Los ejemplares de las edades I, II y V de la Sierra de Santa Marta presentaron un coeficiente de

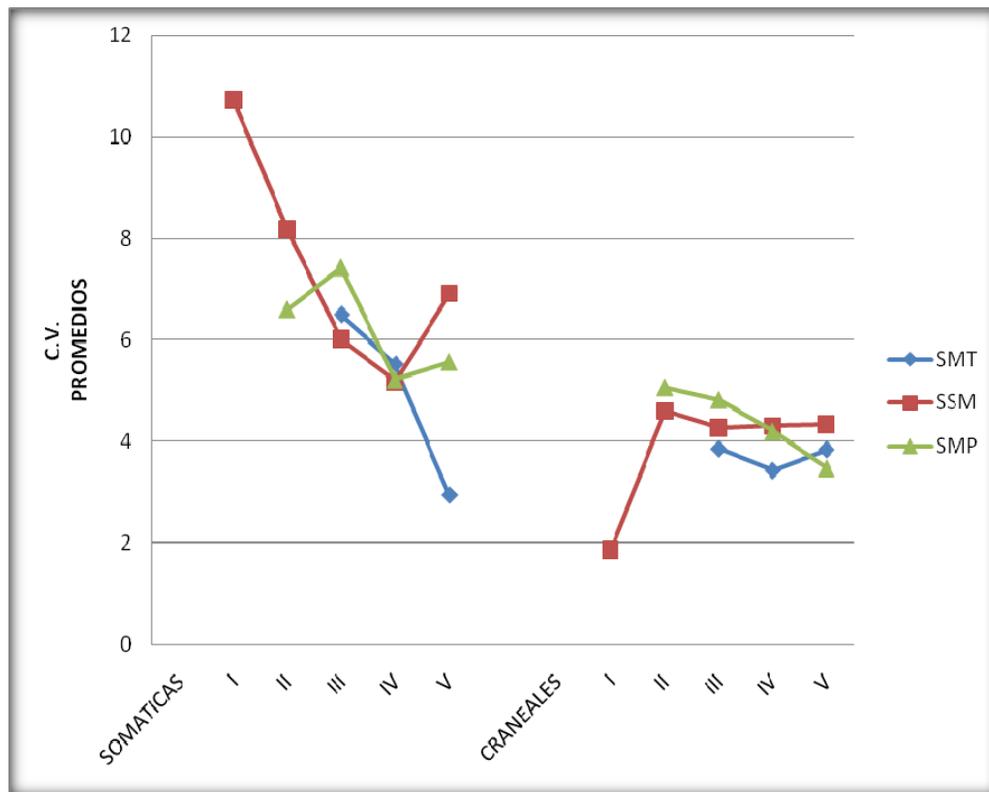


Figura 11. Valores promedio de los coeficientes de variación (CV) por categorías de edad, para cada una de las localidades específicas. SMT = volcán San Martín Tuxtla; SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = volcán San Martín Pajapan.



variación alto en algunas medidas somáticas y una craneal (Apéndice IV): longitud total (LOTO, 11.46%) en la edad I; longitud de la cola (LOCA, 22.09% y 10.81%) en las edades I y II, respectivamente; longitud de la oreja (LORE, 14.76%) y longitud basal (LOBA, 12.28%), en la edad V. En las edades III y IV, todas las variables mostraron un coeficiente de variación menor del 9%.

En contraste, en los organismos del volcán San Martín Pajapan de la edad II, sólo la longitud interparietal (LOIP) y la anchura interorbital (ANIN) mostraron un coeficiente de variación alto que osciló alrededor del 10%. Finalmente, se pudo constatar que los coeficientes de variación son menores conforme aumenta la edad de los individuos, por lo tanto queda de manifiesto que en los adultos (edades IV y V) el promedio de los coeficientes de variación, en medidas somáticas y craneales, no rebasan el 10% (Fig. 11).

Para minimizar la variabilidad dentro de la muestra, las medidas somáticas longitud total (LOTO), longitud de la cola (LOCA), longitud de la pata (LOPA) y longitud de la oreja (LORE), junto con las craneales longitud interparietal (LOIP), longitud basal (LOBA), anchura interorbital (ANIN) y anchura nasal (ANNA) fueron excluidas de los análisis geográficos posteriores por presentar promedios altos en sus coeficientes de variación (Cuadro 2); además, las medidas externas son un conjunto de variables poco recomendables en análisis morfométricos (Santos Moreno, 1994).

Cuadro 2. Valores promedio de los coeficientes de variación en adultos, de las edades IV y V, para cada uno de los caracteres por localidad específica.

VARIABLES	SAN MARTÍN TUXTLA		SIERRA DE SANTA MARTA		SAN MARTÍN PAJAPAN		MEDIA
	IV	V	IV	V	IV	V	
LOTO	4.1	6.0	5.26	3.64	5.23	4.61	4.81
LOCA	4.87	5.83	5.75	4.64	6.38	7.85	5.89
LOPA	6.71	0	4.87	4.68	4.75	4.04	4.18
LORE	6.45	0	4.83	14.76	4.51	5.79	6.06
LOCR	1.83	3.13	2.6	2.55	2.57	2.56	2.54
LONA	3.2	5.28	4.34	3.81	3.92	3.05	3.93
LORO	2.86	2.75	3.15	3.57	3.32	3.48	3.19
LHMX	3.3	4.07	3.99	4.62	4.31	2.38	3.78
LOIP	7.16	11.44	6.71	7.19	7.77	9.96	8.37
LOBA	2.09	1.76	3.16	12.28	2.89	2.57	4.13
LOBS	4.35	1.21	4.84	3.63	3.97	2.32	3.39
LOMA	2.02	6.25	3.76	2.03	2.56	2.62	3.21
LHMD	3.1	2.09	3.55	5.91	6.14	3.07	3.98
COIN	2.42	1.91	2.48	1.83	2.11	2.01	2.13
ANCI	2.48	4.7	4.86	1.26	4.95	1.63	3.31
ANMA	3.1	3.37	5.61	2.35	6.3	2.28	3.84
ANIN	5.4	2.66	7.07	8.09	4.72	8.43	6.06
ANNA	5.73	4.33	5.24	4.61	4.78	4.12	4.80
PRCR	2.54	2.82	3.34	1.4	2.68	1.61	2.40



## 5.2. VARIACIÓN GEOGRÁFICA

### 5.2.1. ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS

El fenograma de distancias (Fig. 12 A), con un valor de correlación cofenética de 0.73, muestra claramente que las poblaciones de la Sierra de Santa Marta (SSM) y de San Martín Pajapan (SMP) constituyen un sólo grupo y se separan de las de San Martín Tuxtla (SMT). Esta misma separación se mantiene en el análisis con datos de tres poblaciones más de la región que se obtuvieron de la literatura: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), San Andrés Tuxtla (SAT) y cercanías del Lago Catemaco (CAT; Rogers y Schmidly, 1982) y en donde se emplearon ocho caracteres craneales. Este fenograma (Fig. 12 B) alcanzó una  $r$  de 0.79 y muestra que las dos poblaciones (SSM y SMP) en el extremo más sureste de la distribución de *H. desmarestianus* en Veracruz (Fig. 13), son morfométricamente más similares entre sí que con el resto. Después a ellos se van ligando subsecuentemente las poblaciones más extremas en el NW (SAT y CAT), a las que se unen las poblaciones del volcán San Martín Tuxtla (SMT). Resalta el hecho de que las poblaciones de la EBT que estarían en la zona intermedia, son los más alejados morfométricamente.

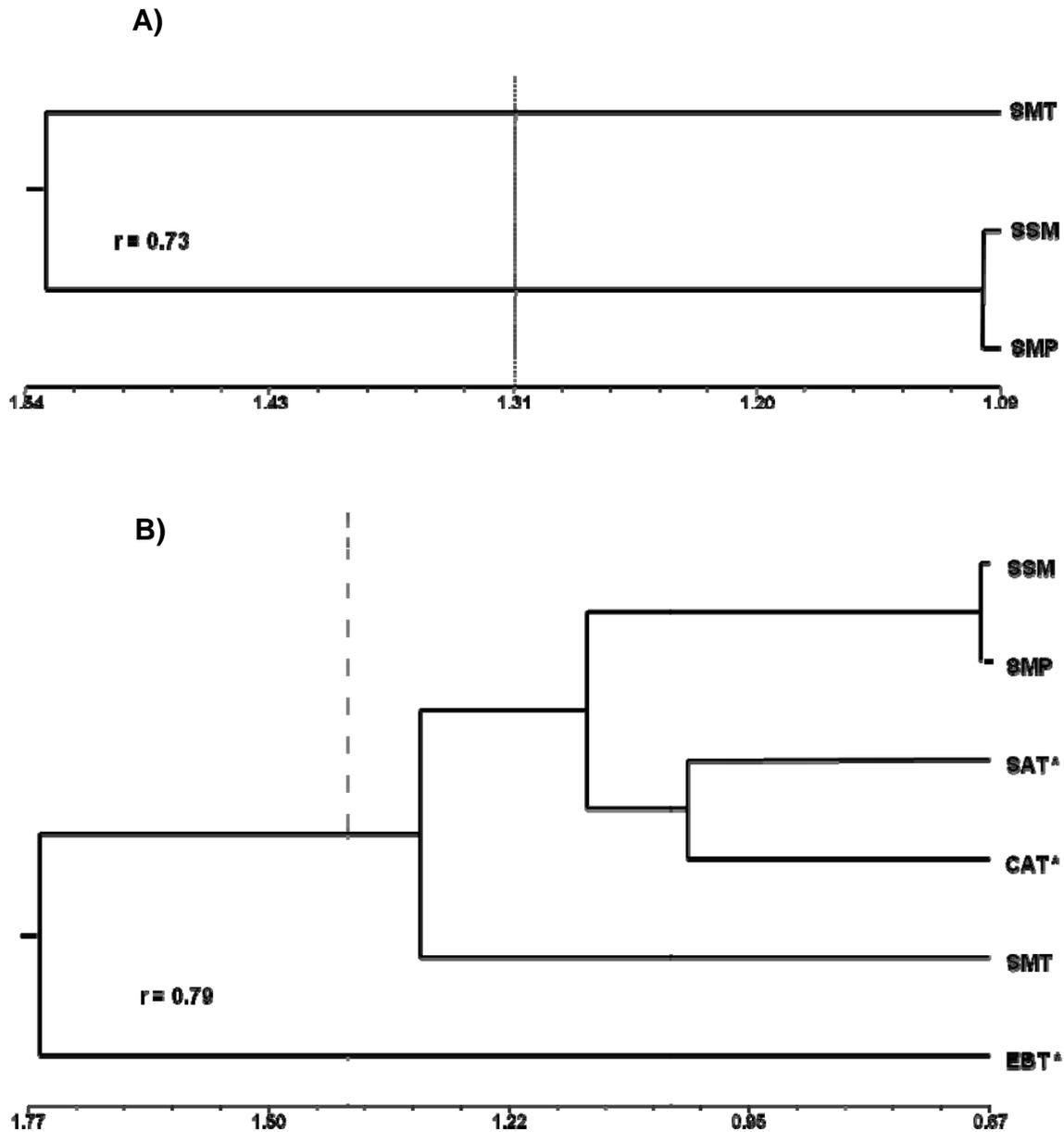


Figura 12. Fenogramas que muestra las relaciones de similitud craneométrica entre poblaciones de *Heteromys desmarestianus* en el estado de Veracruz. Las poblaciones con \* corresponden a tres obtenidas de la literatura (Rogers y Schmidly, 1982). SAT = San Andrés Tuxtla; SMT = Volcán San Martín Tuxtla; EBT = Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas; CAT = cercanías del Lago Catemaco; SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = Volcán San Martín Pajapan.

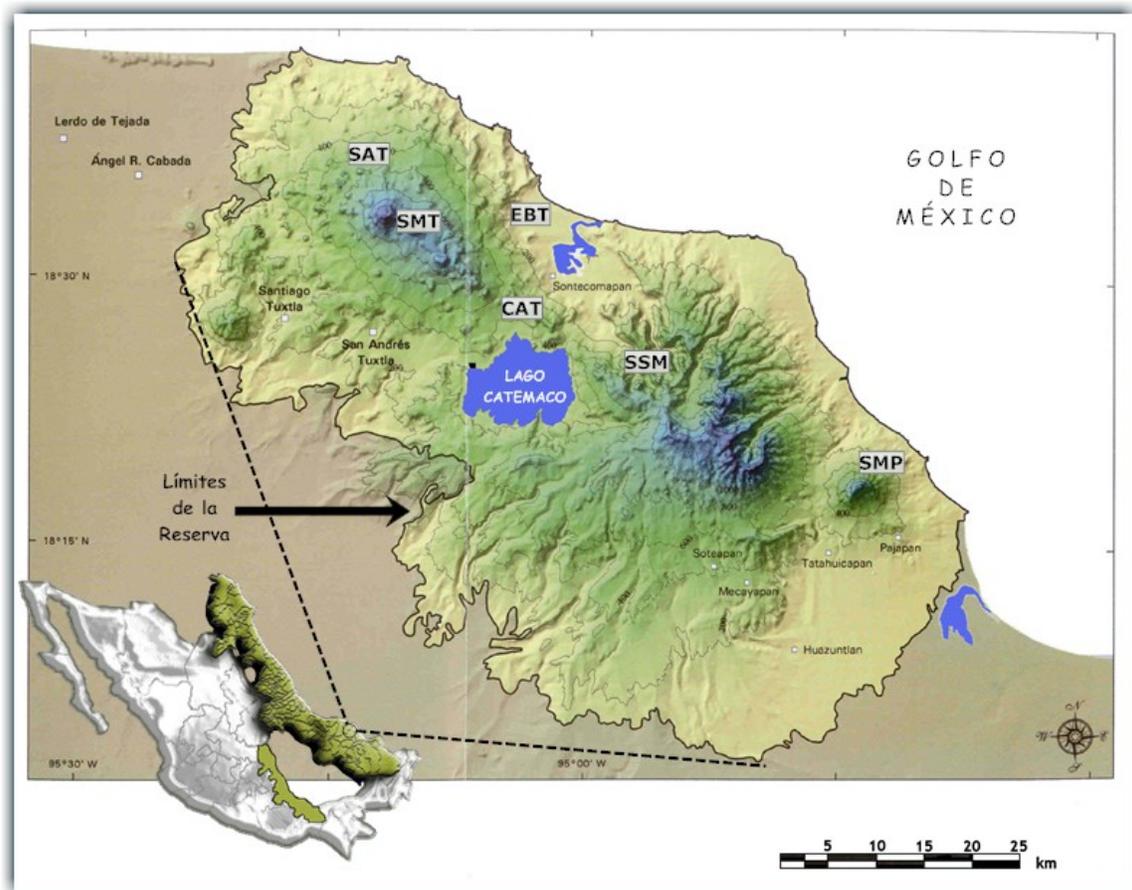


Figura 13. Mapa que ilustra todas las localidades específicas empleadas en los análisis de variación geográfica. SAT = San Andrés Tuxtla; SMT = Volcán San Martín Tuxtla; EBT = Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas; CAT = cercanías del Lago Catemaco; SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = Volcán San Martín Pajapan (modificado de Siemens, 2004).

### 5.2.2. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

En el análisis de componentes principales para las poblaciones de la Sierra de Santa Marta (SSM) y los volcanes de San Martín Pajapan (SMP) y de San Martín Tuxtla (SMT), la variación explicada para el primer componente fue de 78.6% (Cuadro 3) y es debida principalmente al tamaño de todas las variables craneales, excepto para la anchura mastoidea (ANMA) y que fue interpretado como un componente de talla. En siete variables (LOCR, LONA, LORO, LOBS, ANCI, COIN y PRCR) hay un aumento en tamaño a lo largo del PC 1 (Fig. 14; Cuadro 4) que van de los más pequeños (SMT) a los más grandes (SSM y SMP). Mientras que en longitud de la hilera maxilar de dientes (LHMX), longitud de la mandíbula (LOMA) y longitud de la hilera mandibular de dientes (LHDM) los de San Martín Tuxtla son ligeramente más grandes que las dos poblaciones restantes. El componente principal 2 explicó el 21.39% de la varianza total (Cuadro 3) y fue un componente de forma. A lo largo de este eje se observó que la población de la Sierra de Santa Marta (SSM) presentó mayores dimensiones en anchura mastoidea (ANMA; Fig. 14; Cuadro 4), que fue la variable con mayor peso en este componente.



Cuadro 3. Variación explicada por los dos primeros componentes principales y los 11 caracteres que contribuyen a explicar la variación para tres poblaciones de *Heteromys desmarestianus*. Entre paréntesis se anota el porcentaje de variación acumulada con cada componente. Las variables se describen en el texto.

VARIABLES	Componente Principal 1	Componente Principal 2
LOCR	0.9332	0.3593
LONA	0.9873	-0.1590
LORO	0.9753	0.2211
LOBS	0.9749	0.2227
LHMX	-0.9988	-0.0483
LOMA	-0.9410	-0.3385
LHMD	-0.9187	-0.3950
ANCI	0.7873	-0.6166
ANMA	0.1443	-0.9895
COIN	0.9744	-0.2249
PRCR	0.7628	-0.6466
Variación explicada (%)	78.6016 (78.6016)	21.3984 (100.0000)

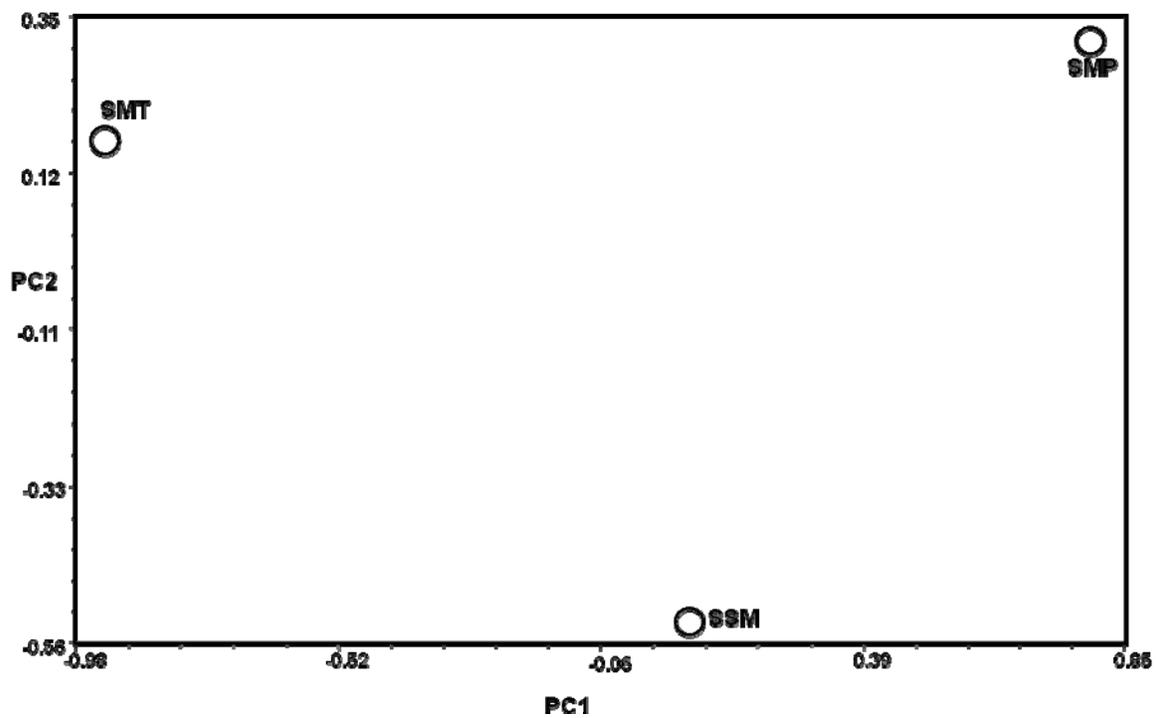


Figura 14. Proyección bidimensional sobre los primeros dos componentes principales basados en una matriz de correlación entre todos los caracteres de las tres poblaciones estudiadas de *Heteromys desmarestianus*. SMT = Volcán San Martín Tuxtla; SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = Volcán San Martín Pajapan.



