

00343
12



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DIFERENCIACIÓN GENÉTICA DEL RATÓN
DE ABAZONES Liomys irroratus
(RODENTIA: HETEROMYIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA ANIMAL)

P R E S E N T A

ENA EDITH MATA ZAYAS

MEXICO, D. F.

2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**DIFERENCIACIÓN GENÉTICA DEL RATÓN
DE ABAZONES Liomys irroratus
(RODENTIA: HETEROMYIDAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA ANIMAL)**

P R E S E N T A

ENA EDITH MATA ZAYAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO A. CERVANTES REZA

Dedicatorias

Con mucho cariño:

A mis papas, Bernardino y Elvira.

A mi hermano Pedro, mi cuñada Guillermina y mi sobrino Alejandro.

A mi hermana Edaena

A mi esposo César.

Agradecimientos.

Deseo manifestar mi mas sincero agradecimiento al Dr. A. Fernando Cervantes, por su asesoría y facilidades para la realización de esta tesis.

Muchas gracias por todo el apoyo brindado en mi formación académica.

A los miembros del Jurado Evaluador Dr. Manuel Uribe Alcocer, Dr Fernando A. Cervantes, Dra. Consuelo Lorenzo, Dr. Víctor Sanchez-Cordero, Dra Catalina Chavez, M. en C. Livia Leon y M. en C. Carolina Mudespacher, quienes con sus valiosos comentarios, ideas y sugerencias contribuyeron a mejorar este trabajo..

A la división General de Estudios de Posgrado (DGEP), por el apoyo otorgado para la realización de esta tesis.

Al Dr. Duke Rogers por la donación de muestras de tejidos de *Liomys irroratus alleni*, así como a la Dra. Elizabeth Arellano por las muestras de *L. i. jaliscensis*.

Al Dr. Mark Hafner y David Hafner por las muestras tejidos de *L. salvini*.

A la Dra. Consuelo Lorenzo, la M. en C. Yolanda Hortelano, a la Biól. Rosa María Gonzalez y al Dr. Jesus Martinez por sus enseñanzas y consejos, especialmente en el trabajo de laboratorio.

A todos mis amigos del Instituto de Biología de la UNAM. A todos los que me acompañaron en las salidas a campo: Mayra Mancera, Claudia Ballesteros, Joel Loredó, Ruben Rojas, Consuelo Lorenzo, Julieta Vargas, Nicté Ramírez, Leticia Mirón, Alejandro Montiel y Mario Castañeda, Gilberto Matamoros, Guadalupe Pinto, Elizabeth Borja, Itzel Baca, Pablo Ramirez,



Angélica Angeles. Además a Ireliá Lopez, Nahu Ramirez, Salvador Ramirez, Marcela Aquino, Veronica Farias, Patricia Campos. A todos ellos muchas gracias por su constante apoyo en todas las etapas de este trabajo y sobre todo muchas gracias por su amistad.

A la M. en C. Yolanda Hortelano por su gran apoyo en las diferentes etapas de realización de esta tesis. A Gloria Portales y María Ventura Rosas. Muchas gracias por el "hospedaje", pero sobre todo gracias por su amistad.

A Teresa Mendez y Anahid Gutierrez por su amistad y constante estímulo.

A Laura Prado, Odille Solis y Zoraida Espinosa, gracias por estar siempre conmigo.

A mis papas, a mi hermana y a la familia Mata Ortega, por todo el apoyo, el estímulo y las facilidades para culminar este trabajo, muchas gracias. Los quiero mucho.

A Doña "Geno", por todo el apoyo y paciencia.

Muy especialmente quiero agradecer a mi esposo, a tí Cesar, gracias por todo el apoyo, por todas las facilidades y sobre todo muchas gracias por la espera. **Te amo mucho.**

CONTENIDO

| | |
|--|----|
| Resumen..... | i |
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| <i>Liomys irroratus</i> | 3 |
| Variación Morfológica | 5 |
| Variación Cromosómica | 8 |
| Variación Aloenzimática | 11 |
| 2. OBJETIVO..... | 14 |
| 3. MATERIALES Y MÉTODOS | 15 |
| 3. 1. Colecta de ejemplares | 15 |
| 3. 2. Estudio Citogenético..... | 16 |
| 3. 2. 1. Obtención de cromosomas | 17 |
| 3. 2. 2. Elaboración de preparaciones cromosómicas | 18 |
| 3. 2. 3. Tinción de bandas cromosómicas G | 18 |
| 3. 2. 4. Elaboración de Cariotipos | 19 |
| 3. 2. 5. Elaboración de Idiogramas | 20 |
| 3. 2. 6. Comparación del patrón de bandas cromosómicas G..... | 21 |
| 3. 3. Estudio de Variación Aloenzimática | 21 |
| 3. 3. 1. Obtención de muestras | 21 |
| 3. 3. 2. Preparación de soluciones amortiguadoras (buffers)..... | 22 |
| 3. 3. 3. Homogenización de tejidos..... | 22 |
| 3. 3. 4. Electroforesis horizontal en gel de almidón..... | 23 |
| 3. 3. 5. Corte del gel y tinción histoquímica | 24 |

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

| | |
|--|----|
| 3. 3. 6. Registro de enzimas | 25 |
| 3. 3. 7. Análisis de datos | 25 |
| 4. RESULTADOS | 27 |
| 4. 1. Estudio Citogenético..... | 27 |
| 4. 2. Estudio de Variación Aloenzimática | 29 |
| 5. DISCUSIÓN | 33 |
| 5.1. Análisis Citogenético. | 33 |
| 5.2. Análisis Aloenzimático. | 36 |
| 5.3. Consideraciones finales. | 41 |
| 6. CONCLUSIONES | 45 |
| 7. LITERATURA CITADA | 46 |
| Lista de cuadros | 54 |
| Lista de figuras..... | 55 |

RESUMEN

Se realizó una comparación de los niveles de variación genética entre cinco subespecies de *Liomys irroratus* (*L. i. alleni*, *L. i. guerrerensis*, *L. i. irroratus*, *L. i. jaliscensis* y *L. i. torridus*) para evaluar si los patrones de diferenciación genética, mediante el estudio de cromosomas y aloenzimas, era tan marcada como el patrón de diferenciación morfológica previamente descrito, el cual se ve expresado en la actual designación subespecífica.