Cuadro 4. Tamaño de muestra, Medias (mm)  $\pm$  desviación estándar y rango mínimo-máximo (min-max) de 11 variables craneales obtenidas en individuos adultos de tres poblaciones de *Heteromys desmarestianus*, en el estado de Veracruz. Las variables se describen en el texto. SMT= Volcán San Martín Tuxtla; SSM = Sierra de Santa Marta; SMP= Volcán San Martín Pajapan.

Variables	SMT			SSM			SMP		
	n	Media	min-max	n	Media	min-max	n	Media	min-max
LOCR	12	36.92 $\pm$ 1.02	35.93-37.95	28	37.17 $\pm$ 1.02	34.98-39.42	21	37.80 $\pm$ 1.15	36.08-39.55
LONA	12	14.49 $\pm$ 0.68	13.92-15.11	27	15.01 $\pm$ 0.68	13.57-16.30	21	15.18 $\pm$ 0.61	14.16-16.30
LORO	12	16.88 $\pm$ 0.64	16.26-17.74	27	17.08 $\pm$ 0.64	15.83-18.45	21	17.35 $\pm$ 0.69	16.10-18.73
LOBS	13	5.16 $\pm$ 0.23	4.90-5.45	30	5.21 $\pm$ 0.23	4.81-5.54	22	5.29 $\pm$ 0.20	4.90-5.72
LHMX	12	5.40 $\pm$ 0.22	5.05-5.75	27	5.35 $\pm$ 0.22	5.04-6.03	21	5.32 $\pm$ 0.21	4.91-5.72
LOMA	12	16.66 $\pm$ 0.55	15.87-17.34	30	16.63 $\pm$ 0.55	15.87-18.50	22	16.57 $\pm$ 0.52	15.30-17.80
LHMD	13	4.88 $\pm$ 0.21	4.66-5.26	30	4.84 $\pm$ 0.21	4.53-5.43	22	4.73 $\pm$ 0.26	4.21-5.22
ANCI	11	16.85 $\pm$ 0.69	16.28-17.57	23	17.34 $\pm$ 0.69	14.75-18.65	17	17.21 $\pm$ 0.76	14.68-18.04
ANMA	11	14.75 $\pm$ 0.73	14.10-15.41	29	14.77 $\pm$ 0.73	11.67-16.11	21	14.75 $\pm$ 0.83	11.43-15.60
COIN	12	9.79 $\pm$ 0.23	9.39-10.10	29	10.00 $\pm$ 0.23	9.48-10.46	22	10.04 $\pm$ 0.25	9.63-10.58
PRCR	12	11.25 $\pm$ 0.32	10.67-11.76	29	11.50 $\pm$ 0.32	10.98-12.38	20	11.42 $\pm$ 0.29	10.83-12.01

El análisis de componentes principales incluyendo a las tres poblaciones estudiadas por Rogers y Schmidly (1982), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), San Andrés Tuxtla (SAT) y cercanías del Lago Catemaco (CAT) con ocho variables craneales, los resultados no difieren mucho del análisis anterior. El análisis de componentes principales mostró que tres componentes fueron necesarios para explicar más del 95% de la varianza total (Cuadro 5). El PC I explicó el 66.96% de la variación y las variables con mayor información son la profundidad del cráneo (PRCR) y longitud mayor del cráneo (LOCR) e interpretados también como un componente de talla. En este componente (Fig. 15) de nuevo los ejemplares de la población de San Martín Tuxtla (SMT) son los más pequeños en seis variables (LOCR, ANCI, LORO, LONA, ANMA y PRCR) y los de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) los más grandes en las mismas variables, con excepción de longitud de la hilera maxilar de dientes (LHMX), además de la profundidad del cráneo (PRCR); siendo que las poblaciones de la Sierra de Santa Marta (SSM), San Martín Pajapan (SMP) con San Andrés Tuxtla (SAT) y Lago Catemaco (CAT) se ubican en una posición intermedia (Cuadro 6). El PC II (18.15% de la variación) fue un componente de forma que resultó del contraste entre PRCR y LOCR y las demás variables, principalmente con la constricción interorbital (COIN). En este eje se observa que las poblaciones SAT y CAT se ubican juntos en el parte inferior de la gráfica y en el otro extremo se encuentran SMP y SSM, mientras que SMT y EBT están en una posición intermedia. El componente III (10.26%), fue un componente de talla pero no mostró un patrón de variación de acuerdo a su procedencia, por lo tanto no se



Cuadro 5. Variación explicada por los tres primeros componentes principales y los ocho caracteres que contribuyen a explicar la variación para seis poblaciones de *Heteromys desmarestianus*. Entre paréntesis se anota el porcentaje de variación acumulada con cada componente. Las variables se describen en el texto.

VARIABLES	Componente Principal I	Componente Principal II	Componente Principal III
LOCR	0.9484	0.1580	0.1134
ANCI	0.9117	0.2487	-0.0743
LORO	0.8460	0.2634	0.4386
LONA	0.9145	-0.2520	0.1049
COIN	0.5678	0.7877	-0.2213
ANMA	0.6759	-0.6833	0.2562
LHMX	-0.6136	0.3529	0.6815
PRCR	0.9583	-0.1437	-0.1420
Variación explicada (%)	66.9611 (66.9611)	18.1536 (85.1147)	10.2629 (95.3777)

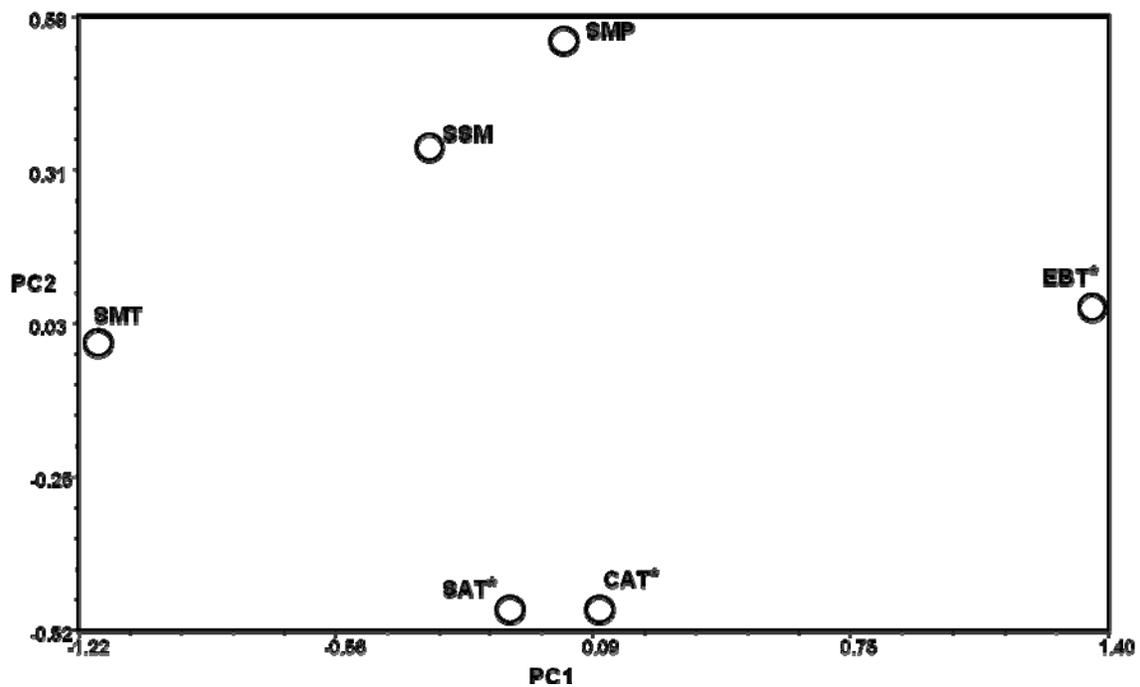


Figura 15. Proyección bidimensional sobre los primeros dos componentes principales basados en una matriz de correlación entre todos los caracteres de las tres poblaciones estudiadas de *Heteromys desmarestianus* y de tres poblaciones más de la literatura (\*; Rogers y Schmidly, 1982). SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = Volcán San Martín Pajapan; SMT = Volcán San Martín Tuxtla; EBT = Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas; SAT = San Andrés Tuxtla; CAT = cercanías del Lago Catemaco.



Cuadro 6. Medias (mm) y tamaño de muestra (entre paréntesis) de ocho variables craneales de las tres poblaciones de *Heteromys desmarestianus* de este estudio más tres obtenidas de la literatura (Rogers y Schmidly, 1982). Se indica a las poblaciones de la literatura (\*). Las variables se describen en el texto.

VARIABLES	Entidades (localidades de procedencia)					
	San Andrés Tuxtla (SAT) *	Volcán San Martín Tuxtla (SMT)	Los Tuxtlas (EBT) *	Lago Catemaco (CAT) *	Sierra Santa Marta (SSM)	Volcán San Martín Pajapan (SMP)
LOCR	37.42 (9)	36.92 (12)	38.36 (32)	37.45 (7)	37.17 (28)	37.80 (21)
ANCI	17.06 (10)	16.85 (11)	17.87 (31)	17.16 (9)	17.33 (23)	17.20 (17)
LORO	17.24 (10)	16.88 (12)	17.49 (32)	17.01 (11)	17.07 (27)	17.35 (21)
LONA	15.38 (10)	14.48 (12)	15.62 (32)	15.36 (11)	15.00 (27)	15.18 (21)
COIN	9.75 (10)	9.79 (12)	10.03 (32)	9.86 (10)	9.99 (29)	10.04 (22)
ANMA	16.38 (9)	14.74 (11)	16.41 (32)	15.81 (8)	14.77 (29)	14.74 (21)
LHMX	5.38 (10)	5.39 (12)	5.12 (32)	4.99 (11)	5.35 (27)	5.32 (21)
PRCR	11.49 (9)	11.24 (12)	11.89 (32)	11.61 (9)	11.49 (29)	11.42 (20)

muestra el diagrama correspondiente.

### 5.2.3. ANÁLISIS DISCRIMINANTES

Un análisis canónico discriminante (ACD), se empleó para observar el comportamiento de los integrantes de cada grupo en el espacio multivariado (Cuadro 7; Fig. 16). En la gráfica de las primeras dos variables canónicas, se observa que el grupo del volcán San Martín Tuxtla (1) tiende a segregarse, mientras que los grupos de la Sierra de Santa Marta (2) y volcán San Martín Pajapan (3) hay mayor sobreposición. La distancia de Mahalanobis entre grupos muestra que la mayor distancia se presentó entre el volcán San Martín Tuxtla con el volcán San Martín Pajapan y la Sierra de Santa Marta (9.67 y 9.36, respectivamente), mientras que entre la Sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan exhibieron una menor distancia (1.67). Debido a este comportamiento de los grupos en el espacio multivariado, no es posible diferenciar con claridad a los ejemplares de *H. desmarestianus* de Sierra de Santa Marta y volcán San Martín Pajapan.

Por último, a través de un análisis discriminante lineal (ADL) se construyó un modelo de clasificación que sirvió como criterio para clasificar a los ejemplares de los grupos examinados (Santa Marta, San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla). Los resultados muestran que el 100% de los ejemplares del volcán San Martín Tuxtla fueron clasificados en su mismo grupo, mientras que el 90% y 93.75% de los ejemplares de la Sierra de Santa Marta y volcán San Martín Pajapan, respectivamente, están bien clasificados (Cuadro 8).



Cuadro 7. Análisis canónico discriminante de *Heteromys desmarestianus* de los Tuxtlas, Veracruz. Se emplearon 11 variables craneales y se consideraron como grupos a priori las poblaciones Santa Marta, San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla.

	CAN1	CAN2
CORRELACIÓN CANÓNICA	0.7804	0.5112
EIGEN VALORES	1.5584	0.3539
Proporción de la varianza	0.8149	0.1851
Proporción acumulativa	0.8149	1.0000
COEFICIENTES CANÓNICOS		
LOCR	0.3209	-0.5205
LONA	0.5384	-0.2645
LORO	0.3060	-0.2763
LOBS	0.1684	-0.3475
LHMX	-0.1584	0.3115
LOMA	-0.1463	-0.1133
LHDM	-0.1738	0.5105
ANCI	0.6214	0.0274
ANMA	0.1077	-0.1838
COIN	0.4861	-0.2067
PRCR	0.2387	0.1141
MEDIAS POR CLASES		
San Martín Pajapan	0.6182	-0.7154
Santa Marta	0.5907	0.5776
San Martín Tuxtla	-2.4119	-0.0116

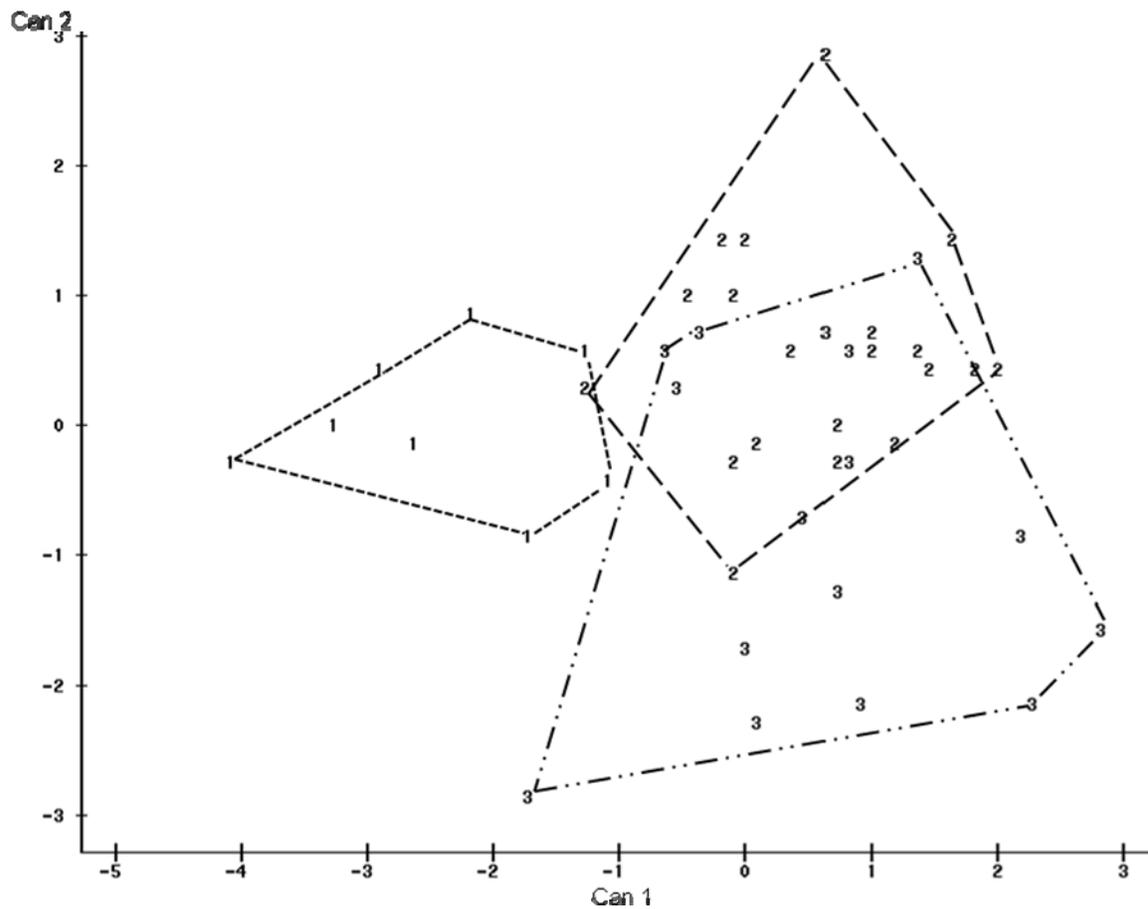


Figura 16. Diagrama de dispersión sobre la primera y segunda variable canónica para 45 ejemplares de *Heteromys desmarestianus*. Los ejemplares representantes del grupo de San Martín Tuxtla tienen el número 1; el grupo Sierra de Santa Marta tiene el número 2, y los del grupo San Martín Pajapan el número 3.



Cuadro 8. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante lineal aplicado a *Heteromys desmarestianus* de los Tuxtlas, Veracruz.

Número y porcentaje de individuos				
clasificados como:				
	SAN MARTÍN PAJAPAN	SANTA MARTA	SAN MARTÍN TUXTLA	TOTAL
SAN MARTÍN PAJAPAN	15 93.75	1 6.25	0 0.00	16 100.00
SANTA MARTA	2 10.00	18 90.00	0 0.00	20 100.00
SAN MARTÍN TUXTLA	0 0.00	0 0.00	9 100.00	9 100.00
TOTAL	17 37.78	19 42.22	9 20.00	45 100.00

#### 5.2.4 ANÁLISIS CROMÓSOMICO

SIERRA DE SANTA MARTA. Se utilizaron cinco ejemplares (cuatro hembras y un macho), esta población posee un número cromosómico diploide de  $2n = 60$  cromosomas y el número fundamental fue de  $NF = 84$ . Este cariotipo (Figs, 17 y 18) está compuesto de 29 pares de autosomas, 13 de ellos birrámicos y 16 monorrámicos. Entre los cromosomas birrámicos, cinco pares son metacéntricos, tres pares son submetacéntricos y cinco pares son subteloicéntricos. El cromosoma sexual X es submetacéntrico de tamaño grande con una longitud relativa casi del 5% del complemento haploide. El cromosoma sexual Y también es del tipo submetacéntrico, pero más pequeño (3% en longitud). Los valores promedio absolutos obtenidos de las longitudes de los brazos cromosómicos, así como la proporción que existe entre ellos y la clasificación que le corresponde a cada par, se muestran en el cuadro 9, mientras que los datos promedio de longitudes relativas (%) de los cromosomas se presentan en el cuadro 10.

VOLCÁN SAN MARTÍN PAJAPAN. Se emplearon cuatro ejemplares (tres hembras y un macho). El número cromosómico diploide de esta población fue de  $2n = 60$  cromosomas y su número fundamental fue de  $NF = 80$ . De los 29 pares de autosomas que constituyen su cariotipo, 11 son birrámicos y 18 son monorrámicos. De los primeros, cinco pares son metacéntricos, un par es submetacéntrico y cinco

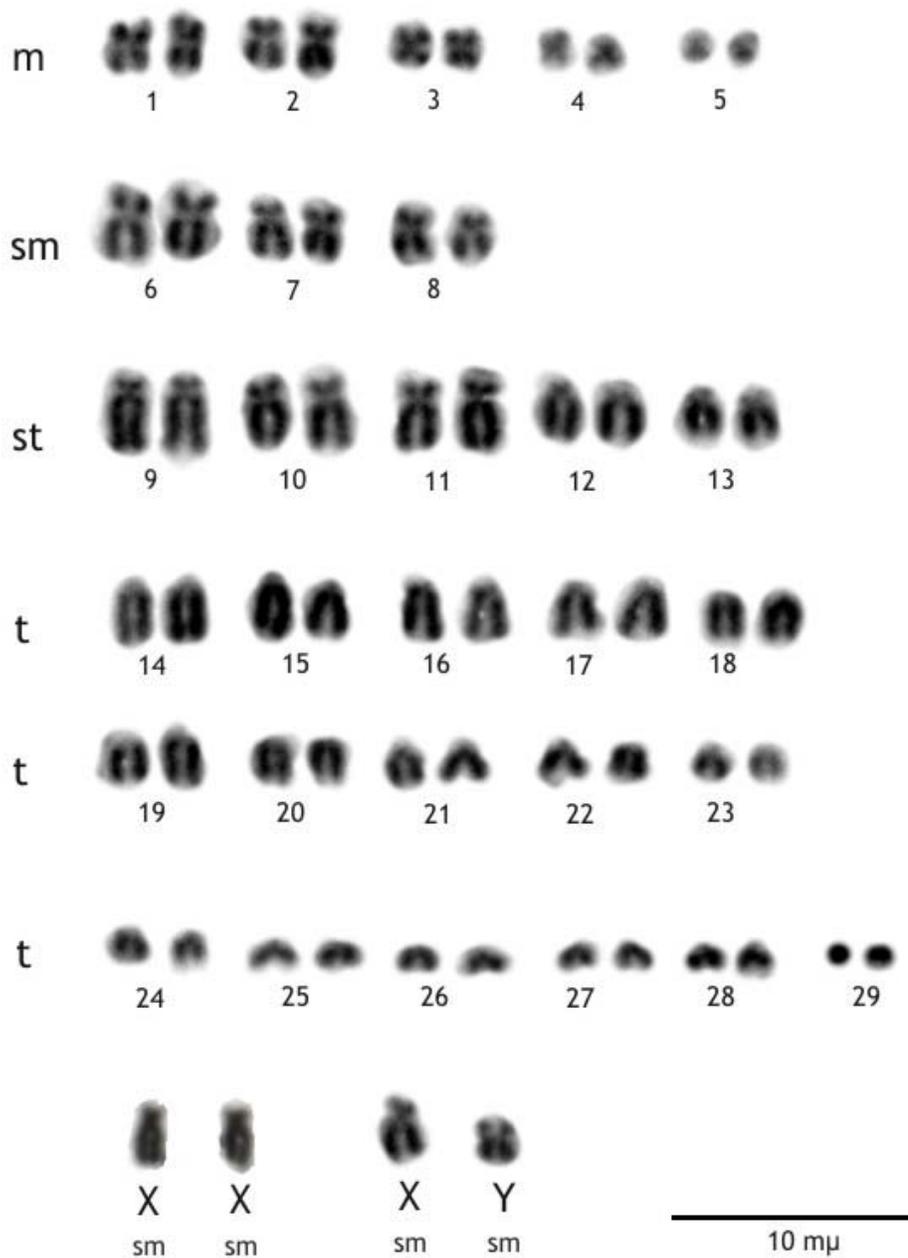


Figura 17. Cariotipo convencional del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus* proveniente de la población de la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. m = metacéntrico; sm = submetacéntrico; st = subtelocéntrico; t = telocéntrico.

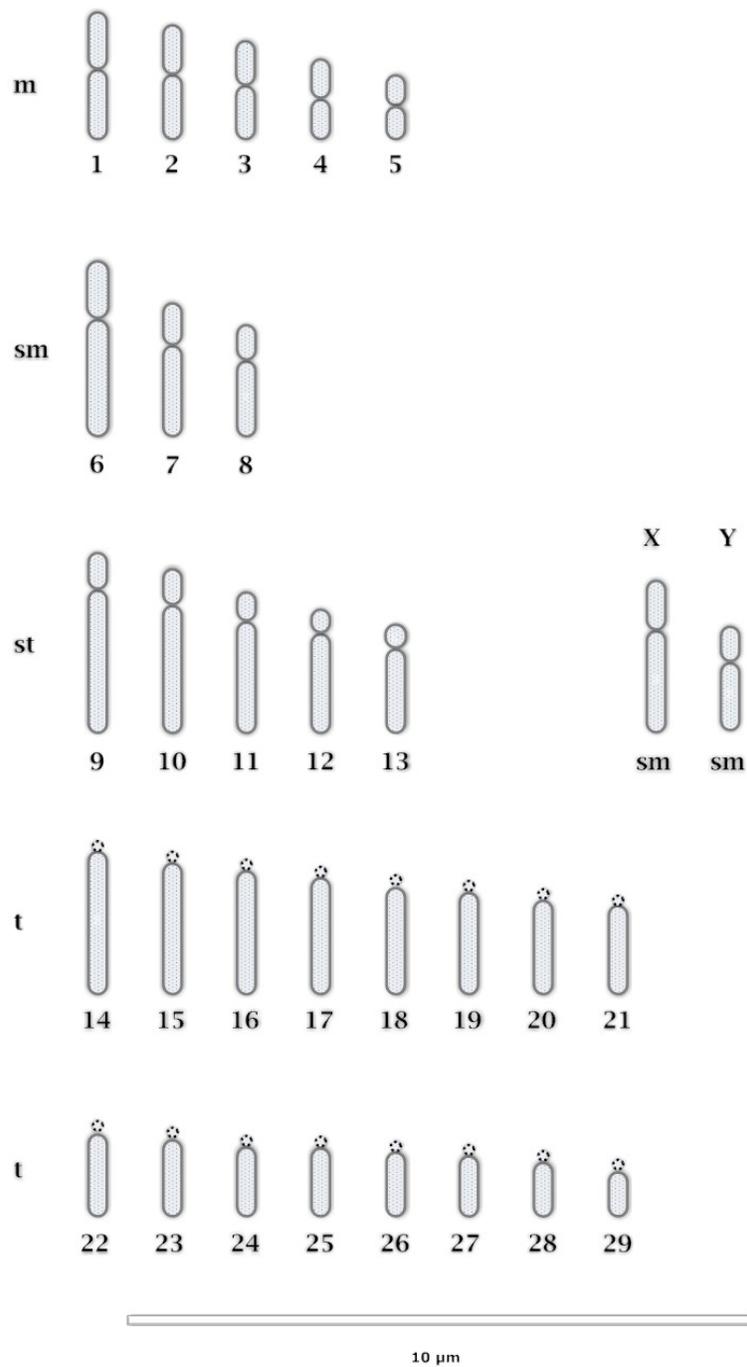


Figura 18. Idiograma del cariotipo convencional del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, en la población de la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. m = metacéntricos; sm = submetacéntricos; st = subtlocéntricos; t = telocéntricos.



Cuadro 9. Valores absolutos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los 30 pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, de una población en la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. S = desviación estándar; I.C. = índice centromérico; Clas = clasificación; m = metacéntricos; sm = submetacéntricos; st = subtelocéntricos; t = telocéntricos.

No. par	p	Sp	q	S q	p+q	Sp+q	I.C.	Clasificación
1	0.80	0.15	1.01	0.21	1.80	0.33	44.18	m
2	0.67	0.11	0.87	0.16	1.55	0.25	43.58	m
3	0.60	0.09	0.71	0.15	1.30	0.24	45.83	m
4	0.47	0.11	0.53	0.12	1.00	0.21	47.19	m
5	0.34	0.06	0.38	0.07	0.72	0.12	47.40	m
6	0.90	0.21	1.86	0.43	2.76	0.61	32.60	sm
7	0.66	0.21	1.40	0.27	2.06	0.46	32.07	sm
8	0.54	0.11	1.20	0.29	1.75	0.39	31.16	sm
9	0.52	0.12	2.26	0.50	2.78	0.57	18.84	st
10	0.51	0.14	2.02	0.54	2.53	0.63	20.21	st
11	0.44	0.14	1.74	0.38	2.18	0.50	20.08	st
12	0.37	0.08	1.57	0.42	1.93	0.47	18.88	st
13	0.33	0.08	1.32	0.31	1.65	0.36	19.89	st
14	0.05	0.11	2.26	0.56	2.31	0.60	2.26	t
15	0.02	0.07	2.07	0.48	2.09	0.50	0.89	t
16	0.01	0.04	1.94	0.44	1.95	0.44	0.38	t
17	0.02	0.07	1.84	0.41	1.86	0.42	1.24	t
18	0.02	0.07	1.69	0.35	1.71	0.36	1.30	t
19	0.00	0.00	1.60	0.35	1.60	0.35	0.00	t
20	0.00	0.00	1.48	0.31	1.48	0.31	0.00	t
21	0.00	0.00	1.37	0.27	1.37	0.27	0.00	t
22	0.00	0.00	1.25	0.26	1.25	0.26	0.00	t
23	0.00	0.00	1.17	0.23	1.17	0.23	0.00	t
24	0.00	0.00	1.10	0.22	1.10	0.22	0.00	t
25	0.00	0.00	1.04	0.21	1.04	0.21	0.00	t
26	0.00	0.00	0.98	0.21	0.98	0.21	0.00	t
27	0.00	0.00	0.91	0.22	0.91	0.22	0.00	t
28	0.00	0.00	0.85	0.22	0.85	0.22	0.00	t
29	0.00	0.00	0.71	0.16	0.71	0.16	0.00	t
X	0.78	0.16	1.62	0.31	2.40	0.44	32.60	sm
Y	0.54	0.12	1.04	0.15	1.57	0.27	34.09	sm

Cuadro 10. Valores relativos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) en los pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, provenientes de una población en la Sierra de Santa Marta, en la región de los Tuxtlas, Veracruz.

No. par	p	q	p+q
1	1.59	2.00	3.59
2	1.35	1.74	3.09
3	1.19	1.40	2.59
4	0.94	1.06	2.00
5	0.67	0.74	1.41
6	1.78	3.67	5.45
7	1.29	2.76	4.05
8	1.08	2.37	3.46
9	1.03	4.50	5.52
10	1.01	4.02	5.03
11	0.88	3.49	4.37
12	0.72	3.12	3.84
13	0.65	2.62	3.27
14	0.10	4.49	4.59
15	0.03	4.12	4.16
16	0.01	3.88	3.89
17	0.04	3.66	3.70
18	0.04	3.36	3.40
19	0.00	3.19	3.19
20	0.00	2.94	2.94
21	0.00	2.70	2.70
22	0.00	2.48	2.48
23	0.00	2.31	2.31
24	0.00	2.17	2.17
25	0.00	2.05	2.05
26	0.00	1.93	1.93
27	0.00	1.81	1.81
28	0.00	1.69	1.69
29	0.00	1.39	1.39
X	1.54	3.19	4.73
Y	1.08	2.11	3.19



pares son subtelocéntricos. El cromosoma sexual X es un submetacéntrico de tamaño grande (longitud relativa cercano a 6%), mientras que el Y también es submetacéntrico pero difiere en tamaño por ser más pequeño (longitud relativa 3%; Figs. 19 y 20). Los valores promedio absolutos y relativos de las medidas de los cromosomas se exponen en los cuadros 11 y 12, respectivamente.

VOLCÁN SAN MARTÍN TUXTLA. Se usaron dos machos que también tuvieron un total de 60 cromosomas como número diploide, siendo 11 pares birrámeos y 18 pares monorrámeos en sus cromosomas autosómicos; el número fundamental fue de  $NF = 80$ . Los autosomas corresponden a cinco pares de metacéntricos, tres pares de submetacéntricos, tres pares de subtelocéntricos y 18 pares de telocéntricos (Figs. 21 y 22). En los cuadros 13 y 14 se muestran las medidas absolutas y relativas de cada uno de los cromosomas. Los cromosomas sexuales fueron submetacéntricos, siendo el X más grande que el Y, cuya longitud relativa es cercana al 6% y 4%, respectivamente.

Comparando los cariotipos de las tres poblaciones, se observa que existen algunas diferencias en la morfología y número fundamental. Las poblaciones San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla poseen el mismo número fundamental ( $NF = 80$ ), pero difieren en los pares cromosómicos 7 y 8 que son subtelocéntricos y submetacéntricos, respectivamente. (Cuadros 15 y 16). Las diferencias encontradas entre los individuos de la Sierra de Santa Marta con respecto a las otras dos poblaciones se presentaron en los pares cromosómicos 12 y 13 que son

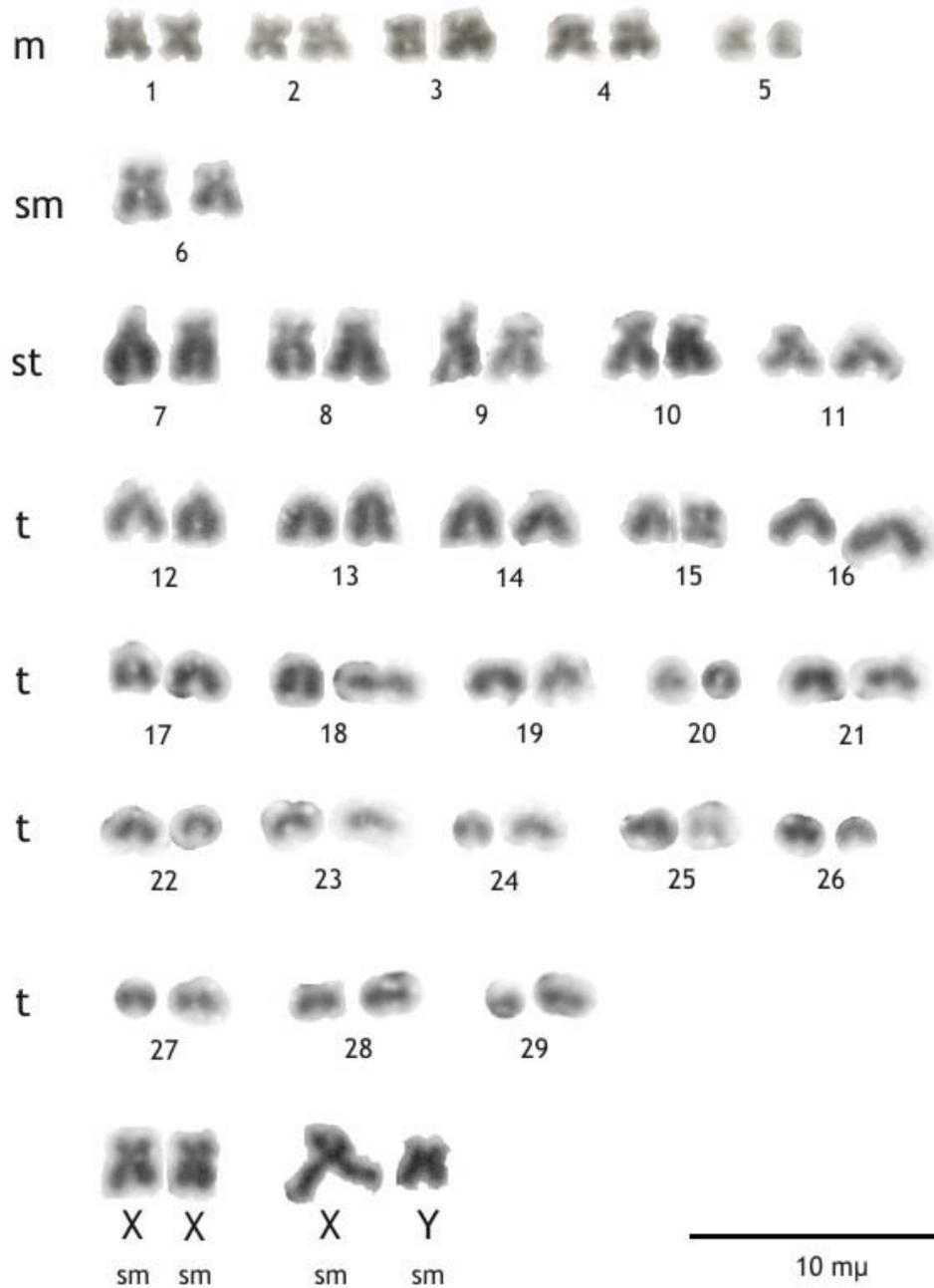


Figura 19. Cariotipo convencional del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus* provenientes de la población San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. m = metacéntrico; sm = submetacéntrico; st = subtelocéntrico; t = telocéntrico.

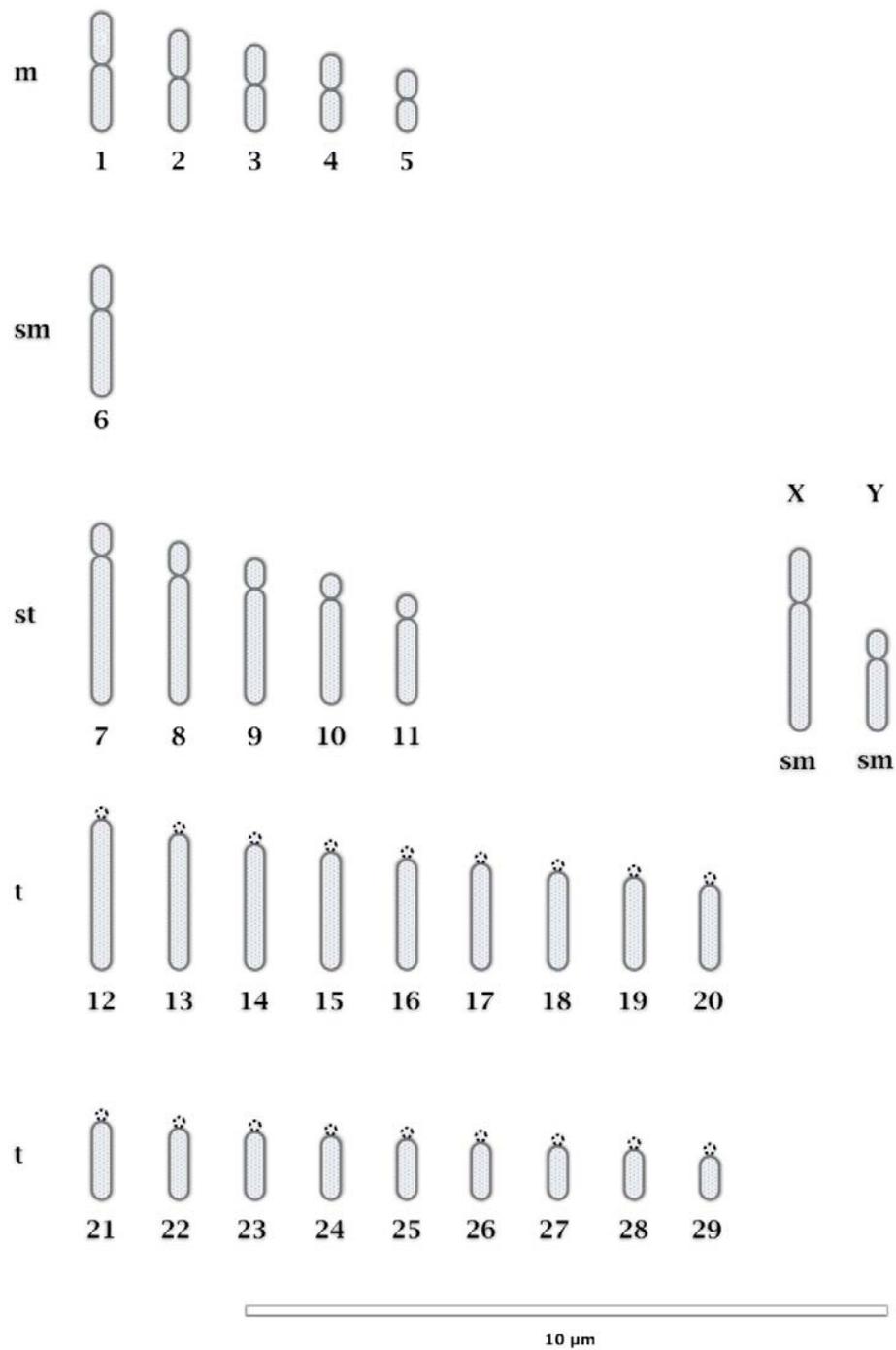


Figura 20. Idiograma del cariotipo convencional del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, en la población San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. m = metacéntricos; sm = submetacéntricos; st = subtelocéntricos; t = telocéntricos.

Cuadro 11. Valores absolutos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los 30 pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, de una población del volcán San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. S = desviación estándar; I.C.= índice centromérico; Clas = clasificación; m = metacéntricos; sm = submetacéntricos; st = subteloecéntricos; t = telocéntricos.