Los resultados muestran que los complementos cromosómicos, así como el patrón de bandas G, son muy parecidos; por el contrario, encontramos que aloenzimáticamente las subespecies de *L. irroratus*, son altamente variables. Esta situación sugiere que la diferenciación aloenzimática se corresponde con la diferenciación morfológica, mientras resultó ser un grupo muy conservador a nivel cromosómico.

1. INTRODUCCIÓN

El Orden Rodentia constituye el grupo de mamíferos con mayor número de especies, actualmente se reconocen aproximadamente 2,015 especies vivientes; las cuales representan alrededor del 43% de los mamíferos del mundo (Wilson y Reeder, 1993). Los roedores tienen distribución cosmopolita, y se han adaptado exitosamente a una gran variedad de ambientes (Feldhamer *et al.*, 1999). A este orden pertenecen los miembros de la Familia Heteromyidae.

Los heterómidos son roedores que presentan abazones, aberturas externas a la altura de las mejillas, utilizados para cargar semillas de regreso a sus madrigueras, y almacenarlas durante largo tiempo. Son los roedores mejor adaptados a las condiciones secas de los desiertos. Se considera que pueden subsistir por periodos prolongados sin beber agua, ya que sobreviven con la humedad del alimento (principalmente semillas), así como del agua producida por el metabolismo. También conservan agua al producir una orina altamente concentrada, por su actividad nocturna y al permanecer inactivos, en madrigueras relativamente húmedas durante el día (Feldhamer, 1999). En general, los miembros de esta familia habitan en zonas desérticas, pastizales, y en zonas subtropicales y tropicales (Genoways, 1973).

La familia Heteromyidae, exclusiva del Nuevo Mundo, aparece por primera vez en el Oligoceno de Norteamérica (Vaughan, 1988) y comprende tres subfamilias: Heteromyinae (ratones de abazones espinosos), Perognathinae (ratones de abazones) y Dipodominae (ratones y ratas

canguro), considerándose a la primera como el grupo primitivo y a los últimos como el grupo más especializado (Hafner y Hafner, 1983).

Los ratones de abazones espinosos incluyen a los géneros *Heteromys* y *Liomys* (Hall, 1981), géneros en los que se han realizado estudios de morfometría, genética, ecología, fisiología, sistemática, etc. Las especies de *Heteromys* han sido ampliamente estudiadas, mientras que la cantidad de información conocida de las especies de *Liomys*, es desigual.

Los ratones del género *Liomys*, que aparecen a mediados del Mioceno (Schmidly *et al.*, 1993), tienen una amplia distribución en las zonas áridas desde el sur de Texas hasta Panamá. Goldman en 1911, reconoció a once especies dentro del género *Liomys* y Genoways (1973) en una revisión sistemática del género, redujo el número de once a cinco, las cuales representan las especies actualmente reconocidas: *L. adpersus*, *L. irroratus*, *L. pictus*, *L. salvini* y *L. spectabilis*. Los individuos de estas especies son considerados ecológicamente importantes, debido a que son dispersores de semillas y a que sus poblaciones son dominantes en la estructura de las comunidades de roedores de las que forman parte (Genoways, 1973). *L. irroratus* es una especie que se encuentra en México y de la cual se conoce poco acerca de su biología en general.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Liomys irroratus

Esta especie de roedor (Figura 1) ocupa una extensa distribución geográfica, la cual comprende desde el sureste de Texas hasta el sureste de Oaxaca; y desde el suroeste de Michoacán, al este de la Sierra Madre Occidental, y a lo largo de la costa este se conoce desde el sur de Veracruz, extendiéndose hasta el sur de Texas. Habita en las proximidades del Eje Volcánico Transversal y suroeste de Puebla, Guerrero y Oaxaca (Schmidly *et al.*, 1993; Figura 2). Se trata de una especie casi endémica de México.

La evolución de *Liomys irroratus* probablemente se dio en la planicie Mexicana durante el Pleistoceno. *L. irroratus* ha tenido una distribución más continua a lo largo de la costa del pacífico de México hasta Costa Rica, que las otras especies del género (Schmidly *et al.*, 1993).

Son ratones de abazones de tamaño mediano, con el cráneo relativamente ancho en comparación con su longitud. Dentro de las características diagnósticas de la especie se encuentran: el protofofo del premolar superior permanente está compuesto de 3 cúspides discernibles; el metalofo del premolar superior tiene 3 cúspides; el entostilo es distintivo pero no está completamente separado del hipocono; el báculo es simple, con la base grande y redondeada; el glande del pene es relativamente largo en comparación con la longitud del báculo; presenta 5 tubérculos plantares; la parte superior es café grisáceo; la línea lateral esta ordinariamente presente y generalmente es de color rosa pálido a ante (Hall, 1981; Williams *et al.*, 1993). Se encuentran frecuentemente en zonas de cultivo.