No. Par	p	Sp	q	Sq	p+q	Sp+q	I.C.	Clasificación
1	0.81	0.12	1.04	0.24	1.86	0.34	43.90	m
2	0.73	0.09	0.83	0.15	1.57	0.23	46.85	m
3	0.62	0.10	0.72	0.13	1.34	0.22	46.07	m
4	0.54	0.10	0.64	0.13	1.18	0.21	45.82	m
5	0.45	0.09	0.50	0.10	0.94	0.19	47.29	m
6	0.67	0.09	1.37	0.23	2.04	0.30	32.83	sm
7	0.49	0.12	2.31	0.60	2.80	0.66	17.50	st
8	0.51	0.08	2.00	0.53	2.51	0.58	20.34	st
9	0.46	0.08	1.80	0.46	2.26	0.50	20.29	st
10	0.38	0.06	1.64	0.49	2.02	0.52	18.65	st
11	0.35	0.10	1.34	0.32	1.69	0.41	20.87	st
12	0.09	0.12	2.35	0.73	2.44	0.68	3.49	t
13	0.04	0.11	2.13	0.48	2.17	0.54	1.96	t
14	0.03	0.09	1.96	0.43	2.00	0.46	1.70	t
15	0.02	0.06	1.84	0.39	1.86	0.39	0.91	t
16	0.02	0.06	1.73	0.37	1.74	0.37	0.98	t
17	0.00	0.00	1.66	0.39	1.66	0.39	0.00	t
18	0.00	0.00	1.53	0.35	1.53	0.35	0.00	t
19	0.00	0.00	1.45	0.35	1.45	0.35	0.00	t
20	0.00	0.00	1.33	0.30	1.33	0.30	0.00	t
21	0.00	0.00	1.22	0.24	1.22	0.24	0.00	t
22	0.00	0.00	1.11	0.17	1.11	0.17	0.00	t
23	0.00	0.00	1.06	0.19	1.06	0.19	0.00	t
24	0.00	0.00	1.00	0.16	1.00	0.16	0.00	t
25	0.00	0.00	0.94	0.16	0.94	0.16	0.00	t
26	0.00	0.00	0.88	0.17	0.88	0.17	0.00	t
27	0.00	0.00	0.83	0.17	0.83	0.17	0.00	t
28	0.00	0.00	0.78	0.15	0.78	0.15	0.00	t
29	0.00	0.00	0.68	0.11	0.68	0.11	0.00	t
X	0.83	0.00	2.00	0.00	2.83	0.00	29.41	sm
Y	0.43	0.00	1.12	0.00	1.55	0.00	27.69	sm



Cuadro 12. Valores relativos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) en los pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, provenientes de una población en el volcán San Martín Pajapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz.

No. par	p	q	p+q
1	1.65	2.11	3.77
2	1.49	1.69	3.18
3	1.25	1.47	2.72
4	1.10	1.30	2.40
5	0.90	1.01	1.91
6	1.36	2.78	4.14
7	0.99	4.69	5.68
8	1.04	4.06	5.09
9	0.93	3.65	4.58
10	0.76	3.33	4.09
11	0.71	2.71	3.43
12	0.17	4.78	4.95
13	0.09	4.32	4.40
14	0.07	3.99	4.06
15	0.03	3.74	3.77
16	0.03	3.50	3.54
17	0.00	3.38	3.38
18	0.00	3.10	3.10
19	0.00	2.94	2.94
20	0.00	2.69	2.69
21	0.00	2.48	2.48
22	0.00	2.26	2.26
23	0.00	2.15	2.15
24	0.00	2.02	2.02
25	0.00	1.91	1.91
26	0.00	1.80	1.80
27	0.00	1.69	1.69
28	0.00	1.58	1.58
29	0.00	1.38	1.38
X	1.69	4.06	5.75
Y	0.87	2.27	3.14

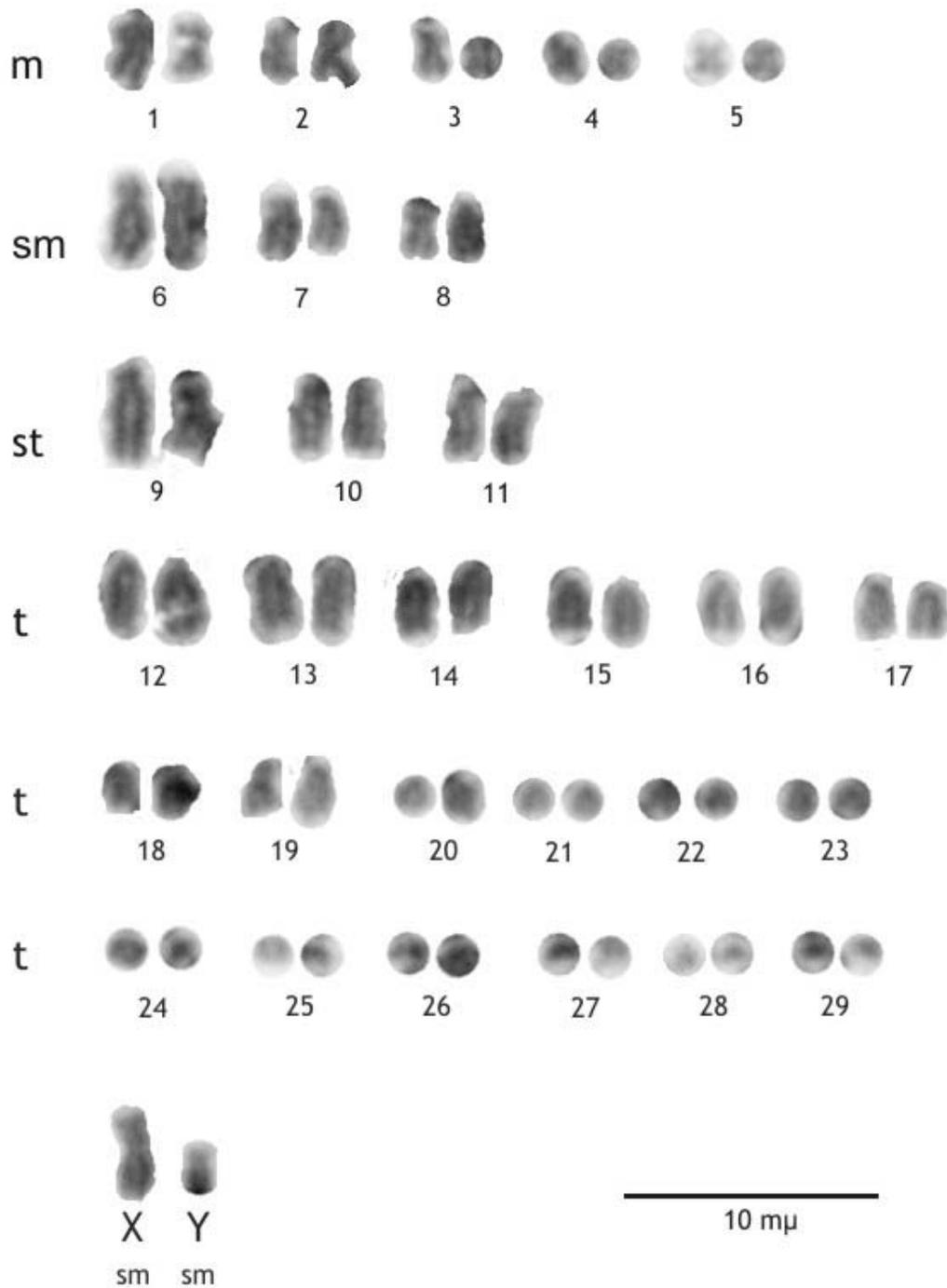


Figura 21. Cariotipo convencional del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus* provenientes de la población San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. m = metacéntrico; sm = submetacéntrico; st = subtelocéntrico; t = telocéntrico.

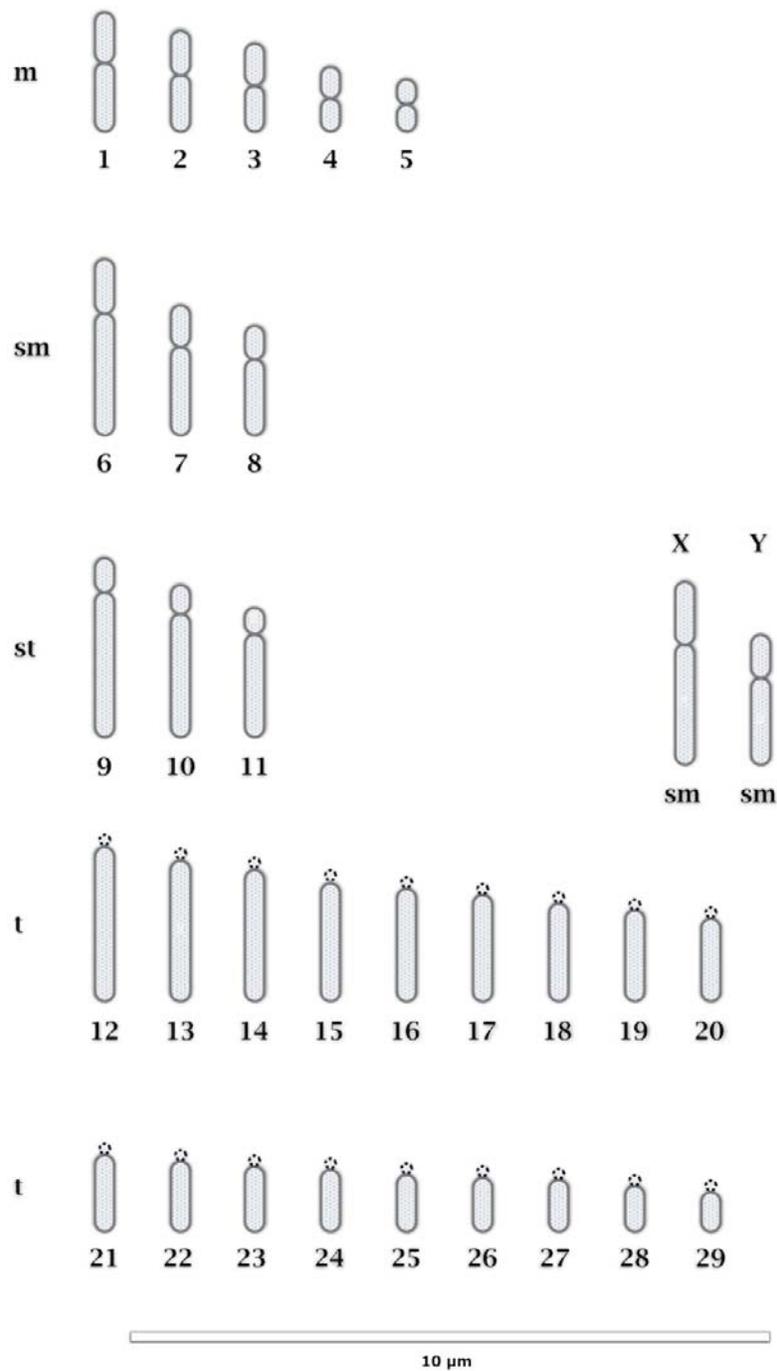


Figura 22. Idiograma del cariotipo convencional del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, en la población del volcán San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. m = metacéntricos; sm = submetacéntricos; st = subtlocéntricos; t = telocéntricos.

Cuadro 13. Valores absolutos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los 30 pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, de una población en el volcán San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. S = desviación estándar; I.C.= índice centromérico; Clas = clasificación; m = metacéntricos; sm = submetacéntricos; st = subtelocéntricos; t = telocéntricos.

No. Par	p	Sp	q	Sq	p+q	Sp+q	I.C.	Clasificación
1	0.79	0.10	1.08	0.13	1.87	0.19	42.42	m
2	0.70	0.08	0.89	0.13	1.59	0.20	43.84	m
3	0.61	0.08	0.71	0.14	1.32	0.22	46.39	m
4	0.49	0.09	0.51	0.11	1.00	0.20	48.57	m
5	0.39	0.12	0.41	0.14	0.80	0.26	48.52	m
6	0.85	0.09	1.91	0.26	2.77	0.28	30.90	sm
7	0.65	0.17	1.39	0.26	2.04	0.42	31.89	sm
8	0.52	0.12	1.19	0.13	1.71	0.24	30.46	sm
9	0.53	0.09	2.27	0.31	2.80	0.33	19.02	st
10	0.45	0.09	1.94	0.22	2.39	0.29	18.94	st
11	0.42	0.10	1.61	0.22	2.03	0.27	20.63	st
12	0.02	0.08	2.42	0.32	2.45	0.28	0.97	t
13	0.05	0.11	2.18	0.22	2.23	0.27	2.24	t
14	0.02	0.08	2.06	0.26	2.08	0.23	1.14	t
15	0.05	0.10	1.85	0.22	1.90	0.25	2.51	t
16	0.00	0.00	1.77	0.24	1.77	0.24	0.00	t
17	0.00	0.00	1.67	0.22	1.67	0.22	0.00	t
18	0.00	0.00	1.53	0.19	1.53	0.19	0.00	t
19	0.00	0.00	1.43	0.18	1.43	0.18	0.00	t
20	0.00	0.00	1.30	0.18	1.30	0.18	0.00	t
21	0.00	0.00	1.20	0.14	1.20	0.14	0.00	t
22	0.00	0.00	1.10	0.16	1.10	0.16	0.00	t
23	0.00	0.00	1.02	0.17	1.02	0.17	0.00	t
24	0.00	0.00	0.96	0.16	0.96	0.16	0.00	t
25	0.00	0.00	0.89	0.14	0.89	0.14	0.00	t
26	0.00	0.00	0.85	0.16	0.85	0.16	0.00	t
27	0.00	0.00	0.81	0.15	0.81	0.15	0.00	t
28	0.00	0.00	0.72	0.15	0.72	0.15	0.00	t
29	0.00	0.00	0.62	0.08	0.62	0.08	0.00	t
X	0.99	0.14	1.90	0.23	2.88	0.35	34.21	sm
Y	0.68	0.08	1.36	0.13	2.04	0.13	33.18	sm



Cuadro 14. Valores relativos promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las longitudes de brazos cortos (p), brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) en los pares cromosómicos del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, provenientes de una población del volcán San Martín Tuxtla, en la región de los Tuxtlas, Veracruz.

No. par	p	q	p+q
1	1.59	2.16	3.75
2	1.40	1.79	3.19
3	1.23	1.42	2.65
4	0.98	1.03	2.01
5	0.78	0.83	1.62
6	1.72	3.84	5.56
7	1.31	2.79	4.09
8	1.05	2.39	3.44
9	1.07	4.56	5.63
10	0.91	3.89	4.80
11	0.84	3.24	4.08
12	0.05	4.87	4.92
13	0.10	4.38	4.48
14	0.05	4.14	4.19
15	0.10	3.72	3.81
16	0.00	3.55	3.55
17	0.00	3.36	3.36
18	0.00	3.08	3.08
19	0.00	2.86	2.86
20	0.00	2.61	2.61
21	0.00	2.42	2.42
22	0.00	2.21	2.21
23	0.00	2.05	2.05
24	0.00	1.93	1.93
25	0.00	1.79	1.79
26	0.00	1.70	1.70
27	0.00	1.64	1.64
28	0.00	1.45	1.45
29	0.00	1.24	1.24
X	1.98	3.81	5.79
Y	1.36	2.74	4.09

Cuadro 15. Comparación de atributos cariotípicos de *Heteromys desmarestianus* en las tres poblaciones bajo estudio. SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = volcán San Martín Pajapan; SMT = volcán San Martín Tuxtla; número de muestra entre paréntesis.

	SSM (3♀; 1♂)	SMP (2♂)	SMT (4♀; 1♂)
2n	60	60	60
NF	80	80	84
m	5	5	5
sm	3	1	3
st	5	5	3
t	16	18	18
X	sm	sm	sm
Y	sm	sm	sm



Cuadro 16. Comparación de cada uno de los pares cromosómicos entre las tres poblaciones bajo estudio de *Heteromys desmarestianus*. SSM = Sierra de Santa Marta; SMP = volcán San Martín Pajapan; SMT = volcán San Martín Tuxtla.

No. par	SMT	SSM	SMP
1	m	m	m
2	m	m	m
3	m	m	m
4	m	m	m
5	m	m	m
6	sm	sm	sm
7	sm	sm	st
8	sm	sm	st
9	st	st	st
10	st	st	st
11	st	st	st
12	t	st	t
13	t	st	t
14	t	t	t
15	t	t	t
16	t	t	t
17	t	t	t
18	t	t	t
19	t	t	t
20	t	t	t
21	t	t	t
22	t	t	t
23	t	t	t
24	t	t	t
25	t	t	t
26	t	t	t
27	t	t	t
28	t	t	t
29	t	t	t
X	sm	sm	sm
Y	sm	sm	sm

subtelocéntricos, esto hace que esta población tenga un número fundamental más elevado.

Las similitudes entre las tres poblaciones es la constancia en los primeros cinco metacéntricos así como los últimos 14 pares monorrámeos. Las poblaciones San Martín Tuxtla y Sierra de Santa Marta se asemejan en los pares siete y ocho. De este análisis pareciera que los cromosomas susceptibles al cambio son los pares 7, 8, 12 y 13.

En lo que se refiere a los cromosomas sexuales XY no existen diferencias en su morfología entre las tres poblaciones examinadas. El X es un submetacéntrico de tamaño grande para las tres poblaciones, pero el Y de los de Santa Marta y San Martín Pajapan son submetacéntricos de tamaño pequeño, mientras que el de San Martín Tuxtla es un submetacéntrico de tamaño mediano.

En este trabajo, por primera vez, se hace una clasificación más detallada de la morfología de los cromosomas al mencionar cuántos pares de cada tipo de cromosomas existen para cada una de las poblaciones estudiadas. Anteriormente, para *H. desmarestianus* sólo se había descrito el número de cromosomas birrámeos y monorrámeos y dentro de los primeros únicamente describían a los cromosomas metacéntricos; los cromosomas birrámeos restantes son de grandes a pequeños y de submetacéntricos a subtelocéntricos (Engstrom *et al.*, 1987; Genoways, 1973; Mascarello y Rogers, 1988; Rogers, 1989). La única descripción detallada de la morfología de cada par cromosómico es la realizada para ejemplares de Belice (Burton *et al.*, 1987).



## 6. DISCUSIÓN

La variación morfológica ligada con la edad se manifiesta en *Heteromys desmarestianus* como en estudios previos para la especie y otros heterómidos (Genoways, 1973; Rogers y Schmidly, 1982), debido a cambios en el tamaño y en las proporciones alométricas que se establecen entre los caracteres. Por lo tanto, en las tres poblaciones bajo estudio, las categorías de edad IV y V representan a los individuos más grandes, siendo estas categorías consideradas como adultos para *Heteromys* y *Liomys* en otros trabajos (Genoways, 1973; Rogers y Schmidly, 1982).

Como era de esperarse, los resultados muestran que la talla aumenta progresivamente junto con la edad, de tal forma que el tamaño más pequeño corresponde a los individuos más jóvenes y el más grande a los adultos. Con respecto a los caracteres externos, en las tres poblaciones, tanto la longitud total (LOTO) como la longitud de la cola (LOCA), aumentan en tamaño de manera significativa durante la edad adulta; mientras que la longitud de la oreja (LORE) y la longitud de la pata (LOPA) en las poblaciones San Martín Tuxtla y San Martín Pajapan, el crecimiento se completa en edades más tempranas.

Entre los huesos que más contribuyen al alargamiento del cráneo se encuentran la longitud de los nasales (LONA), la longitud del rostro (LORO), la longitud basal (LOBA) y la longitud basioccipital (LOBS; Apéndice II), mientras que los elementos que podrían estar relacionados con la anchura del cráneo no están bien definidos, excepto quizás la constricción interorbital, que podría influir en la anchura al cráneo o para dar forma al rostro. La profundidad del cráneo (PRCR)

podría estar relacionada con la forma del cráneo globosa en jóvenes y plana en adultos. La longitud de la mandíbula (LOMA), en sincronía con el cráneo, también aumenta en tamaño conforme avanza la edad de los individuos.

Al ser muy pocas las variables con diferencias significativas entre machos y hembras, se consideró que en estas poblaciones no existe dimorfismo sexual, siendo estos resultados congruentes con los presentados para *H. desmarestianus*, *H. anomalus*, *H. australis*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni* y *H. oresterus* (Best, 1993; Rogers y Schmidly, 1982); así como en el caso de otros géneros de heterómidos, como *Dipodomys* (Genoways y Jones, 1971; Hall y Dale, 1939; Hall, 1946; Setzer, 1949), *Perognathus* (Baker, 1954; Glass, 1947; Hall, 1946; Jones, 1953) y, *Microdipodops* (Hall, 1941). No obstante es importante señalar que en algunas especies de heterómidos se han reportado evidencias de dimorfismo sexual (Best, 1993; Genoways, 1973; Lidicker, 1960; Schmidly, 1971). No obstante, los machos son de mayores proporciones que las hembras en casi todas las variables, esta misma tendencia ya ha sido reconocida para otras especies del género *Heteromys* (incluyendo a *H. desmarestianus*, así como *H. anomalus*, *H. australis*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. oresterus*; Best, 1993).

Sin embargo es importante resaltar que cuando el dimorfismo sexual fue evaluado usando únicamente 20 machos y 20 hembras en cada una de las especies de *Dipodomys*, los resultados fueron diferentes a los obtenidos con muestras más grandes (Best, 1993); estas diferencias parecen estar relacionadas con el tamaño de muestra.



Como se pudo constatar, las medidas somáticas presentaron coeficientes de variación (CV) más altos que las craneales, mismo resultado obtenido en estudios previos para la especie (Rogers y Schmidly, 1982). Lo anterior se podría atribuir al hecho de que dichas medidas resultan ser muy variables por diversos factores. Entre otros, por la intervención de diferentes preparadores durante el trabajo de campo (Santos Moreno, 1994), así como las condiciones heterogéneas en cada una de las localidades de muestreo. En contraste, las medidas craneales se obtuvieron por una sola persona y consecuentemente el margen de error se reduce notablemente. También, los CV disminuyen a medida que los individuos llegan a su etapa adulta, precisamente por alcanzar su máximo desarrollo y por lo tanto son más estables en su crecimiento.

La variación individual en la mayoría de los caracteres usados en este estudio mostró baja variación en las tres poblaciones analizadas. Muchos coeficientes de variación fueron menores al 6%, valores que están dentro de los límites de aquellos encontrados en las especies de los géneros *Liomys* y *Heteromys* (Genoways, 1973; Rogers y Schmidly, 1982) y otros mamíferos pequeños (Long, 1968).

Con respecto a los análisis multivariados, únicamente se tomaron en cuenta hembras y machos adultos de las edades IV y V, debido a que no mostraron diferencias significativas entre ellos. Los resultados muestran claramente que los organismos de las poblaciones bajo estudio (Sierra de Santa Marta, San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla) se separan claramente de aquellos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Sin embargo los individuos de las poblaciones

Santa Marta y San Martín Pajapan son más parecidos entre sí y, a su vez, se parecen más a los de San Andrés Tuxtla, que a los de San Martín Tuxtla.

Estos resultados ponen de manifiesto que las poblaciones de *H. desmarestianus* en Los Tuxtlas, Veracruz se separan claramente en clases de tamaño. Una es la clase pequeña conformada por individuos pequeños y representados por la población volcán San Martín Tuxtla. Otra es la clase grande e integrada por ejemplares de proporciones mayores y que corresponden a organismos de la población de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. El resto de las poblaciones (Sierra de Santa Marta, Volcán San Martín Pajapan, San Andrés Tuxtla y cercanías del Lago Catemaco) se mantuvieron en tamaños intermedios. Este hecho podría permitir reconocer tentativamente dos variantes geográficas. Por ejemplo, recientemente se han descrito tres nuevas taxa dentro del género *Heteromys* con criterios derivados de análisis morfológicos y morfométricos: *H. teleus* (Anderson y Jarrín-V, 2002) en el Ecuador, *H. oasicus* (Anderson, 2003) en Venezuela y *H. nubicolens* (Anderson y Timm, 2006) en Costa Rica.

Finalmente, en este estudio se puso de manifiesto que *Heteromys desmarestianus* posee considerable variación morfométrica craneal. Este tipo de análisis han sido de gran importancia en cuanto a clarificar la posición taxonómica en varias de las especies dentro del género. Por ejemplo, Rogers y Schmidly (1982) con datos morfométricos de caracteres externos y craneales, así como con la morfología bacular colocan a *H. longicaudatus* y *H. lepturus* en sinonimia con *H. desmarestianus* y reasignan a *H. temporalis* como una subespecie de *H.*



*desmarestianus*. Asimismo, con base en estudios cariológicos, principalmente análisis de cariotipos estándar, Engstrom *et al.* (1987) sugieren que *H. gaumeri* sea removido del grupo *desmarestianus* y se sitúe en su propio grupo de especies.

El cariotipo convencional de *H. desmarestianus* confirma que el número cromosómico diploide ( $2n$ ) es de 60 cromosomas en las tres poblaciones estudiadas, concordando estos resultados con los ya descritos anteriormente en la literatura (Burton *et al.*, 1987; Engstrom *et al.*, 1987; Genoways, 1973; Mascarello y Rogers, 1988; Rogers, 1989). Sin embargo, aquí se encontraron diferencias en la morfología de los cromosomas entre las poblaciones estudiadas que se vieron reflejadas en el número fundamental de los individuos de la población de Santa Marta con un  $NF = 84$ , debido a que cuenta con dos pares más de autosomas birrámeos que las otras dos poblaciones. Por lo tanto se presentan tres nuevos citotipos para México (Cuadro 17).

La población de la Sierra de Santa Marta presentó un número fundamental ( $NF = 84$ ) no descrito anteriormente en la literatura, no así para las poblaciones San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla que poseen un  $NF = 80$ , al igual que los ya reportados para esta especie de Costa Rica (Cuadro 17; Rogers, 1989).

Las poblaciones analizadas en este trabajo presentaron dos pares más de cromosomas metacéntricos, así como más elementos monorrámeos con respecto al citotipo A (cercañas de Catemaco y Sontecomapan), y era el que se esperaba encontrar por estar más cercano al área de estudio. También hay diferencias en los cromosomas submetacéntricos y subtlocéntricos pero la información disponible en Rogers (1989) no es suficiente para poder comparar estos citotipos.

No obstante se ha documentado que el cromosoma Y es más variable y puede ser del tipo submetacéntrico, telocéntrico o, con mayor frecuencia, subteloacéntrico (Cuadro 17), en este estudio en las tres poblaciones siempre fue submetacéntrico.

El género *Heteromys* ha sufrido cambios tanto en el número diploide como en el número fundamental, debido a rearrreglos Robertsonianos y no-Robertsonianos, siendo estos últimos los más predominantes (Rogers, 1989). Los dos tipos de rearrreglos estructurales, fusiones/fisiones Robertsonianas e inversiones pericéntricas, sobresalen en los datos recopilados de las poblaciones naturales de roedores (Patton y Sherwood, 1983).

Al parecer, las inversiones pericéntricas han tenido lugar en la evolución cromosómica de *H. desmarestianus* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Los individuos de la Sierra de Santa Marta difieren en dos y cuatro inversiones pericéntricas con los de San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla, cada uno. Por su parte los de San Martín Pajapan y San Martín Tuxtla la diferencia es debida sólo a dos inversiones pericéntricas. Este tipo de rearrreglo que causa alteraciones en el número fundamental pero sin cambio en el número diploide, ha sido observado en otros roedores como *Peromyscus* (Hsu y Arrighi, 1968; Hsu y Mead, 1969; Robbins y Baker, 1981); *Onychomys* (Baker *et al.*, 1979); *Reithrodontomys* (Engstrom *et al.*, 1981; Robbins y Baker, 1980); *Thomomys* (Patton y Sherwood, 1982), entre otros.

Probablemente, la población de *H. desmarestianus* en los Tuxtlas, Veracruz en un inicio era continua y se ha fragmentado a lo largo del tiempo aislándose,



quizás por los eventos geográficos y geológicos que han ocurrido en la región. Por ejemplo, la Pequeña Edad de Hielo (1350-1850 D.C.), que tuvo un impacto importante en los ecosistemas tropicales incluyendo por supuesto, a la Sierra de Los Tuxtlas (Lozano-García *et al.*, 2007). Además de la historia geológica, habría que documentar las características ambientales, como la vegetación, altura, clima, precipitación, entre otros. Esto es por que muchos de los estudios de variación morfológica en heterómidos han examinado variación geográfica entre poblaciones, sin embargo pocos de ellos han examinado la relación de la variación medioambiental con las características morfológicas (Best, 1993).

Dentro de los heterómidos, *H. desmarestianus* representa uno de los mejores ejemplos de variación en el número fundamental y separación geográfica dentro de razas geográficas (Patton y Rogers, 1993; Rogers, 1989). Por lo menos 10 formas cariotípicas a las que se suman las encontradas aquí existen dentro del complejo de poblaciones de *H. desmarestianus* (Burton *et al.*, 1987; Engstrom *et al.*, 1987; Genoways 1973; Mascarello y Rogers 1988; Rogers 1989). Además, algunas especies de *Heteromys* difieren significativamente en los patrones de bandeado cariológico (Mascarello y Rogers 1988; Rogers 1989). Tal variación encontrada en algunas formas cariotípicas en *H. desmarestianus*, indica una subdivisión que podría ser de suficiente magnitud para indicar que el flujo genético es mínimo (Rogers, 1989) y no se descarta la posibilidad que esto este sucediendo en el área de estudio.

Es de llamar la atención la variación evidente en esta especie en Los Tuxtlas Veracruz, especialmente por el tipo de vegetación predominante que es la

selva alta y además, es continua a lo largo de la Reserva, sin que exista alguna barrera geográfica evidente. En ese contexto cabe mencionar que, aparentemente el aislamiento físico de la Sierra de Los Tuxtlas por las tierras bajas ha sido de suficiente duración para permitir diferenciación subespecífica como fue el caso en unas cuantas aves de zonas tropicales elevadas (Andrle, 1967). En cambio, la divergencia que se ha encontrado entre los ratones espinosos con base en caracteres con los que se analizan aquí, no ha sido suficiente para este reconocimiento (Rogers y Schmidly, 1982). Sin duda, los resultados de este estudio muestran que *H. desmarestianus* es un mamífero con un potencial evolutivo amplio, pues muestra una variación morfológica y cariotípica considerable. Es necesario documentar la variación biológica como elemento primordial para iniciar el proceso evolutivo, de manera que se puedan entender y predecir los mecanismos evolutivos.

Al parecer, ciertas poblaciones de esta especie se encuentran en etapa de diferenciación. Sin embargo, antes de tomar una decisión acerca de las relaciones taxonómicas entre las poblaciones de *H. desmarestianus* en Los Tuxtlas, Veracruz, serían recomendables estudios adicionales para conocer el panorama completo de la evolución cromosómica, flujo genético, diferencias a nivel molecular, entre otros, de *H. desmarestianus* en México, haciendo las comparaciones en toda su área de distribución.



Cuadro 17. Comparación cromosómica entre algunas poblaciones de *Heteromys desmarestianus* ( $2n = 60$ ), referente al número fundamental y a la morfología de los pares cromosómicos. NF = número fundamental; m = metacéntrico; sm = submetacéntrico; st= subtlocéntrico; t = telocéntrico. \* Esta forma cariotípica posee un par de autosomas heteromórfico.

Localidad	NF	Autosomas			Sexuales		Referencia
		m	sm-st	t	X	Y	
Ojo de Agua (427 m.) y Motzorongo (213.36 m.), Veracruz; Tuxtepec (76.20 m.), Oaxaca	82	3	9	17	sm	st	Rogers, 1989
Volcán San Martín Tuxtla (1,083-1,440 msnm)	80	5	6	18	sm	sm	Este estudio
Catemaco (50 msnm) y Sontecomapan, Veracruz	86	3	11	15	sm	st	Rogers, 1989
Sierra de Santa Marta (140-198 msnm)	84	5	8	16	sm	sm	Este estudio
San Martín Pajapan (445-478 msnm)	80	5	6	18	sm	sm	Este estudio
Vista Hermosa (1,000 msnm), Oaxaca	72	2	5	22	sm	sm	Rogers, 1989
Berriozabal (950 msnm) y Rayón (1,000 msnm), Chiapas	67 *	2	2	24	?	?	Rogers, 1989
Palenque, Chiapas	68	2	3	24	?	?	Rogers, 1989; Engstrom <i>et al.</i> , 1987
Belice	72	2	5	22	m	?	Burton <i>et al.</i> , 1987
Costa Rica (650 msnm)	86	3	11	15	sm	st-t	Rogers, 1989
Costa Rica (50-675 msnm)	86	-	14	15	sm	t	Mascarello y Rogers, 1988
Costa Rica (450 msnm)	80	2	9	18	sm	st	Rogers, 1989
No precisa	82	-	12	17	sm	?	Genoways, 1973

## 7. CONCLUSIONES



Como se esperaba, se documentaron las variaciones morfométrica somática y craneal entre las poblaciones examinadas del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus*, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.



Los cariotipos convencionales de estas poblaciones muestran diferencias importantes al encontrarse tres citotipos originados probablemente por inversiones pericéntricas, que si bien no son la única causa de divergencia y especiación, podrían estar favoreciendo la separación de las poblaciones a lo largo de su distribución.



Por lo tanto, se concluye que si existe variación morfométrica y cariotípica entre las poblaciones del ratón de abazones, *Heteromys desmarestianus* en una extensión territorial relativamente pequeña al sureste del estado de Veracruz, lo que podría estar evidenciando el proceso de diferenciación de la especie en la región.



## 8. LITERATURA CITADA

- AL-AISH, M. 1969. Human chromosome morphology. I. Studies on normal chromosome characterization, classification and karyotyping. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 11:370-381.
- ANDERSON, R. P. 2003. Taxonomy, distribution, and natural history of the genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in western Venezuela, with the description of a dwarf species from the Península de Paraguaná. American Museum Novitates, 3396:1-43.
- ANDERSON, R. P. Y P. JARRÍN-V. 2002. A new species of spiny pocket mouse (Heteromyidae: *Heteromys*) endemic to western Ecuador. American Museum Novitates, 3382:1-26.
- ANDERSON, R. P. Y R. M. TIMM. 2006. A new montan species of spiny pocket mouse (Rodentia: Heteromyidae: *Heteromys*) from northwestern Costa Rica. American Museum Novitates, 3509:1-38.
- ANDRLE, R. F. 1967. Birds of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico. The Wilson Bulletin, 79:163-187.
- BAKER, R. J. 1954. The silky pocket mouse (*Perognathus flavus*) of México. University Kansas Publication, Museum Natural History, 7:339-347.
- BAKER, R. J., R. K. BARNETT Y I. F. GREENBAUM. 1979. Chromosomal evolution in grasshopper mice (*Onychomys*, Cricetidae). Journal of Mammalogy, 60:297-306.
- Baker, R. J., M. W. Haiduk, L. W. Robbins, A. Cadena y B. F. Koop. 1982. Chromosomal studies of South American bats and their systematic

- implication. Pp. 303-327, *en* Mammalian biology in South America (N. A. Mares y H. H. Genoways, eds.) Pymatuning Laboratory of Ecology, Vol. IV. Pymatuning, Pennsylvania, U. S. A., 539 pp.
- BEST, T. L. 1978. Variation in kangaroo rats (genus *Dipodomys*) of the *heermanni* group in Baja California, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 59:160-175.
- BEST, T. L. 1993. Patterns of morphologic and morphometric variation in Heteromid rodents. Pp. 197-235, *in* Biology of the Heteromyidae (H. H. Genoways and J. H. Crown, eds.). Special Publication no. 10, The American Society of Mammalogists, Brigham Young University, Provo UTAH, 719 pp.
- BURTON, D. W., J. W. BICKHAM, H. H. GENOWAYS Y T. J. MCCARTHY. 1987. Karyotypic analysis of five rodents and a marsupial from Belize, Central America. *Annals of Carnegie Museum*, 56:103-112.
- CASTILLO-CAMPOS G. Y J. LABORDE. 2004. La Vegetación. Pp. 231-267, *en* Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, eds.). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz, 288 pp.
- DIERSING, V. E. 1976. An analysis of *Peromyscus difficilis* from the Mexican-United States Boundary area. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 89:451-466.
- DIRZO, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo*, 17:33-45.
- DIRZO, R., E. GONZÁLEZ SORIANO Y R. C. VOGT. 1997. Introducción General. Pp. 3-6, *en* Historia Natural de Los Tuxtlas (E. González Soriano, R. Dirzo y R. C.



- Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, D.F., 647 pp.
- ENGSTROM, M. D., R. C. DOWLER, D. S. ROGERS, D. J. SCHMIDLY Y J. W. BICKHAM. 1981. Chromosomal variation within four species of harvest mice (*Reithrodontomys*). *Journal of Mammalogy*, 62:159-164.
- ENGSTROM, M. D., H. H. GENOWAYS Y P. K. TUCKER. 1987. Morphological variation, karyology, and systematic relationships of *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae). Pp. 289-303, *en* *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B. D. Patterson y R. M. Timm, eds.). *Fieldiana Zoology, new ser.*, 39:1-506.
- GANNON, W. L., R. S. SIKES Y THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the Use of Wild Mammals in Research. *Journal of Mammalogy*, 88:809-823.
- GEISSERT, D. 2004. La Geomorfología. Pp. 159-179, *in* *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, eds.). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz, 288 pp.
- GENOWAYS, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus *Liomys*. *Special Publications, The Museum, Texas Tech University*, 5:1-368.

- GENOWAYS, H. H. Y J. K. JONES, JR. 1971. Systematics of southern banner-tailed kangaroo rats of the *Dipodomys phillipsii* group. *Journal of Mammalogy*, 52:265-278.
- GLASS, B. P. 1947. Geographic variation in *Perognathus hispidus*. *Journal of Mammalogy*, 28:174-179.
- GONZÁLEZ CHRISTEN, A. 2008. La diversidad alfa, beta y gamma de la mastofauna en la Sierra de Santa Marta, Veracruz, México. Pp. 103-123, *en Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega, eds.). Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F. 691 pp.
- GUEVARA, S., J. LABORDE Y G. SÁNCHEZ-RÍOS. 2004. Introducción. Pp. 18-27, *en Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, eds.). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz, 288 pp.
- HAFNER, J. C., J. E. LIGHT, D. J. HAFNER, M. S. HAFNER, E. REDDINGTON, D. S. ROGERS Y B. R. RIDDLE. 2007. Basal clades and molecular systematic of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 88:1129-1145.
- HAFNER, J. C. Y D. R. SANDQUIST. 1989. Postmortem field preparation of bird and mammal chromosomes: an evaluation involving the pocket gopher *Thomomys bottae*. *The Southwestern Naturalist*, 34:330-337.
- HALL, E. R. 1941. Revision of the rodent genus *Microdipodops*. *Field Museum Natural History, Zoology Series*, 27:233-277.



- HALL, E. R. 1946. Mammals of Nevada. University California Press, Berkeley, xi+710 pp.
- HALL, E. R. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons, 2 vol., 1181+90 pp.
- HALL, E. R. Y F. H. DALE. 1939. Geographic races of the kangaroo rat, *Dipodomys microps*. Occasional Papers Museum of Zoology, Louisiana State University, 4:47-62.
- HSU, T. C. Y F. E. ARRIGHI. 1968. Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). I. Evolutionary trends in 20 species. Cytogenetics, 7:417-446.
- HSU, T. C. Y R. A. MEAD. 1969. Mechanisms of chromosomal change in mammalian speciation. Pp. 8-17, en Comparative Mammalian Cytogenetics (K. Benirschke, ed.). Springer-Verlag New York Inc., 473 pp.
- JONES, J. K., JR. 1953. Geographic distribution of the pocket mouse, *Perognathus fasciatus*. University Kansas Publication, Museum Natural History, 5:515-526.
- LEVAN, A., K. FREDGAN Y A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52:201-220.
- LIDICKER, W. Z., JR. 1960. An analysis of intraspecific variation in the kangaroo rat *Dipodomys merriami*. University California Publication Zoology, 67:125-218.
- LONG, C. A. 1968. An analysis of patterns of variation in some representative Mammalia. Part. I. A review of estimates of variability in selected measurements. Transactions of the Kansas Academy of Science, 71:201-227.