En esta especie se reconocen actualmente siete unidades separadas (subespecies), las cuales exhiben tendencias evolutivas características y que se mezclan (o se han mezclado en el pasado reciente) entre sí; éstas son: *L. i. alleni*, *L. i. bulleri*, *L. i. guerrerensis*, *L. i. irroratus*, *L. i. jaliscensis*, *L. i. texensis* y *L. i. torridus* (Genoways, 1973). Las siete subespecies comparten varias características craneales; sin embargo, son reconocidas como poblaciones separadas debido a que están geográficamente distantes unas de otras (Dowler y Genoways, 1978; Figura 2), aunque no se encuentren completamente aisladas.

La subespecie *L. i. alleni*, habita en una extensa distribución geográfica en el Altiplano Mexicano, al norte del Eje Neovolcánico Transversal. El límite sureño de su distribución se encuentra en Tlaxcala, Estado de México, Distrito Federal, norte de Michoacán, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, noreste de Jalisco, Aguascalientes, Zacatecas, Durango, sur de Chihuahua y San Luis Potosí.

L. i. bulleri, es conocida sólo en un área restringida a dos localidades en el centro-oeste de Jalisco. Hasta la revisión de Genoways (1973), había sido considerada una especie monotípica estrechamente relacionada a *irroratus*.

L. i. guerrerensis, está confinado al bosque húmedo de montaña en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur, en Omiltemi, Guerrero.

Liomys guerrerensis había sido considerada una especie monotípica, aunque se reconocía que estaba estrechamente relacionado a *L. irroratus*. Sin embargo, Genoways (1973), en un estudio de variación morfométrica de las especies de

L. irroratus y de la relación de *L. guerrerensis* con *L. irroratus*, ubicó a *L. guerrerensis* como una raza de *L. irroratus*.

La distribución de la subespecie nominal, ***L. i. irroratus*** se ubica en la zona centro y centro-sur del estado de Oaxaca. Se encuentra en áreas montañosas y en el Valle de Oaxaca.

La subespecie ***L. i. jaliscensis***, es conocida desde el sur, centro y norte de Jalisco, hasta el extremo sur de Zacatecas y Nayarit.

L. i. texensis habita en cercanías de las costas del Golfo de México en el extremo sur de Texas, así como en Tamaulipas, Nuevo León, San Luis Potosí, Veracruz, y Puebla. Las localidades en Texas marcan el límite noreste de la distribución de la especie.

L. i. torridus se encuentra en áreas secas del sur de Puebla en el Eje Neovolcánico Transversal en el norte y centro de Oaxaca, así como en Morelos y Guerrero.

Los especímenes de esta especie presentan una marcada variación morfológica, la cual se ve reflejada en las medidas externas y craneales de las diferentes subespecies.

Variación Morfológica

El estudio de la variación morfológica en *L. irroratus* fue realizado por Genoways (1973), mediante análisis univariados y multivariados de 13 medidas (tres externas y diez craneales). Dicha variación se ve reflejada tanto

en la longitud corporal (Figura 3) como en la longitud craneal de las diferentes subespecies (Figura 4; Dowler y Genoways, 1978).

Aunque estos ratones son considerados como animales de tamaño mediano, las siete subespecies de *L. irroratus* se ubican dentro de dos grandes grupos basados en el tamaño en general (Dowler y Genoways, 1978). Cuatro de las siete subespecies son relativamente grandes. Los individuos más grandes y probablemente los fenéticamente más distintos, pertenecen a la subespecie *L. i. guerrerensis*. Esta subespecie puede ser diferenciada de todas las otras razas de *L. irroratus* por su tamaño más grande, tanto externa como cranealmente (longitud total: 281-300 mm). Además son individuos más oscuros dorsalmente que cualquiera de las otras subespecies de *L. irroratus*. Las otras subespecies que también se incluyen en el grupo de tamaño grande son: *L. i. bulleri* (longitud total: 245-250 mm), *L. i. irroratus* (longitud total: 230-292 mm) y *L. i. alleni* (longitud total: 241-277 mm).

El otro grupo lo integran las restantes tres subespecies: *L. i. texensis* (longitud total: 214-262 mm), *L. i. jaliscensis* (longitud total: 231-261 mm) y *L. i. torridus* (longitud total: 207-256 mm), las cuales son consideradas de tamaño mediano a chico. *L. i. torridus* es considerada como la subespecie más pequeña dentro del grupo de *L. irroratus*.

Las medidas externas, entre ellas la longitud total; así como las craneales, como la longitud mayor del cráneo de *L. i. guerrerensis* la subespecie más grande, no se sobrelapan con la subespecie considerada como la más pequeña, *L. i. torridus* (Figuras 3 y 4). *L. i. guerrerensis* está confinado

al bosque húmedo de montaña en Omiltemi, Guerrero y las localidades más cercanas de existencia de otras poblaciones de *L. irroratus* (subespecie *torridus*) se encuentra aproximadamente a 30 km al este de Omiltemi.

Se sabe que las poblaciones de la misma especie responden fisiológica y genéticamente de manera singular a su ambiente local (Mettler y Greg, 1972). La variación morfológica de *L. irroratus* puede ser consecuencia de su extensa distribución geográfica y, por lo tanto, de las condiciones ambientales locales en las que habitan y a las cuales normalmente responden.