- LOZANO-GARCÍA, M. S., M. CABALLERO, B. ORTEGA, A. RODRIGUEZ Y S. SOSA. 2007. Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of Eastern Mesoamerica. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104:16200-16203.
- MARTÍNEZ-CORONEL, M., C. MÜDESPACHER Z. Y S. GAONA. 2006. Análisis morfométrico de *Peromyscus difficilis felipensis* (Rodentia: Muridae). *Revista Mexicana de Mastozoología*, 10:14-28.
- MASCARELLO, J. T. Y D. S. ROGERS. 1988. Banded chromosomes of *Liomys salvini*, *Heteromys oresterus* and *H. desmasrestianus*. *Journal of Mammalogy*, 69:126-130.
- MAYR, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England, 797 pp.
- NARANJO, C. A., L. POGGIO Y P. E. BRANDHAM. 1983. A practical method of chromosome classification on the basis of centromere position. *Genetica*, 62:51-53.
- PATTON, J. L. 1967. Chromosome studies of certain pocket mice, genus *Perognathus* (Rodentia: Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 48:27-37.
- PATTON, J. L. 1993. Family Heteromyidae. Pp. 477-486, *en* *Mammal Species of the World, A Taxonomic and Geographic Reference* (D. E. Wilson y D. M. Reeder, eds.). Second Edition. Smithsonian Institution Press, Washington, 1207 pp.
- PATTON, J. L. 2005. Family Heteromyidae. Pp. 844-858, *en* *Mammal Species of the World, A Taxonomic and Geographic Reference* (D. E. Wilson y D. M.



- Reeder, eds.). Third edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2 Vol., 2142 pp.
- PATTON, J. L. Y D. S. ROGERS. 1993. Cytogenetics. Pp. 236-258, en *Biology of the Heteromyidae* (H. H. Genoways y J. H. Crown, eds.). Special Publication no. 10, The American Society of Mammalogists, Brigham Young University, Provo UTAH, 719 pp.
- PATTON, J. L. Y S. W. SHERWOOD. 1982. Genome evolution in pocket gophers (genus *Thomomys*). I. Heterochromatin variation and speciation potential. *Chromosoma*, 85:149-162.
- PATTON, J. L. Y S. W. SHERWOOD. 1983. Chromosome evolution and speciation in rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14:139-158
- RAMÍREZ-PULIDO, J., J. ARROYO-CABRALES Y A. CASTRO-CAMPILLO. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 21:21-82.
- REID, F. A. 1997. A field guide to mammals of Central America and Southwest México. Oxford University Press, New York, 334 pp.
- ROBBINS, L. W. Y R. J. BAKER. 1980. G- and C-band studies on the primitive karyotype for *Reithrodontomys*. *Journal of Mammalogy*, 61:708-714.
- ROBBINS, L. W. Y R. J. BAKER. 1981. An assessment of the nature of chromosomal rearrangements in 18 species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Cytogenetics and Cell Genetics*, 31:194-202.

- ROGERS, D. S. 1989. Evolutionary implications of chromosomal variation among spiny pocket mice, genus *Heteromys* (Order Rodentia). *The Southwestern Naturalist*, 34:85-100.
- ROGERS, D. S. Y D. J. SCHMIDLY. 1982. Systematics of spiny pocket mice (genus *Heteromys*) of the *desmarestianus* species group from México and Northern Central America. *Journal of Mammalogy*, 63:375-386.
- SANTOS MORENO, J. A. 1994. Evaluación del uso de las medidas externas estándar en los análisis morfométricos de mamíferos. *Anales del Instituto de Biología, UNAM Serie Zoología*, 65:275-285.
- SANTOS MORENO, J. A. Y Y. HORTELANO. 1997. La variación en mamíferos: una revisión de los enfoques metodológicos actuales. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 70:13-34.
- SCHERZ, R. G. 1962. Blaze-drying, by igniting the fixative, for improved spreads of chromosomes in leucocytes. *Stain Technology*, 37:386.
- SCHMIDLY, D. J. 1971. Population variation in *Dipodomys ordii* from western Texas. *Journal of Mammalogy*, 52:108-120.
- Sessions, S. K. 1990. Chromosomes: Molecular Cytogenetics. Pp. 156-203, *en* *Molecular Systematics* (D. M. Hillis y C. Moritz, eds.). Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, U.S.A., 588 pp.
- SETZER, H. W. 1949. Subspeciation in the kangaroo rat, *Dipodomys ordii*. *University Kansas Publication, Museum Natural History*, 1:473-573.



- SIEMENS, A. H. 2004. Los Paisajes. Pp. 41-60, *en* Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, eds.). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz, 288 pp.
- VILLA R. B. Y F. A. CERVANTES. 2003. *Los Mamíferos de México*. Instituto de Biología, UNAM y Editorial Iberoamericana, CD Rom, México, D. F.
- VILLEGAS, O. 2007. Mamíferos pequeños de tres localidades de la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz (2004-2005). Trabajo Práctico Científico. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Zona Orizaba-Córdoba, Veracruz, 78 pp.
- WILSON, D. E. Y D. M. REEDER (EDS.). 1993. *Mammals Species of the World*, A Taxonomic and Geographic Reference. Second Edition. Smithsonian Institution Press, Washington, 1206 pp.
- WILSON, D. E. Y D. M. REEDER (EDS.). 2005. *Mammal Species of the World*, A Taxonomic and Geographic Reference. Third Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2 Vol., 2142 pp.
- WILLIAMS, D. F., H. H. GENOWAYS Y J. K. BRAUN. 1993. Taxonomy. Pp. 38-196, *en* *Biology of the Heteromyidae* (H. H. Genoways y J. H. Crown, eds.). Special Publication no. 10, The American Society of Mammalogists, Brigham Young University, Provo UTAH, 719 pp.

Apéndice I: Lista de ejemplares y localidades de procedencia de *Heteromys desmarestianus* examinados. Las localidades se presentan ordenadas de norte a sur y de oeste a este dentro de cada grupo geográfico, entre paréntesis se da el tamaño total de la muestra de cada grupo. Después del grupo se da la localidad y entre paréntesis el número de ejemplares por sexo procedentes de la misma, seguido del número de colección. Los ejemplares referidos con N/D = no determinado. Al final se mencionan los ejemplares examinados en la literatura para los análisis morfométricos.

**Grupo San Martín Tuxtla (19):** Volcán San Martín Tuxtla, 13.25 km N San Andrés Tuxtla, Mpio. San Andrés Tuxtla, 1,083 m, 18°33'45.3" N, 95°13'02.3" W (1 ♀, CNMA 43593); Volcán San Martín Tuxtla, 13.25 km N, 0.75 km E San Andrés Tuxtla, Mpio. San Andrés Tuxtla, 1,164 m, 18°33'47.5" N, 95°12'48.2" W (5 ♂, CNMA 43594, 43596-43599; 4 ♀, CNMA 43595, 43600-43602); Volcán San Martín Tuxtla, 11.75 km N, 2.5 km E San Andrés Tuxtla, Mpio. San Andrés Tuxtla, 1,440 m, 18°33'21.8" N, 95°11'32.1" W (1 ♂, CNMA 43606; 6 ♀, CNMA 43603-43605, 43607-43609); Volcán San Martín Tuxtla, 11.5 km N, 2 km E San Andrés Tuxtla, Mpio. San Andrés Tuxtla, 1,395 m, 18°33'15" N, 95°11'29.9" W (1 ♂, CNMA 43610; 1 ♀, CNMA 43611).

**Grupo Santa Marta (55):** 1 km N, 0.25 km W Adolfo López Mateos, Mpio. Catemaco, 140 m, 18°26'37.5" N, 94°58'04.9" W (1 ♂, CNMA 43538); 0.7 km NE Adolfo López Mateos, Mpio. Catemaco, 172 m, 18°26'19" N, 94°57'56" W (1 ♀, CNMA 43539); Adolfo López Mateos, Mpio. Catemaco, 181 m, 18°26'17.3" N, 94°57'54.9" W (13 ♂, CNMA 43544, 43547, 43553, 43570, 43574, 43576-43578, 43580-43581, 43585-43587; 36 ♀, CNMA 43540-43542, 43545-43546, 43548-43552, 43554-43569, 43571-43573, 43575, 43579, 43582-43584, 43588-43589; 1



N/D, CNMA 43543); 0.75 km SW Adolfo López Mateos, Mpio. Catemaco, 198 m, 18°25'49.86" N, 94°58'9" W (1 ♀, CNMA 43590); Sierra de Santa Marta, 4 km N, 6.5 km E Miguel Hidalgo, Mpio. Catemaco, 540 m, 18°24'11.5" N, 94°53'27" W (1 ♀, CNMA 43591); Sierra de Santa Marta, 1.5 km N, 6.25 km E Miguel Hidalgo, Mpio. Catemaco, 623 m, 18°22'52.5" N, 94°53'52.5" W (1 ♀, CNMA 43592).

**Grupo San Martín Pajapan (51):** Volcán San Martín Pajapan, 9.12 km N, 4 km E Tatahuicapan, Mpio. Tatahuicapan de Juárez, 465 m (2 ♂, CNMA 43612, 43614); 2 ♀, CNMA 43613, 43615); Volcán San Martín Pajapan, 9 km N, 4 km E Tatahuicapan, Mpio. Tatahuicapan de Juárez, 445 m, 18°19'30.7" N, 94°43'18.9" W (CNMA 43617, 43619-43623; 2 ♀, CNMA 43616, 43618); Volcán San Martín Pajapan, 9 km N, 4.3 km E Tatahuicapan, Mpio. Tatahuicapan de Juárez, 478 m, 18°19'27.7" N, 94°43'17.5" W (19 ♂, CNMA 43624, 43627, 43629-43630, 43633-43634, 43639, 43642-43647, 43649-43650, 43653, 43655, 43659-43660; 20 ♀, CNMA 43625-43626, 43628, 43631-43632, 43635-43638, 43640-43641, 43648, 43651-43652, 43654, 43656-43658, 43661-43662).

**Literatura:** 20 mi N (32.19 km) San Andrés (1); 18 mi N (28.97 km) San Andrés (2); 15 mi N (24.14 km) San Andrés Tuxtla (7); 15 mi N (24.14 km) San Andrés (4); San Andrés Tuxtla (4); Lago Catemaco (12); 33.9 km ENE (por carretera) Catemaco (51); 2.1 mi NW (3.38 km) Sontecomapan (2); 0.5 km NW Sontecomapan (1); 2 mi E (3.22 km) Lago Catemaco, Río Quezalapam (1); Coyame, 10 mi E (16.09 km) Catemaco (1).

Apéndice II. Comparación por sexo de variables somáticas y craneales entre las categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* provenientes del volcán San Martín Tuxtla, Sierra de Santa Marta y volcán San Martín Pajapan. Las variables y las categorías de edad se definen en el texto. Las medias se consignan en mm. VAR = variable; N = número de individuos; F = valor de F; Pr>F = probabilidad de F; DUNCAN = prueba de comparación de medias de DUNCAN, las medias con la misma letra indican que no existen diferencias significativas entre ellas; H = hembra; M = macho.

<i>Volcán San Martín Tuxtla</i>							
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN
LOTO	H	V	2	294.50	21.19	0.0007	A
		IV	6	289.83			A
		III	2	253.00			B
		II	1	210.00			C
	M	IV	4	304.00	14.27	0.0129	A
		III	3	271.00			B
LOCA	H	V	2	157.50	11.63	0.0041	A
		IV	6	157.33			A
		III	2	131.50			B
		II	1	111.00			B
	M	IV	4	158.50	3.70	0.1123	A
		III	3	147.66			A
LOPA	H	IV	7	34.00	0.47	0.7122	A
		V	2	34.00			A
		III	2	32.50			A
		II	1	32.00			A
	M	IV	4	37.50	0.06	0.8090	A
		III	3	37.33			A
LORE	H	III	2	17.50	0.99	0.4437	A
		IV	7	17.00			A
		II	1	16.00			A
		V	2	16.00			A
	M	III	3	18.33	0.36	0.5761	A
		IV	4	18.00			A
LOCR	H	V	2	36.74	16.19	0.0024	A
		IV	6	36.56			A
		III	2	33.85			B



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice II. Continuación...							
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN
	M	IV	4	37.54	25.71	0.0039	A
		III	3	35.13			B
LONA	H	V	2	14.46	20.62	0.0007	A
		IV	6	14.35			A
		III	2	12.67			B
		II	1	10.90			C
	M	IV	4	14.69	8.98	0.0302	A
		III	3	13.44			B
LORO	H	V	2	16.92	40.39	<.0001	A
		IV	6	16.65			A
		III	2	15.30			B
		II	1	12.90			C
	M	IV	4	17.20	6.54	0.0508	A
		III	3	16.10			A
LHMX	H	IV	7	5.39	5.49	0.0316	A
		V	2	5.20			A
		III	2	4.89			B
	M	IV	3	5.52	0.07	0.8046	A
		III	2	5.48			A
LOIP	H	V	2	4.45	2.83	0.1065	A
		IV	7	4.32			A
		III	2	4.27			A
		II	1	3.54			B
	M	III	3	4.23	0.70	0.4414	A
		IV	4	3.95			A
LOBA	H	V	2	28.06	17.75	0.0011	A
		IV	7	27.98			A
		III	2	25.61			B
	M	IV	4	28.69	18.97	0.0073	A
		III	3	26.88			B
LOBS	H	V	2	5.22	2.70	0.1269	A
		IV	7	5.11			A
		III	2	4.77			B
	M	IV	4	5.22	4.87	0.0919	A
		III	2	4.76			A
LOMA	H	V	2	16.60	12.07	0.0037	A
		IV	6	16.52			A
		III	2	15.23			B
		II	1	13.83			C
	M	IV	4	16.88	46.64	0.0010	A
		III	3	15.73			B

Apéndice II. Continuación...								
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN	
LHMD	H	III	2	5.27	4.06	0.0501	A	B
		IV	7	4.93			A	
		II	1	4.79			B	
		V	2	4.73			B	
COIN	H	III	3	5.16	6.24	0.0546	A	B
		IV	4	4.86			A	
		V	2	9.96			A	
		IV	6	9.62			A	
ANCI	H	III	2	9.35	15.59	0.0018	A	B
		II	1	8.26			C	
		IV	4	9.95			A	
		III	3	9.62			B	
ANMA	H	V	2	16.84	1.43	0.3116	A	B
		IV	5	16.61			A	
		III	2	16.24			A	
ANIN	H	S/D			20.28	0.0108	A	B
		V	2	14.86			A	
		IV	5	14.40			A	
ANNA	H	III	2	14.12	0.1644	0.1644	A	B
		IV	5	14.40			A	
		III	2	14.12			A	
ANCI	H	IV	4	15.11	15.59	0.0018	A	B
		III	2	14.40			B	
		V	2	9.81			A	
		IV	7	9.68			A	
ANMA	H	III	2	9.36	4.13	0.0483	A	B
		II	1	7.90			B	
		IV	4	10.15			A	
		III	3	10.02			A	
ANNA	H	IV	4	4.40	1.99	0.1944	A	B
		III	2	4.31			A	
		IV	7	4.29			A	
		II	1	3.81			B	
ANCI	H	IV	4	4.51	1.52	0.2729	A	B
		III	3	4.27			A	
		V	2	11.53			A	
		III	2	11.10			A	
ANCI	H	IV	6	11.07	2.76	0.1308	A	B
		IV	4	11.36			A	
		IV	4	11.36			A	
		III	2	10.96			A	
LOTO	H	<i>Sierra de Santa Marta</i>						
		V	6	297.66	43.93	<.0001	A	D
		IV	13	293.23			A	
		III	9	254.33			B	
		II	3	221.66			C	
I	2	185.00	D					



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice II. Continuación...							
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN
	M	IV	2	320.00	28.27	0.0009	A
		III	4	263.25			B
		II	3	200.67			C
LOCA	H	V	6	162.66	28.57	<.0001	A
		IV	13	161.46			A
		III	9	139.22			B
		II	3	120.00			C
		I	2	96.00			D
	M	IV	2	173.00	23.21	0.0015	A
		III	4	142.25			B
		II	3	103.66			C
LOPA	H	V	8	36.62	8.14	0.0001	A
		IV	15	35.60			A B
		III	10	34.40			A B
		II	3	33.66			B
		I	2	30.00			C
	M	IV	4	38.00	7.74	0.0073	A
		V	2	38.00			A
		III	4	34.50			B
		II	3	32.33			B
LORE	H	IV	16	19.50	4.18	0.0073	A
		V	8	18.50			A B
		III	10	17.80			A B C
		II	3	17.00			B C
		I	2	16.00			C
	M	IV	4	19.75	6.09	0.0150	A
		III	4	18.50			A
		V	2	18.00			A B
		II	3	15.66			B
LOCR	H	V	7	37.49	39.98	<.0001	A
		IV	16	36.75			A
		III	9	33.11			B
		II	2	31.47			B
		I	1	29.15			C
	M	V	2	38.62	16.84	0.0025	A
		IV	3	37.70			A
		III	4	33.54			B
		II	1	29.71			C

Apéndice II. Continuación...										
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN			
LONA	H	V	7	15.20	37.82	<.0001	A			
		IV	15	14.79			A			
		III	10	12.41			B			
		II	3	11.35			B			C
		I	1	10.72						C
	M	V	2	16.12	17.69	0.0022	A			
		IV	3	14.87			A			
		III	4	12.77			B			
		II	1	9.90			C			
LORO	H	V	7	17.35	49.85	<.0001	A			
		IV	15	16.83			A			
		III	8	14.49			B			
		II	3	13.41			C			
		I	1	12.41			C			
	M	V	2	18.15	23.92	0.0005	A			
		IV	3	16.92			A			
		III	4	14.72			B			
		II	2	12.48			C			
LHMX	H	IV	15	5.33	10.15	<.0001	A			
		V	6	5.26			A			B
		III	10	4.99						B
		II	2	4.98						B
		I	2	4.57			C			
	M	V	2	5.66	22.24	0.0002	A			
		IV	4	5.40			B			
		III	4	4.98			C			
		II	3	4.75			C			
LOIP	H	V	8	4.34	2.05	0.1103	A			
		IV	16	4.23			A			B
		III	10	4.13			A			B
		II	3	3.93			A			B
		I	1	3.81						B
	M	V	2	4.67	1.75	0.2339	A			
		IV	4	4.42			A			B
		III	4	4.24			A			B
		II	2	3.99						B
LOBA	H	IV	16	28.06	7.01	0.0004	A			
		V	8	27.26			A			
		III	10	25.31			A			B
		II	2	23.58			C			B
		I	1	21.22			C			



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice II. Continuación...							
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN
	M	V	2	29.46	15.53	0.0018	A
		IV	4	29.24			A
		III	4	25.70			B
		II	1	22.26			C
LOBS	H	V	8	5.28	30.49	<.0001	A
		IV	16	5.10			A
		III	10	4.56			B
		II	2	4.27			B
		I	1	3.72			C
	M	IV	4	5.42	12.44	0.0022	A
		V	2	5.36			A
		III	4	4.68			B
		II	2	4.04			C
	LOMA	H	V	8	16.77	54.88	<.0001
IV			16	16.42			A
III			10	14.85			B
II			3	14.04			C
I			2	13.12			D
M		IV	4	17.06	12.20	0.0016	A
		V	2	16.91			A
		III	4	15.16			B
		II	3	13.43			C
LHMD		H	II	2	5.24	4.18	0.0078
	III		10	5.03			A
	I		1	4.82			
	IV		16	4.80			
	V		8	4.80			
	M	V	2	5.16	1.85	0.2083	A
		III	4	4.90			A
		IV	4	4.89			A
		II	3	4.89			A
COIN	H	V	8	10.01	44.15	<.0001	A
		IV	16	9.96			A
		III	10	9.03			B
		II	3	8.74			B
		I	2	8.37			C
	M	V	2	10.29	33.22	<.0001	A
		IV	3	9.93			A
		III	4	9.11			B
		II	3	8.57			C

Apéndice II. Continuación...										
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN			
ANCI	H	V	6	17.51	7.97	0.0006	A			
		IV	11	17.10			A	B		
		III	5	16.04				B		
		II	1	15.70			C	B		
		I	1	14.41			C			
	M	IV	4	17.67	4.84	0.0560	A			
		V	2	17.40			A	B		
		III	3	16.27				B		
	ANMA	H	V	7	14.97	6.72	0.0005	A		
			IV	16	14.49			A	B	
III			10	13.78				B		
II			2	13.73				B		
I			1	12.51	C					
M		IV	4	15.31	16.38	0.0009	A			
		V	2	15.23			A			
		III	4	13.94			B			
		II	2	12.87			C			
ANIN		H	V	8	9.83	1.71	0.1706	A		
	IV		16	9.58	A					
	II		3	9.23	A					
	III		10	9.18	A					
	I		2	9.04	A					
	M	IV	4	10.47	4.22	0.0459	A			
		V	2	10.22			A			
		III	4	9.54			A	B		
		II	2	8.95				B		
	ANNA	H	V	7	4.82	13.68	<.0001	A		
IV			15	4.76	A					
III			10	4.31	B					
II			3	3.93	B					
I			1	3.90	B					
M		V	2	4.99	7.90	0.0120	A			
		IV	3	4.72			A	B		
		III	4	4.31			C	B		
		II	2	3.81			C			
PRCR		H	IV	15	11.50	20.10	<.0001	A		
	V		8	11.48	A					
	III		10	10.85	B					
	II		2	10.57	B					
	I		2	9.63	C					



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice II. Continuación...							
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN
	M	V	2	11.53	11.52	0.0020	A
		IV	4	11.47			A
		III	4	11.01			A
		II	3	10.31			B
<i>Volcán San Martín Pajapan</i>							
LOTO	H	V	2	292.50	13.49	<.0001	A
		IV	8	283.88			A
		III	11	255.27			B
		II	3	212.00			C
	M	V	4	310.75	46.83	<.0001	A
		IV	6	306.16			A
		III	8	257.75			B
		II	6	222.16			C
LOCA	H	V	2	154.50	8.46	0.0008	A
		IV	8	153.12			A
		III	11	138.63			A
		II	3	114.66			B
	M	IV	6	165.83	21.63	<.0001	A
		V	4	165.00			A
		III	8	143.00			B
		II	6	121.83			C
LOPA	H	IV	8	34.37	0.92	0.4512	A
		V	2	33.50			A
		III	11	33.45			A
		II	3	32.33			A
	M	V	5	35.60	6.91	0.0017	A
		IV	7	35.28			A
		III	9	35.11			A
		II	6	32.50			B
LORE	H	V	2	20.00	2.59	0.0812	A
		IV	8	18.25			B
		III	11	17.81			B
		II	3	17.33			B
	M	V	5	19.40	6.33	0.0027	A
		IV	7	18.71			A
		III	9	17.88			C
		II	6	16.66			C
LOCR	H	V	2	38.12	14.60	<.0001	A
		IV	8	36.81			A
		III	9	34.03			B
		II	3	31.25			C
	M	V	5	38.93	43.75	<.0001	A
		IV	6	38.07			A
		III	9	34.52			B
		II	4	31.55			C

Apéndice II. Continuación...								
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN	
LONA	H	V	2	15.35	15.86	<.0001	A	
		IV	8	14.80			A	
		III	11	12.89			B	
		II	3	11.36			C	
	M	V	5	15.66	42.43	<.0001	A	
		IV	6	15.23			A	
		III	9	13.23			B	
		II	4	11.56			C	
LORO	H	V	2	18.08	12.39	0.0001	A	
		IV	8	16.81			A	
		III	10	14.97			B	
		II	3	13.45			B	
	M	V	5	17.82	40.16	<.0001	A	
		IV	6	17.44			A	
		III	9	15.58			B	
		II	4	13.71			C	
LHMX	H	IV	8	5.36	6.06	0.0045	A	B
		V	1	5.08			A	
		III	11	4.98			A	
		II	3	4.94			B	
	M	IV	7	5.31	8.64	0.0005	A	
		V	5	5.30			A	
		III	9	5.00			B	
		II	6	4.94			B	
LOIP	H	V	2	4.45	1.55	0.2362	A	B
		IV	8	4.07			A	
		III	9	3.94			A	
		II	3	3.72			B	
	M	V	5	4.56	7.68	0.0010	A	
		IV	7	4.11			B	
		III	9	3.82			B	
		II	6	3.72			C	
LOBA	H	V	2	28.93	13.47	<.0001	A	
		IV	8	27.84			A	
		III	10	25.76			B	
		II	3	23.47			C	
	M	V	5	29.41	53.80	<.0001	A	
		IV	7	28.87			A	
		III	9	25.83			B	
		II	5	23.68			C	
LOBS	H	V	2	5.31	20.63	<.0001	A	
		IV	8	5.15			A	
		III	10	4.69			B	
		II	3	4.30			C	
	M	V	5	5.45	32.27	<.0001	A	
		IV	7	5.30			A	
		III	9	4.69			B	
		II	6	4.33			C	



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice II. Continuación...								
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN	
LOMA	H	V	2	17.00	13.25	<.0001	A	
		IV	8	16.22			A	
		III	11	15.08			B	
		II	3	13.81			C	
	M	V	5	17.03	54.74	<.0001	A	
		IV	7	16.52			A	
		III	9	15.07			B	
		II	6	14.02			C	
LHMD	H	II	3	5.20	2.17	0.1233	A	B
		III	11	4.87			A	
		IV	8	4.75			B	
		V	2	4.69			B	
	M	II	6	5.15	8.02	0.0009	A	
		III	8	5.03			A	
		IV	7	4.77			B	
		V	5	4.62			B	
COIN	H	V	2	10.10	26.16	<.0001	A	
		IV	8	9.99			A	
		III	11	9.04			B	
		II	3	8.75			B	
	M	V	5	10.31	27.60	<.0001	A	
		IV	7	9.89			B	
		III	9	9.32			C	
		II	6	8.67			D	
ANCI	H	V	1	17.28	3.87	0.0380	A	B
		IV	6	16.60			A	
		III	6	16.12			A	
		II	3	15.08			B	
	M	V	5	17.72	36.13	<.0001	A	
		IV	5	17.40			A	
		III	8	15.91			B	
		II	4	15.03			C	
ANMA	H	V	1	14.64	0.92	0.4503	A	
		IV	8	14.39			A	
		III	10	13.96			A	
		II	3	13.48			A	
	M	V	5	15.26	37.80	<.0001	A	
		IV	7	14.80			B	
		III	9	14.15			C	
		II	6	13.49			D	
ANIN	H	V	2	10.45	4.63	0.0153	A	
		IV	8	10.12			A	
		III	8	9.75			A	
		II	3	8.48			B	
	M	V	5	9.92	2.24	0.1104	A	
		IV	7	9.91			A	
		III	9	9.60			A	
		II	6	9.08			B	

Apéndice II. Continuación...								
VAR	SEXO	EDAD	N	MEDIA	F	Pr>F	DUNCAN	
ANNA	H	<b>IV</b>	8	4.47	7.49	0.0015	<b>A</b>	
		<b>V</b>	2	4.45			<b>A</b>	
		<b>III</b>	11	4.08			<b>B</b>	
		<b>II</b>	3	3.87			<b>B</b>	
	M	<b>V</b>	5	4.68	25.05	<.0001	<b>A</b>	
		<b>IV</b>	6	4.67			<b>A</b>	
		<b>III</b>	9	4.28			<b>B</b>	
		<b>II</b>	5	4.03			<b>C</b>	
PRCR	H	<b>V</b>	1	11.43	12.77	0.0001	<b>A</b>	
		<b>IV</b>	7	11.34			<b>A</b>	
		<b>III</b>	10	10.83			<b>B</b>	
		<b>II</b>	3	10.37			<b>B</b>	
	M	<b>V</b>	5	11.58	15.09	<.0001	<b>A</b>	
		<b>IV</b>	7	11.37			<b>A</b>	
		<b>III</b>	9	10.83			<b>B</b>	
		<b>II</b>	6	10.53			<b>B</b>	



Apéndice III. Variación morfométrica de acuerdo al sexo por categorías de edad en individuos de *Heteromys desmarestianus* provenientes del volcán San Martín Tuxtla, Sierra de Santa Marta y del volcán San Martín Pajapan. Las variables y las categorías de edad se definen en el texto. Las medias se consignan en mm. VAR = variable; N = número de individuos; F = valor de F; Pr>F = probabilidad de F; TUKEY = prueba de comparación de medias de TUKEY, las medias con la misma letra indican que no existen diferencias significativas entre ellas; H = hembra; M = macho.

<i>Volcán San Martín Tuxtla</i>							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
<b>III</b>	LOTO	M	3	271.00	3.94	0.1414	A
		H	2	253.00			A
	LOCA	M	3	147.66	5.14	0.1083	A
		H	2	131.50			A
	LOPA	M	3	37.33	5.55	0.0999	A
		H	2	32.50			A
	LORE	M	3	18.33	2.14	0.2394	A
		H	2	17.50			A
	LOCR	M	3	35.13	4.13	0.1352	A
		H	2	33.85			A
	LONA	M	3	13.44	2.70	0.1988	A
		H	2	12.67			A
	LORO	M	3	16.10	2.81	0.1924	A
		H	2	15.30			A
	LHMX	M	2	5.48	6.83	0.1205	A
		H	2	4.89			A
	LOIP	H	2	4.27	0.01	0.9474	A
		M	3	4.23			A
	LOBA	M	3	26.88	5.16	0.1078	A
		H	2	25.61			A
LOBS	H	2	4.77	0.00	0.9849	A	
	M	2	4.76			A	
LOMA	M	3	15.73	21.18	0.0193	A	
	H	2	15.23			B	
LHMD	H	2	5.27	0.41	0.5678	A	
	M	3	5.16			A	
COIN	M	3	9.62	1.99	0.2535	A	
	H	2	9.35			A	
ANMA	M	2	14.40	7.84	0.1074	A	
	H	2	14.12			A	

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
<b>IV</b>	ANIN	M	3	10.02	2.47	0.2138	A
		H	2	9.36			A
	ANNA	H	2	4.31	0.05	0.8396	A
		M	3	4.27			A
	PRCR	H	2	11.10	3.49	0.2027	A
		M	2	10.96			A
	LOTO	M	4	304.00	4.57	0.0650	A
		H	6	289.83			A
	LOCA	M	4	158.50	0.05	0.8296	A
		H	6	157.33			A
	LOPA	M	4	37.50	11.23	0.0085	A
		H	7	34.00			B
	LORE	M	4	18.00	2.29	0.1644	A
		H	7	17.00			A
	LOCR	M	4	37.54	10.11	0.0130	A
		H	6	36.56			B
	LONA	M	4	14.69	1.39	0.2720	A
		H	6	14.35			A
	LORO	M	4	17.20	4.21	0.0742	A
		H	6	16.65			A
	LHMX	M	3	5.52	1.13	0.3187	A
		H	7	5.39			A
	LOIP	H	7	4.32	5.75	0.0400	A
		M	4	3.95			B
	LOBA	M	4	28.69	5.30	0.0469	A
		H	7	27.98			B
	LOBS	M	4	5.22	0.58	0.4644	A
		H	7	5.11			A
	LOMA	M	4	16.88	3.53	0.0971	A
		H	6	16.52			A
LHMD	H	7	4.93	0.55	0.4790	A	
	M	4	4.86			A	
COIN	M	4	9.95	8.81	0.0179	A	
	H	6	9.62			B	
ANCI	M	4	17.16	6.46	0.0386	A	
	H	5	16.61			B	
ANMA	M	4	15.11	14.07	0.0072	A	
	H	5	14.40			B	
ANIN	M	4	10.15	2.23	0.1698	A	
	H	7	9.68			A	



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice III. Continuación...								
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY	
	ANNA	M	4	4.51	2.24	0.1689	A	
		H	7	4.29			A	
	PRCR	M	4	11.36	3.07	0.1180	A	
		H	6	11.07			A	
<i>Sierra de Santa Marta</i>								
<b>II</b>	LOTO	H	3	221.67	3.60	0.1307	A	
		M	3	200.67			A	
	LOCA	H	3	120.00	4.84	0.0926	A	
		M	3	103.66			A	
	LOPA	H	3	33.66	0.50	0.5185	A	
		M	3	32.33			A	
	LORE	H	3	17.00	2.29	0.2051	A	
		M	3	15.66			A	
	LOCR	H	2	31.47	1.92	0.3978	A	
		M	1	29.71			A	
	LONA	H	3	11.35	10.04	0.0868	A	
		M	1	9.90			A	
	LORO	H	3	13.41	8.40	0.0626	A	
		M	2	12.48			A	
	LHMX	H	2	4.98	2.95	0.1845	A	
		M	3	4.75			A	
	LOIP	M	2	3.99	0.02	0.8913	A	
		H	3	3.93			A	
	LOBA	H	2	23.58	193.46	0.0457	A	
		M	1	22.26			B	
	LOBS	H	2	4.27	25.00	0.0377	A	
		M	2	4.04			B	
	LOMA	H	3	14.04	4.57	0.0994	A	
		M	3	13.43			A	
	LHMD	H	2	5.24	11.98	0.0406	A	
		M	3	4.89			B	
	COIN	H	3	8.74	1.13	0.3481	A	
		M	3	8.57			A	
	ANMA	H	2	13.73	3.13	0.2190	A	
		M	2	12.87			A	
	ANIN	H	3	9.23	0.23	0.6634	A	
		M	2	8.95			A	
	ANNA	H	3	3.93	0.37	0.5846	A	
		M	2	3.81			A	

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
<b>III</b>	PRCR	H	2	10.57	1.07	0.3763	A
		M	3	10.31			A
	LOTO	M	4	263.25	0.69	0.4253	A
		H	9	254.33			A
	LOCA	M	4	142.25	0.17	0.6910	A
		H	9	139.22			A
	LOPA	M	4	34.50	0.01	0.9057	A
		H	10	34.40			A
	LORE	M	4	18.50	1.95	0.1875	A
		H	10	17.80			A
	LOCR	M	4	33.54	0.25	0.6241	A
		H	9	33.11			A
	LONA	M	4	12.77	0.41	0.5316	A
		H	10	12.41			A
	LORO	M	4	14.72	0.19	0.6718	A
		H	8	14.49			A
	LHMX	H	10	4.99	0.01	0.9088	A
		M	4	4.98			A
	LOIP	M	4	4.24	0.94	0.3515	A
		H	10	4.13			A
	LOBA	M	4	25.70	0.30	0.5931	A
		H	10	25.31			A
	LOBS	M	4	4.68	0.53	0.4825	A
		H	10	4.56			A
	LOMA	M	4	15.16	0.55	0.4738	A
		H	10	14.85			A
	LHMD	H	10	5.03	2.13	0.1705	A
		M	4	4.90			A
COIN	M	4	9.11	0.16	0.6943	A	
	H	10	9.03			A	
ANCI	M	3	16.27	0.47	0.5199	A	
	H	5	16.04			A	
ANMA	M	4	13.94	0.62	0.4454	A	
	H	10	13.78			A	
ANIN	M	4	9.54	2.09	0.1735	A	
	H	10	9.18			A	
ANNA	H	10	4.31	0.00	1.0000	A	
	M	4	4.31			A	



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
	PRCR	M	4	11.01	1.00	0.3360	A
		H	10	10.85			A
IV	LOTO	M	2	320.00	7.41	0.0175	A
		H	13	293.23			B
	LOCA	M	2	173.00	3.00	0.1071	A
		H	13	161.46			A
	LOPA	M	4	38.00	8.22	0.0107	A
		H	15	35.60			B
	LORE	M	4	19.75	0.21	0.6485	A
		H	16	19.50			A
	LOCR	M	3	37.70	2.70	0.1189	A
		H	16	36.75			A
	LONA	M	3	14.87	0.04	0.8496	A
		H	15	14.79			A
	LORO	M	3	16.92	0.06	0.8080	A
		H	15	16.83			A
	LHMX	M	4	5.400	0.28	0.6054	A
		H	15	5.33			A
	LOIP	M	4	4.42	1.48	0.2402	A
		H	16	4.23			A
	LOBA	M	4	29.24	7.40	0.0141	A
		H	16	28.06			B
	LOBS	M	4	5.42	6.70	0.0185	A
		H	16	5.10			B
	LOMA	M	4	17.06	3.91	0.0636	A
		H	16	16.42			A
	LHMD	M	4	4.89	0.80	0.3834	A
		H	16	4.80			A
	COIN	H	16	9.96	0.04	0.8414	A
		M	3	9.93			A
	ANCI	M	4	17.67	1.34	0.2678	A
		H	11	17.10			A
	ANMA	M	4	15.31	3.56	0.0754	A
		H	16	14.49			A
ANIN	M	4	10.47	7.08	0.0159	A	
	H	16	9.58			B	
ANNA	H	15	4.76	0.07	0.7930	A	
	M	3	4.72			A	
PRCR	H	15	11.50	0.02	0.8920	A	
	M	4	11.47			A	

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
<b>V</b>	LOPA	M	2	38.00	1.01	0.3435	<b>A</b>
		H	8	36.62			<b>A</b>
	LORE	H	8	18.50	0.05	0.8312	<b>A</b>
		M	2	18.00			<b>A</b>
	LOCR	M	2	38.62	2.59	0.1514	<b>A</b>
		H	7	37.49			<b>A</b>
	LONA	M	2	16.12	6.45	0.0387	<b>A</b>
		H	7	15.20			<b>B</b>
	LORO	M	2	18.15	3.16	0.1185	<b>A</b>
		H	7	17.35			<b>A</b>
	LHMX	M	2	5.66	7.68	0.0323	<b>A</b>
		H	6	5.26			<b>B</b>
	LOIP	M	2	4.67	1.86	0.2093	<b>A</b>
		H	8	4.34			<b>A</b>
	LOBA	M	2	29.46	0.64	0.4482	<b>A</b>
		H	8	27.26			<b>A</b>
	LOBS	M	2	5.36	0.25	0.6278	<b>A</b>
		H	8	5.28			<b>A</b>
	LOMA	M	2	16.91	0.24	0.6356	<b>A</b>
		H	8	16.77			<b>A</b>
LHMD	M	2	5.16	2.96	0.1234	<b>A</b>	
	H	8	4.80			<b>A</b>	
COIN	M	2	10.29	5.38	0.0490	<b>A</b>	
	H	8	10.01			<b>B</b>	
ANCI	H	6	17.51	0.34	0.5784	<b>A</b>	
	M	2	17.40			<b>A</b>	
ANMA	M	2	15.23	0.83	0.3936	<b>A</b>	
	H	7	14.97			<b>A</b>	
ANIN	M	2	10.22	0.34	0.5738	<b>A</b>	
	H	8	9.83			<b>A</b>	
ANNA	M	2	4.99	0.87	0.3813	<b>A</b>	
	H	7	4.82			<b>A</b>	
PRCR	M	2	11.53	0.12	0.7392	<b>A</b>	
	H	8	11.48			<b>A</b>	
<i>Volcán San Martín Pajapan</i>							
<b>II</b>	LOTO	M	6	222.17	0.66	0.4437	<b>A</b>
		H	3	212.00			<b>A</b>
	LOCA	M	6	121.83	0.78	0.4078	<b>A</b>
		H	3	114.66			<b>A</b>