En los heterómidos se ha visto que existen relaciones entre morfología y variación ambiental y así se ha detectado una tendencia del tamaño del cuerpo a estar asociado con la latitud y con algunas características de temperatura y precipitación (Best, 1993). En *Liomys irroratus*, las subespecies más pequeñas parecen estar relacionadas con características de baja latitud y baja altitud; mientras que las subespecies más grandes están relacionadas con altitudes y latitudes altas (Hooper y Handley, 1948)

Considerando que la variación en poblaciones aisladas geográficamente es un fenómeno universal (Mayr, 1963); posiblemente las diferencias morfológicas (tamaño del cuerpo y del cráneo) se vean reflejadas también en diferencias a nivel genético. Es decir, que la amplia variación morfológica intraespecífica conocida en *Liomys irroratus*, corresponda probablemente con una notable variación genética, como sucede en el caso de *Dipodomys agilis* (Best *et al.*, 1986) y *L. pictus* (Rogers y Engstrom, 1992a). Sin embargo, la magnitud de tales diferencias genéticas en *L. irroratus* no ha sido examinada.

A pesar de que los heterómidos son un grupo que ha sido muy estudiado, particularmente para *L. irroratus*, aparte de su descripción taxonómica, la información de las relaciones sistemáticas ha sido limitada. Hasta la fecha no se han hecho estudios sobre la variación genética intraespecífica de *L. irroratus* en México, estimada a través de datos de cromosomas y de aloenzimas, aspectos muy utilizados para examinar la variación genética en mamíferos (Santos y Hortelano, 1997) y particularmente en heterómidos (Patton y Rogers 1993b).

Variación Cromosómica

El número cromosómico diploide ($2n$), el número fundamental o número de brazos autosómicos (NF), la posición del centrómero y la longitud relativa de los cromosomas, así como las técnicas de bandeo cromosómico, son variables importantes para detectar los cambios cromosómicos a través de estudios comparados de cariotipos. Dichos cambios se han correlacionado con la diferenciación de las poblaciones naturales y se han interpretado fundamentalmente en relación a su dispersión o de acuerdo a parámetros biogeográficos (Fernández-Donoso, 1985).

Casi todas las especies de la subfamilia Heteromyinae, poseen un cariotipo distintivo (Rogers, 1989); sin embargo, los cariotipos de sólo algunos taxa han sido estudiados por técnicas de bandeo, usadas para identificar elementos homólogos entre los taxa (Patton y Rogers, 1993a). Los trabajos citogenéticos sobre las especies de *Liomys* son escasos. Genoways, (1973)

examinó los cariotipos convencionales de *Liomys*; Beck y Kennedy (1977) de *L. pictus*; Mascarello y Rogers (1988) estudiaron cariotipos teñidos diferencialmente de *L. salvini*; y Cervantes *et al.* (1999), de *L. p. pictus*, *L. p. plantinarenensis*, *L. irroratus jaliscensis* y *L. spectabilis*.

En el género *Liomys* se pueden observar tres clases de cariotipos: 1) $2n=48$ en *L. pictus* y NF de 62 y 66 (Beck y Kennedy, 1977) y *L. spectabilis*, NF=64; 2) $2n=56$ en *L. salvini*, NF=86 y *L. adspersus*, NF=88; y 3) $2n=60$ en *L. irroratus*, NF=62, según Genoways (1973) y NF=68, de acuerdo con Cervantes *et al.* (1999). De la información conocida de cariotipos teñidos diferencialmente, se sabe que en las especies de *Liomys*, eventos de fuciones y fisiones céntricas, así como inversiones pericéntricas, son requeridos para derivar los diferentes cariotipos que existen en el género (Patton y Rogers, 1993a).

El cariotipo de *L. irroratus*, es distinto al de las otras especies de *Liomys*, ya que presenta un alto número cromosómico diploide, y la morfología de los cromosomas consiste principalmente de cromosomas unirrámeos pequeños. Los cromosomas sexuales son típicamente birrámeos, siendo el cromosoma X mas grande que el Y (Patton y Rogers, 1993a).

Genoways (1973) propuso que el cariotipo de *L. irroratus* es el cariotipo primitivo del género, y se ha sugerido que el cariotipo primitivo para la subfamilia Heteromyinae es similar a éste, con un $2n=60$ y un relativamente bajo NF, lo cual aún no ha sido comprobado (Mascarello y Rogers, 1988). El cariotipo convencional de *L. irroratus* es mas semejante al de *Heteromys*

desmarestianus y de *H. anomalus* (que son considerados como primitivos), que al de las otras especies de *Liomys*.

Existen algunos estudios sobre la variación cariotípica en la familia de los heterómidos; como por ejemplo los realizados en *Heteromys desmarestianus* que han mostrado gran variación, ya que presenta un $2n=60$ y se conocen nueve citotipos en los que el NF va de 66 a 86. Aparentemente esta variación indica una subdivisión que puede ser de magnitud suficiente para evitar el flujo genético. Estas razas cromosómicas parecen formar subdivisiones geográficas dentro del área de distribución de *H. desmarestianus* y no se ha encontrado que se distribuyan simpátricamente en ninguna localidad. Los autores han establecido que al menos dos de estos citotipos son marcadamente diferentes, y argumentan que es una fuerte evidencia para separarlos en dos unidades biológicas distintas (Mascarello y Rogers, 1988; Patton y Rogers, 1993a; Rogers, 1989).

La formación de razas cromosómicas es común entre muchas especies de roedores heterómidos de todos los géneros (Patton y Rogers, 1993a). Sin embargo, en *L. irroratus*, tal situación no ha sido estudiada.

Se ha observado en algunos géneros de heterómidos como *Chaetodipus* (Patton, 1969) y *Heteromys* (Mascarello y Rogers, 1988; Rogers, 1989) que las relaciones sistemáticas entre especies, basadas en caracteres cromosómicos no son siempre concordantes con los grupos de especies basados en morfología tradicional (Patton y Rogers, 1993a). Por ello en *L. irroratus* es posible esperar que los complementos cromosómicos de las

diferentes subespecies no sean idénticos. Los cambios ocurridos estarían representados por la formación de citotipos, establecidos ya sea por diferencias en el NF, o en la estructura de los cromosomas, así como por diferencias en el patrón de bandas cromosómicas G, debidos a rearrreglos cromosómicos de tipo no robertsoniano, causados por adiciones o deleciones de eucromatina, o por inversiones (pericéntricas o paracéntricas) o translocaciones. Si se identifican las diferencias, se podrán comparar con la marcada variación morfológica.

Variación Aloenzimática

La variación aloenzimática o génica se puede cuantificar por medio de la estimación del polimorfismo (proporción de loci polimórficos en una población) y de la heterocigosidad (frecuencias promedio de individuos heterocigotos) en un número representativo de loci (Ayala, 1982). El análisis de la variación genética mediante la cuantificación de diferencias aloenzimáticas basadas en frecuencias alélicas, proporciona una gran información sobre las relaciones sistemáticas de cualquier taxón.

En los heteróminos los valores de diferenciación génica más altos se encuentran relacionados con los de las especies que presentan citotipos, como el caso de *Heteromys desmarestianus* y de *Liomys pictus* (Patton y Rogers, 1993b). Estas especies son politípicas y tienen una amplia distribución, como sucede en el caso de *L. irroratus*.

Por la dinámica y por los mecanismos de los procesos de especiación, ciertas poblaciones de una especie, son genéticamente más similares a unas poblaciones que a otras (Hafner *et al.*, 1987). Existen algunos ejemplos en los que las relaciones filéticas basadas en los datos de las distancias genéticas (basados en información aloenzimática) son discordantes con aquéllas derivadas de datos morfológicos (Patton y Rogers, 1993b). Por ejemplo, ciertos estudios en tuzas del género *Thomomys* (Hafner *et al.*, 1987) han demostrado que la especiación y la diferenciación genética han ocurrido separadamente en este grupo, de tal manera que la similitud entre poblaciones, no puede ser inferida, solamente de estimaciones de distancia genética.

Sin embargo, también hay ejemplos, como el caso del grupo de especies de *Liomys pictus*, en el que sucede lo contrario; es decir, la diferenciación morfométrica (Morales y Engstrom, 1989), y la diferenciación genética (Rogers y Engstrom, 1992a) concuerdan, ya que la subespecie que resultó la más diferente aloenzimáticamente, también lo fue morfológicamente. En esta especie se encontraron valores de diferenciación genética altos, lo cual puede deberse a una discontinua distribución de alelos entre localidades, mostrando que la discontinuidad geográfica de la especie es producto de barreras importantes para el flujo génico (Rogers y Engstrom, 1992a). Otro ejemplo es el caso de la rata canguro *Dipodomys agilis*, en el que al analizar los patrones de la variación en aloenzimas, morfometría craneal y cariotipos convencionales, se encontró una alta correspondencia en los resultados

obtenidos del análisis de estos tres grupos de datos, los cuales señalaban divergencia entre las poblaciones del norte y del sur del área de California y la Península de Baja California (Best *et al.*, 1986).

En *Liomys irroratus* se espera observar valores altos de diferenciación genética intraespecífica, de la misma manera que se observan diferencias morfológicas. También podríamos esperar que la subespecie fenéticamente más distinta (*L. i. guerrerensis*), lo sea también a nivel genético.

Por lo tanto, este trabajo estudió la variación genética entre algunas subespecies de *Liomys irroratus* (*L. i. alleni*, *L. i. guerrerensis*, *L. i. jaliscensis*, *L. i. irroratus* y *L. i. torridus*) que habitan en una amplia área de distribución, mediante el análisis de información cromosómica y de aloenzimas, para estimar si estas diferencias son tan marcadas, como la variación de tipo morfológico. Es decir, si la variación genética en *L. irroratus* es concordante con la variación morfológica.

2. OBJETIVO

Evaluar si los patrones de diferenciación cromosómica, aloenzimática, o ambas, en *Liomys irroratus* corresponden con los patrones de variación estimados en estudios previos de morfología, expresados en la actual designación subespecífica.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3. 1. Colecta de ejemplares

Se estudiaron cinco subespecies de *Liomys irroratus*, incluyendo dentro de éstas a la subespecie más grande y a la más pequeña. Los individuos se colectaron vivos utilizando trampas tipo Sherman (23 x 7.5 x 9 cm), empleando como cebo una mezcla de avena, maíz quebrado y vainilla

Las localidades de procedencia de los ejemplares de *Liomys irroratus*, fueron las siguientes (Figura 5): **1) *L. i. allení*** de **a)** 10 km S de Pátzcuaro, por carretera, Municipio Pátzcuaro, Michoacán, 2,200 m (un macho y cuatro hembras); **b)** Rancho Quinta Iranira, 1 km SO San Agustín, Municipio Españita, Tlaxcala, 2,255 m (un macho y una hembra); **c)** Cerro de Nochistongo, 12 km del poblado de Conejos, Municipio Tula de Allende, Hidalgo, 2,260 m (un macho y una hembra). En este caso, los individuos pertenecen a tres localidades diferentes y se consideraron dentro de la misma muestra (OTU), debido a que el tamaño de muestra de cada una de estas localidades, fue pequeño. **2) *L. i. guerrerensis***, en el Parque Ecológico Estatal Omiltemi (1 km SO Omiltemi), localizado en la región montañosa de la Sierra Madre del Sur, a 15 km W de la ciudad de Chilpancingo, en Guerrero, 2,366 m (18 machos y 22 hembras); **3) *L. i. irroratus***, a 3 km SO de Tlacolula, sobre la carretera federal Tlacolula-Mitla, Municipio Tlacolula, Oaxaca, 1,628 m (5 machos y 11 hembras); **4) *L. i. jaliscensis***, a 26 km SO de la ciudad de Ameca, Jalisco, por carretera, 1,150 m (un macho y seis hembras); **5) *L. i.***

torridus, a 3 km NW del poblado de Teotitlán del Camino, en el Municipio Teotitlán del Camino, Oaxaca, 890 m (6 machos y 14 hembras).