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
	LOPA	M	6	32.50	0.02	0.8811	A
		H	3	32.33			A
	LORE	H	3	17.33	1.56	0.2524	A
		M	6	16.66			A
	LOCR	M	4	31.55	0.06	0.8180	A
		H	3	31.25			A
	LONA	M	4	11.56	0.12	0.7386	A
		H	3	11.36			A
	LORO	M	4	13.71	0.11	0.7587	A
		H	3	13.45			A
	LHMX	H	3	4.94	0.00	0.9578	A
		M	6	4.94			A
	LOIP	H	3	3.72	0.00	1.0000	A
		M	6	3.72			A
	LOBA	M	5	23.68	0.06	0.8086	A
		H	3	23.47			A
	LOBS	M	6	4.33	0.04	0.8454	A
		H	3	4.30			A
	LOMA	M	6	14.02	0.22	0.6553	A
		H	3	13.81			A
	LHMD	H	3	5.20	0.24	0.6361	A
		M	6	5.15			A
	COIN	H	3	8.75	0.07	0.7957	A
		M	6	8.67			A
	ANCI	H	3	15.08	0.01	0.9294	A
		M	4	15.03			A
	ANMA	M	6	13.49	0.00	0.9887	A
		H	3	13.48			A
	ANIN	M	6	9.08	0.88	0.3804	A
		H	3	8.48			A
	ANNA	M	5	4.03	2.82	0.1441	A
		H	3	3.87			A
	PRCR	M	6	10.53	0.66	0.4442	A
		H	3	10.37			A
<b>III</b>	LOTO	M	8	257.75	0.07	0.7937	A
		H	11	255.27			A
	LOCA	M	8	143.00	0.54	0.4736	A
		H	11	138.63			A
	LOPA	M	9	35.11	4.40	0.0504	A
		H	11	33.45			A

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
	LORE	M	9	17.88	0.01	0.9108	A
		H	11	17.81			A
	LOCR	M	9	34.52	0.43	0.5222	A
		H	9	34.03			A
	LONA	M	9	13.23	0.64	0.4353	A
		H	11	12.89			A
	LORO	M	9	15.58	1.60	0.2233	A
		H	10	14.97			A
	LHMX	M	9	5.00	0.12	0.7300	A
		H	11	4.98			A
	LOIP	H	9	3.94	0.78	0.3898	A
		M	9	3.82			A
	LOBA	M	9	25.83	0.01	0.9108	A
		H	10	25.76			A
	LOBS	H	10	4.69	0.00	0.9868	A
		M	9	4.69			A
	LOMA	H	11	15.08	0.00	0.9715	A
		M	9	15.07			A
	LHMD	M	8	5.03	2.01	0.1741	A
		H	11	4.87			A
	COIN	M	9	9.32	3.44	0.0803	A
		H	11	9.04			A
	ANCI	H	6	16.12	0.88	0.3656	A
		M	8	15.91			A
	ANMA	M	9	14.15	0.79	0.3872	A
		H	10	13.96			A
	ANIN	H	8	9.75	0.30	0.5945	A
		M	9	9.60			A
	ANNA	M	9	4.28	4.17	0.0562	A
		H	11	4.08			A
	PRCR	M	9	10.83	0.00	0.9979	A
		H	10	10.83			A
<b>IV</b>	LOTO	M	6	306.16	15.04	0.0022	A
		H	8	283.87			B
	LOCA	M	6	165.83	8.52	0.0129	A
		H	8	153.12			B
	LOPA	M	7	35.28	1.14	0.3050	A
		H	8	34.37			A
	LORE	M	7	18.71	1.17	0.2987	A
		H	8	18.25			A



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
	LOCR	M	6	38.07	9.94	0.0083	A
		H	8	36.81			B
	LONA	M	6	15.23	1.96	0.1867	A
		H	8	14.80			A
	LORO	M	6	17.44	5.87	0.0322	A
		H	8	16.81			B
	LHMX	H	8	5.36	0.17	0.6876	A
		M	7	5.31			A
	LOIP	M	7	4.11	0.06	0.8157	A
		H	8	4.07			A
	LOBA	M	7	28.87	9.43	0.0089	A
		H	8	27.84			B
	LOBS	M	7	5.30	2.09	0.1720	A
		H	8	5.15			A
	LOMA	M	7	16.52	2.08	0.1731	A
		H	8	16.22			A
	LHMD	M	7	4.77	0.01	0.9051	A
		H	8	4.75			A
	COIN	H	8	9.99	0.80	0.3881	A
		M	7	9.89			A
	ANCI	M	5	17.40	2.90	0.1227	A
		H	6	16.60			A
	ANMA	M	7	14.80	0.72	0.4105	A
		H	8	14.39			A
	ANIN	H	8	10.12	0.66	0.4315	A
		M	7	9.91			A
	ANNA	M	6	4.67	3.53	0.0848	A
		H	8	4.47			A
	PRCR	M	7	11.37	0.02	0.8821	A
		H	7	11.34			A
V	LOTO	M	4	310.75	3.27	0.1448	A
		H	2	292.50			A
	LOCA	M	4	165.00	0.89	0.3982	A
		H	2	154.50			A
	LOPA	M	5	35.60	5.53	0.0655	A
		H	2	33.50			A
	LORE	H	2	20.00	0.36	0.5761	A
		M	5	19.40			A
	LOCR	M	5	38.93	0.94	0.3777	A
		H	2	38.12			A

Apéndice III. Continuación...							
EDAD	VAR	SEXO	N	MEDIA	F	Pr>F	TUKEY
	LONA	M	5	15.66	0.55	0.4914	A
		H	2	15.35			A
	LORO	H	2	18.08	0.21	0.6667	A
		M	5	17.82			A
	LHMX	M	5	5.30	4.34	0.1057	A
		H	1	5.08			A
	LOIP	M	5	4.56	0.07	0.7995	A
		H	2	4.45			A
	LOBA	M	5	29.41	0.55	0.4931	A
		H	2	28.93			A
	LOBS	M	5	5.45	1.89	0.2275	A
		H	2	5.31			A
	LOMA	M	5	17.03	0.01	0.9297	A
		H	2	17.00			A
	LHMD	H	2	4.69	0.25	0.6379	A
		M	5	4.62			A
	COIN	M	5	10.31	1.62	0.2588	A
		H	2	10.10			A
	ANCI	M	5	17.72	2.67	0.1777	A
		H	1	17.28			A
	ANMA	M	5	15.26	4.55	0.0999	A
		H	1	14.64			A
	ANIN	H	2	10.45	0.51	0.5084	A
		M	5	9.92			A
	ANNA	M	5	4.68	2.81	0.1547	A
		H	2	4.45			A
	PRCR	M	5	11.58	0.54	0.5037	A
		H	1	11.43			A



Apéndice IV. Variación individual por categorías de edad en individuos de *Heteromys desmarestianus* provenientes del volcán San Martín Tuxtla, Sierra de Santa Marta y del volcán San Martín Pajapan. Las medias se consignan en mm. VAR = variable; N = tamaño de la muestra; MIN = valores mínimos; MAX = valores máximos; CV = coeficiente de variación.

<i>Volcán San Martín Tuxtla</i>						
EDAD	VAR	N	MEDIA	MIN	MAX	CV
<b>III</b>	LOTO	5	263.80	250.00	284.00	4.95
	LOCA	5	141.20	125.00	155.00	7.89
	LOPA	5	35.40	30.00	38.00	9.28
	LORE	5	18.00	17.00	19.00	3.92
	LOCR	5	34.62	33.81	35.64	2.65
	LONA	5	13.13	12.61	13.92	4.70
	LORO	5	15.78	15.20	16.49	4.02
	LHMX	4	5.18	4.70	5.59	7.40
	LOIP	5	4.25	3.54	4.72	10.40
	LOBA	5	26.37	25.17	27.50	3.32
	LOBS	4	4.76	4.54	5.00	4.01
	LOMA	5	15.53	15.16	15.84	1.89
	LHMD	5	5.20	5.04	5.40	3.34
	COIN	5	9.51	9.18	9.82	2.44
	ANCI	2	16.24	16.07	16.41	1.48
	ANMA	4	14.26	14.04	14.46	1.27
	ANIN	5	9.76	9.09	10.54	5.56
	ANNA	5	4.28	4.00	4.54	4.55
PRCR	4	11.03	10.94	11.18	0.95	
<b>IV</b>	LOTO	10	295.50	279.00	320.00	4.10
	LOCA	10	157.80	148.00	171.00	4.87
	LOPA	11	35.27	30.00	38.00	6.71
	LORE	11	17.36	15.00	19.00	6.45
	LOCR	10	36.95	36.02	37.95	1.83
	LONA	10	14.49	13.92	15.11	3.20
	LORO	10	16.87	16.26	17.74	2.86
	LHMX	10	5.43	5.18	5.75	3.30
	LOIP	11	4.18	3.63	4.54	7.16
	LOBA	11	28.23	27.53	29.41	2.09
	LOBS	11	5.15	4.90	5.45	4.35
	LOMA	10	16.66	16.07	17.13	2.02
	LHMD	11	4.91	4.70	5.26	3.10
	COIN	10	9.75	9.39	10.08	2.42
	ANCI	9	16.85	16.40	17.57	2.48
	ANMA	9	14.71	14.10	15.41	3.10
	ANIN	11	9.85	8.81	10.72	5.40
	ANNA	11	4.37	4.09	4.90	5.73
PRCR	10	11.19	10.67	11.59	2.54	
<b>V</b>	LOTO	2	294.50	282.00	307.00	6.00
	LOCA	2	157.50	151.00	164.00	5.83
	LOPA	2	34.00	34.00	34.00	0.00
	LORE	2	16.00	16.00	16.00	0.00
	LOCR	2	36.74	35.93	37.56	3.13

Apéndice IV. Continuación...						
EDAD	VAR	N	MEDIA	MIN	MAX	CV
	LONA	2	14.46	13.92	15.00	5.28
	LORO	2	16.92	16.59	17.25	2.75
	LHMX	2	5.20	5.05	5.35	4.07
	LOIP	2	4.45	4.09	4.81	11.44
	LOBA	2	28.06	27.71	28.41	1.76
<i>Sierra de Santa Marta</i>						
<b>I</b>	LOTO	2	185.00	170.00	200.00	11.46
	LOCA	2	96.00	81.00	111.00	22.09
	LOPA	2	30.00	28.00	32.00	9.42
	LORE	2	16.00	16.00	16.00	0.00
	LOCR	1	29.15	29.15	29.15	-
	LONA	1	10.72	10.72	10.72	-
	LORO	1	12.41	12.41	12.41	-
	LHMX	2	4.57	4.54	4.60	0.92
	LOIP	1	3.81	3.81	3.81	-
	LOBA	1	21.22	21.22	21.22	-
	LOBS	1	3.72	3.72	3.72	-
	LOMA	2	13.12	12.87	13.38	2.74
	LHMD	1	4.82	4.82	4.82	-
	COIN	2	8.37	8.35	8.39	0.33
	ANCI	1	14.41	14.41	14.41	-
	ANMA	1	12.51	12.51	12.51	-
	ANIN	2	9.04	9.00	9.09	0.70
ANNA	1	3.90	3.90	3.90	-	
PRCR	2	9.63	9.32	9.95	4.62	
<b>II</b>	LOTO	6	211.16	186.00	230.00	7.91
	LOCA	6	111.83	96.00	125.00	10.81
	LOPA	6	33.00	29.00	35.00	6.63
	LORE	6	16.33	15.00	18.00	7.41
	LOCR	3	30.88	29.71	32.21	4.06
	LONA	4	10.99	9.90	11.63	7.25
	LORO	5	13.04	12.37	13.80	4.56
	LHMX	5	4.84	4.60	5.06	3.69
	LOIP	5	3.96	3.54	4.45	9.44
	LOBA	3	23.14	22.26	23.64	3.31
	LOBS	4	4.15	4.00	4.27	3.24
	LOMA	6	13.73	12.94	14.25	3.33
	LHMD	5	5.03	4.78	5.33	4.26
	COIN	6	8.65	8.44	8.91	2.38
	ANCI	1	15.70	15.70	15.70	-
	ANMA	4	13.30	12.84	14.22	4.77
	ANIN	5	9.12	8.45	9.90	6.43
ANNA	5	3.88	3.63	4.09	5.15	
PRCR	5	10.41	10.18	10.87	2.67	
<b>III</b>	LOTO	13	257.07	230.00	289.00	6.87
	LOCA	13	140.15	123.00	159.00	8.49
	LOPA	14	34.42	32.00	36.00	3.89
	LORE	14	18.00	16.00	19.00	4.87
	LOCR	13	33.25	30.81	35.11	4.13



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice IV. Continuación...

EDAD	VAR	N	MEDIA	MIN	MAX	CV
	LONA	14	12.51	11.09	13.92	7.28
	LORO	12	14.57	13.23	15.75	5.71
	LHMX	14	4.99	4.75	5.20	2.92
	LOIP	14	4.16	3.81	4.54	4.73
	LOBA	14	25.42	23.62	27.11	4.55
	LOBS	14	4.59	4.18	5.09	5.62
	LOMA	14	14.94	13.94	16.02	4.65
	LHMD	14	5.00	4.78	5.30	3.15
	COIN	14	9.05	8.37	9.43	3.40
	ANCI	8	16.13	15.54	16.81	2.65
	ANMA	14	13.82	13.45	14.48	2.43
	ANIN	14	9.28	8.36	9.81	4.62
	ANNA	14	4.31	4.00	4.81	5.82
	PRCR	14	10.89	10.44	11.36	2.59
<b>IV</b>	LOTO	15	296.80	271.00	321.00	5.26
	LOCA	15	163.00	145.00	175.00	5.75
	LOPA	19	36.10	33.00	39.00	4.87
	LORE	20	19.55	18.00	21.00	4.83
	LOCR	19	36.90	34.98	38.57	2.60
	LONA	18	14.80	13.57	15.83	4.34
	LORO	18	16.84	15.83	17.68	3.15
	LHMX	19	5.34	5.04	6.03	3.99
	LOIP	20	4.27	3.81	4.81	6.71
	LOBA	20	28.30	26.88	30.19	3.16
	LOBS	20	5.17	4.81	5.54	4.84
	LOMA	20	16.54	15.87	18.50	3.76
	LHMD	20	4.82	4.55	5.29	3.55
	COIN	19	9.95	9.48	10.42	2.48
	ANCI	15	17.25	14.75	18.65	4.86
	ANMA	20	14.65	11.67	16.11	5.61
	ANIN	20	9.75	8.27	11.09	7.07
	ANNA	18	4.75	4.45	5.36	5.24
	PRCR	19	11.49	10.98	12.38	3.34
<b>V</b>	LOTO	6	297.66	283.00	310.00	3.64
	LOCA	5	162.66	155.00	172.00	4.64
	LOPA	10	36.90	33.00	39.00	4.68
	LORE	10	18.40	12.0	21.00	14.76
	LOCR	9	37.74	36.54	39.42	2.55
	LONA	9	15.40	14.76	16.30	3.81
	LORO	9	17.53	16.82	18.45	3.57
	LHMX	8	5.36	5.06	5.75	4.62
	LOIP	10	4.41	3.72	4.81	7.19
	LOBA	10	27.70	18.16	30.02	12.28
	LOBS	10	5.29	4.90	5.54	3.63
	LOMA	10	16.79	16.10	17.27	2.03
	LHMD	10	4.88	4.53	5.43	5.91
	COIN	10	10.07	9.77	10.46	1.83
	ANCI	8	17.48	17.18	17.89	1.26
	ANMA	9	15.03	14.40	15.44	2.35
	ANIN	10	9.91	8.00	11.00	8.09
	ANNA	9	4.86	4.36	5.09	4.61
	PRCR	10	11.49	11.27	11.73	1.40

Apéndice IV. Continuación...							
EDAD	VAR	N	MEDIA	MIN	MAX	CV	
<i>Volcán San Martín Pajapan</i>							
<b>II</b>	LOTO	9	218.77	188.00	248.00	7.92	
	LOCA	9	119.44	100.00	141.00	9.50	
	LOPA	9	32.44	31.00	36.00	4.38	
	LORE	9	16.88	16.00	18.00	4.62	
	LOCR	7	31.42	29.08	33.30	4.73	
	LONA	7	11.47	10.63	12.72	6.12	
	LORO	7	13.60	12.01	14.88	7.18	
	LHMX	9	4.94	4.71	5.14	3.25	
	LOIP	9	3.72	3.09	4.18	10.07	
	LOBA	8	23.60	21.77	24.81	4.49	
	LOBS	9	4.32	4.09	4.72	4.55	
	LOMA	9	13.95	12.78	14.66	4.26	
	LHMD	9	5.16	4.89	5.34	2.98	
	COIN	9	8.70	8.20	9.38	4.44	
	ANCI	7	15.05	14.30	16.06	4.12	
	ANMA	9	13.49	12.74	14.16	3.34	
	ANIN	9	8.88	6.81	9.90	10.23	
		ANNA	8	3.97	3.72	4.09	3.70
		PRCR	9	10.48	10.14	10.84	2.65
<b>III</b>	LOTO	19	256.31	199.00	275.00	7.62	
	LOCA	19	140.47	105.00	154.00	9.00	
	LOPA	20	34.20	30.00	36.00	5.58	
	LORE	20	17.85	16.00	21.00	7.55	
	LOCR	18	34.27	29.44	36.28	4.55	
	LONA	20	13.04	10.27	14.28	7.20	
	LORO	19	15.26	12.06	16.67	7.04	
	LHMX	20	4.99	4.57	5.24	3.24	
	LOIP	18	3.88	3.36	4.54	7.50	
	LOBA	19	25.79	21.98	27.00	4.83	
	LOBS	19	4.69	4.09	5.09	5.05	
	LOMA	20	15.08	13.12	15.84	4.36	
	LHMD	19	4.93	4.40	5.32	4.99	
	COIN	20	9.17	8.37	9.98	3.93	
	ANCI	14	16.00	15.33	16.83	2.55	
	ANMA	19	14.05	12.50	14.50	3.32	
	ANIN	17	9.67	8.45	10.54	5.93	
	ANNA	20	4.17	3.54	4.63	5.38	
	PRCR	19	10.83	10.24	11.49	2.46	
<b>IV</b>	LOTO	14	293.42	270.00	315.00	5.23	
	LOCA	14	158.57	142.00	176.00	6.38	
	LOPA	15	34.80	32.00	37.00	4.75	
	LORE	15	18.46	17.00	20.00	4.51	
	LOCR	14	37.35	36.08	39.14	2.57	
	LONA	14	14.98	14.16	16.07	3.92	
	LORO	14	17.08	16.10	17.90	3.32	
	LHMX	15	5.34	4.91	5.72	4.31	
	LOIP	15	4.09	3.54	4.72	7.77	
	LOBA	15	28.32	26.83	29.62	2.89	
	LOBS	15	5.22	4.90	5.72	3.97	
	LOMA	15	16.36	15.30	17.01	2.56	
	LHMD	15	4.76	4.21	5.22	6.14	
	COIN	15	9.94	9.63	10.28	2.11	
	ANCI	11	16.96	14.68	18.01	4.95	



Morfometría y cariotipos de *Heteromys desmarestianus* del SE de Veracruz

Apéndice IV. Continuación...						
EDAD	VAR	N	MEDIA	MIN	MAX	CV
	ANMA	15	14.58	11.43	15.25	6.30
	ANIN	15	10.02	9.09	10.72	4.72
	ANNA	14	4.55	4.18	4.81	4.78
	PRCR	14	11.36	10.83	12.01	2.68
<b>V</b>	LOTO	6	304.66	285.00	326.00	4.61
	LOCA	6	161.50	150.00	183.00	7.85
	LOPA	7	35.00	32.00	36.00	4.04
	LORE	7	19.57	18.00	21.00	5.79
	LOCR	7	38.70	37.06	39.55	2.56
	LONA	7	15.57	15.00	16.30	3.05
	LORO	7	17.89	17.17	18.73	3.48
	LHMX	6	5.26	5.08	5.41	2.38
	LOIP	7	4.52	4.00	5.36	9.96
	LOBA	7	29.27	27.84	30.02	2.57
	LOBS	7	5.41	5.27	5.63	2.32
	LOMA	7	17.02	16.49	17.80	2.62
	LHMD	7	4.64	4.50	4.88	3.07
	COIN	7	10.25	10.09	10.58	2.01
	ANCI	6	17.65	17.28	18.04	1.63
	ANMA	6	15.15	14.64	15.60	2.28
	ANIN	7	10.07	8.54	11.00	8.43
	ANNA	7	4.61	4.27	4.81	4.12
	PRCR	6	11.56	11.39	11.82	1.61