Liomys pictus y *L. salvini* se consideraron como grupos comparativos en el análisis de aloenzimas. El sitio de procedencia de *L. pictus*, fue la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela, a 5 km al SE del poblado de Chamela, Jalisco, 183 m. Las muestras de *L. salvini*, provienen de 5 km S, 6 km W de Esperanza, en la Provincia Punta Arenas, Costa Rica. La comparación de la información cromosómica se efectuó con los datos que existen en la literatura.

La identificación de las especies se realizó siguiendo a Genoways (1973) y Hall (1981), y se efectuó de acuerdo con el color del pelaje, medidas convencionales y características craneales. Los especímenes, tanto la piel como el esqueleto completo se prepararon como ejemplares de museo y se depositaron en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología, de la Universidad Nacional Autónoma de México.

3. 2. Estudio Citogenético

Las subespecies que se estudiaron fueron *L. i. alleni* (dos machos y dos hembras), *L. i. guerrerensis* (15 machos y 18 hembras), *L. i. irroratus* (cinco machos y nueve hembras) y *L. i. torridus* (5 machos y 13 hembras). Los cariotipos se obtuvieron mediante el método convencional a partir de médula ósea de fémures y tibias (Baker y Qumsiyeh, 1988).

3. 2. 1. Obtención de cromosomas

La técnica llevada a cabo consistió en lo siguiente: 40 min antes de sacrificar a los roedores, se les inyectó por vía intraperitoneal, una solución de colchicina (Microlab) al 0.004% en proporción de 0.1 ml por cada 10 gr de peso, con la finalidad de inhibir la formación del huso acromático y detener la mitosis en metafase. Los organismos se sacrificaron por asfixia y se extrajeron los fémures y las tibias, en un tiempo no mayor de 5 min. Se cortaron las epífisis de estos huesos en el extremo proximal y con la ayuda de una jeringa de 5 ml, se inyectó solución hipotónica de KCl al 0.057M a 37 °C para extraer la médula ósea.

La médula ósea se vació en tubos de centrifuga de 15 ml cónicos que contenía 5 ml de solución hipotónica. El material se resuspendió con la jeringa y se incubó en baño María a 37° durante 40 min, agitando suavemente los tubos cada 10 min.

Una vez transcurrido este tiempo, las muestras se centrifugaron a 800 revoluciones por minuto (rpm) durante 8 min, se eliminó el sobrenadante con ayuda de una pipeta Pasteur y se resuspendió con un poco de solución hipotónica. Posteriormente, se agregaron 3 ml de solución fijadora de Carnoy fría (metanol: ácido acético, 3:1) recién preparada, cada muestra se centrifugó nuevamente y se resuspendió en 3 ml de fijador, repitiendo esta acción hasta que el botón celular se tornó blanquecino. Después de realizar la fijación del botón celular, se procedió a hacer las preparaciones.

En la mayoría de los individuos capturados, la extracción de médula ósea hasta la fijación del paquete celular se realizó en el campo. La elaboración de las preparaciones y obtención de los cromosomas se hizo en el laboratorio, a donde se transportaron manteniéndolas siempre en hielo.

3. 2. 2. Elaboración de preparaciones cromosómicas

El material celular se resuspendió con la solución fijadora fresca y con ayuda de pipetas Pasteur se dejaron caer 3 gotas a lo largo de portaobjetos limpios y previamente humedecidos en agua fría. La distancia desde la cual se elaboraron las preparaciones fue variable, ya que de cada ejemplar se hicieron a una distancia corta, de alrededor de 20 cm y otras desde una altura aproximada de 80 cm. En todas ellas el portaobjetos se colocó en posición inclinada. Se hicieron 5 preparaciones cromosómicas como mínimo por individuo.

Las preparaciones se dejaron secar a temperatura ambiente y se tiñeron con Giemsa (Sigma) al 5% durante 4 min y después se lavaron con agua destilada. Se dejaron secar y se observaron al microscopio.

3. 2. 3. Tinción de bandas cromosómicas G

La técnica convencional de bandas G utilizada fue la propuesta por deGrouchy y Turleau (1977) con modificaciones de Lorenzo (1991). Las preparaciones se dejaron envejecer cinco días y posteriormente se colocaron

en una estufa de cultivo a 60°C durante 16 h para "endurecer" los cromosomas y lograr un mejor patrón de bandas. Se dejaron enfriar a temperatura ambiente y posteriormente se continuó con la técnica de bandeado. Las preparaciones se colocaron en un vaso Coplin, que contenía Tripsina (Difco) al 0.025% durante 150, 180 y 240 s. Se introdujeron y se sacaron las laminillas en dos vasos Coplin, que contenían amortiguador de fosfato (PBS), 10 veces en cada uno, para eliminar el exceso de tripsina. Se tiñó inmediatamente, sin dejar secar, en buffer de Giemsa al 2% (este se agitó vigorosamente hasta producir espuma), durante 3 min. Se enjuagó brevemente en agua destilada, se dejó secar a temperatura ambiente.

Las preparaciones se revisaron al microscopio y se utilizaron filtros verdes para observar un mejor contraste de las bandas.

3. 2. 4. Elaboración de Cariotipos

Las preparaciones teñidas con colorante Giemsa, se revisaron al microscopio y se registraron las metafases de mejor calidad. Se contó y anotó el número de cromosomas observados en cada una de estas figuras. Se procuró revisar al menos 10 mitosis por individuo, en un mínimo de cinco especímenes de cada sexo (cuando esto fue posible) de cada subespecie. Se contaron los cromosomas de cada una de estas mitosis para determinar el número cromosómico diploide ($2n$) de cada subespecie, considerando el número modal.

Se tomaron fotografías de las mitosis de buena calidad en un microscopio Carl Zeiss, con película en blanco y negro Technical Pan Film (Kodak) de 35 mm y procesadas con revelador Hc 110 (Kodak). Las impresiones se realizaron sobre papel Kodabrome II RC de grano fino F3. Los cromosomas se recortaron y se acomodaron por pares homólogos, ordenándolos por su tamaño de manera decreciente para construir los cariotipos.

3. 2. 5. Elaboración de Idiogramas

Se midieron los brazos cortos (p) y largos (q) de los cromosomas, con la ayuda de un vernier digital con un nivel de precisión de 0.01 mm. Se obtuvieron sus promedios para obtener la longitud total de cada cromosoma (valores absolutos).

Posteriormente se calculó el índice centromérico, expresado como el cociente $100 p / p+q$ (Spotorno, 1985) y se determinó la clasificación que les corresponden de acuerdo con la posición del centrómero, siguiendo a Levan *et al.* (1964) y Sessions (1996). La suma de las medidas de los brazos cortos (p) y largos (q) se consideró como el 100% para calcular el porcentaje correspondiente a las longitudes del brazo cromosómico largo y corto de cada par cromosómico (valores relativos). Estos valores se utilizaron para elaborar los idiogramas en una computadora y utilizando para ello el editor de imágenes Paint. Estos cariotipos se compararon con el cariotipo conocido de *Liomys irroratus jaliscensis* (Cervantes *et al.*, 1999).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

3. 2. 6. Comparación del patrón de bandas cromosómicas G

Se identificaron las bandas cromosómicas G más notorias y constantes entre las subespecies. Se compararon los cromosomas homólogos de cada par cromosómico entre todas las poblaciones, para establecer su correspondencia y establecer si se presenta algún tipo de rearrreglo cromosómicos.

3. 3. Estudio de Variación Aloenzimática

Para el análisis de aloenzimas se utilizaron muestras de tejidos de 61 individuos de *Liomys irroratus*, de los cuales 9 corresponden a *L. i. alleni*, 15 a *L. i. guerrerensis*, 15 a *L. i. irroratus*, 7 a *L. i. jaliscensis*, 15 a *L. i. torridus*; además se emplearon 4 ejemplares de *L. salvini* y 2 de *L. pictus*, los cuales se consideraron como grupos comparativos externos. Este análisis se realizó mediante la técnica de electroforésis horizontal en gel de almidón (Selander et al., 1971).

3. 3. 1. Obtención de muestras

Se tomaron muestras de órganos de los ejemplares recién sacrificados, colocando el corazón, riñón e hígado en criotubos Nunc de 1.5 ml. Se depositaron inmediatamente en un tanque de nitrógeno líquido a -70°C , para conservarlos y trasladarlos posteriormente al Laboratorio de Electroforésis del Instituto de Biología, UNAM, en donde se almacenaron a una temperatura de -76°C en un ultracongelador marca Forma Scientific hasta ser procesados.

3. 3. 2. Preparación de soluciones amortiguadoras (buffers)

Los sistemas de buffers que se emplearon corresponden a: Tris Citrato I, pH 6.7/6.3; Tris Citrato II, pH 8.0; Hidróxido de Litio (A+B) pH 8.1/8.4; Tris Malato EDTA pH 7.4 y PGI-Fosfato de Potasio pH 6.7. Dichos sistemas fueron preparados de acuerdo a Selander *et al.* (1971) y Harris y Hopkinson (1976).

3. 3. 3. Homogenización de tejidos

Los tejidos se homogenizaron con el propósito de separar las enzimas y otras proteínas contenidas en las células. Este procedimiento consistió en tomar pequeños pedazos de tejido de corazón y riñón, los cuales se procesaron juntos, así como de hígado, de cada individuo, y se colocaron en tubos de centrífuga. Se maceraron en solución homogenizadora 0.01M Tris-0.001M EDTA pH 6.8, en proporción 1:1, con ayuda de un taladro eléctrico (Black & Decker) con un homogenizador de teflón. Todo este procedimiento se realizó a 4°C (Murphy *et al.*, 1996; Selander *et al.*, 1971).

Los homogenados se centrifugaron a -5°C en una ultracentrífuga Sorvall a 4,000 rpm durante 25 min. Se vació el sobrenadante en criotubos previamente rotulados. Los extractos se congelaron a -76°C hasta ser utilizados en los corrimientos electroforéticos.

Las enzimas analizados (Cuadro 1) se seleccionaron de entre los más comúnmente empleados en mamíferos, y en particular, en el género *Liomys* (Rogers y Engstrom, 1992a).

3. 3. 4. Electroforesis horizontal en gel de almidón.

3. 3. 4. 1. Preparación del gel.

Los geles se prepararon a una concentración del 10%, usando almidón de papa (Sigma). Se mezclaron 37.5 g de almidón en 375 ml de solución amortiguadora. Esta solución se utilizó en diferentes proporciones: 1:7, 1:9, 1:19, 1:29 (la primera cifra indica la proporción de solución stock de solución amortiguadora y la segunda representa la proporción de agua destilada) dependiendo del locus a examinar (Cuadro 2).

La mezcla del almidón y la solución amortiguadora se calentó con un mechero hasta el punto de ebullición, hasta que se observó transparente; se eliminaron las burbujas de aire con una bomba de vacío y posteriormente se vertió en un molde de acrílico. El gel se dejó solidificar a temperatura ambiente y posteriormente, se dividió en dos partes, cortándolo longitudinalmente a una distancia de 5 cm de uno de los extremos del molde. Entre estas dos porciones se insertaron las muestras de los tejidos homogenados (origen), en pequeños rectángulos de papel filtro (Whatman No. 3) humedecidos en los extractos de tejido de cada individuo. El exceso de muestra se eliminó colocando las muestras durante unos segundos en papel absorbente.

Se colocaron 21 muestras en promedio en cada gel; el primero y el último carril estaban ocupados por muestras del mismo organismo para corroborar el corrimiento homogéneo de las muestras de tejidos.

3. 3. 4. 2. Corrimiento de proteínas

El gel se colocó en una cámara de electroforesis horizontal y se mantuvo en contacto en cada uno de sus extremos con el buffer iónico usando esponjas. El gel se sometió a corriente eléctrica conectando una fuente de poder; se emplearon diferentes voltajes (50-145) y los tiempos también variaron dependiendo de la solución amortiguadora empleada (Cuadro 2). Durante el corrimiento, la cámara se mantuvo en refrigeración y encima del gel se colocó una charola con hielo para evitar el sobrecalentamiento.

3. 3. 5. Corte del gel y tinción histoquímica

Cada uno de los geles se cortó en 5 ó 6 rebanadas, y cada una de éstas se colocó en una charola de plástico; a cada rebanada se le agregaron los sustratos y reactivos correspondientes, específicos para revelar una determinada enzima; se incubaron en la oscuridad a 37°C por un tiempo aproximado de 30 minutos o más. Una vez que aparecieron las bandas, se desecharon los reactivos de tinción y se agregó solución fijadora (ácido acético glacial, metanol absoluto y agua, en proporción 1:5:5) durante una hora. Posteriormente se eliminó el fijador y el gel se enjuagó con agua corriente, finalmente se envolvió en plástico y se guardó en el refrigerador.

3. 3. 6. Registro de enzimas

Se determinó el número de alelos por locus presentes en cada una de las enzimas y en cada población a partir de su posición de los geles. La *designación de alelos fue dada alfabéticamente basándose en su movilidad a partir del origen*. El genotipo se infirió a partir del desplazamiento de las bandas sobre el gel: el alelo más anódico (el más cercano al ánodo o polo positivo) se designó con la letra A y a los alelos restantes les correspondieron las siguientes letras (B, C, D, etc.), como se observa en las enzimas Glutamato Oxalacetato Transaminasa (GOT), Purina Nucleosido Fosforilasa (NP) y Malato Deshidrogenasa (MDH; Figuras 6, 7 y 8, respectivamente). Una vez registrada la variación de la bandas, se tomaron fotografías a color de cada uno los geles.

3. 3. 7. Análisis de datos

A partir de la información registrada, se elaboró una matriz de datos, la cual se analizó mediante el programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1989) que *calcula las frecuencias alélicas por locus, el número promedio de alelos por locus (número total de alelos entre número total de loci), el porcentaje de loci polimórficos y la heterocigosidad*. Se realizó una prueba de Chi-cuadrada (X^2), para calcular la desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg y la heterocigosidad esperada usando la fórmula de Levene (1949) para tamaño de muestras pequeñas.

Los valores de diferenciación genética intraespecífica de *Liomys irroratus* fue calculada con el estadístico F_{st} de Wright (1965) para cada locus. El nivel de significancia de las diferencias de los F_{st} fueron analizadas por medio de la Chi-cuadrada (X^2), con una $P < 0.05$ (Nei *et al.*, 1983; Waples, 1987).

Se construyeron matrices de distancias genéticas utilizando el índice de Rogers (1972) y de Cavalli-Sforza y Edwards (1967) para fines comparativos con estudios previos en *Liomys* y otros roedores. Se empleo también el índice de distancia genética de Nei (unbiased distance; 1978).

Con los valores de distancia genética de Nei (1978) se construyó un fenograma para mostrar las probables relaciones de parentesco genético, mediante el método de agrupamiento UPGMA (unweighed pair group method using arithmetic averages; Sneath y Sokal, 1973; Swofford y Selander, 1989). Además, se construyó un árbol de Wagner de distancias genéticas (Farris, 1972; Nei *et al.*, 1983) basado en el índice de Cavalli-Sforza y Edwards (1967). Finalmente, se integró la información obtenida y se comparó con los datos morfológicos descritos previamente en la literatura.

4. RESULTADOS

4. 1. Estudio Citogenético

En todas las subespecies el número cromosómico diploide obtenido fue $2n=60$, y el número fundamental fue $NF=68$ (Cuadro 3). Los valores absolutos promedio de las longitudes de los brazos de cada par cromosómico y la suma de ambos para cada una de las subespecies muestreadas se presentan en el Cuadro 4. Los valores relativos promedio de los brazos cromosómicos de cada par, con los cuales se construyeron los idiogramas, se muestran en el Cuadro 5.

En el cariotipo convencional de *L. i. alleni* (Figura 9), se muestra a los pares cromosómicos por su tamaño y posición del centrómero, en donde el primer grupo corresponde a los cromosomas metacéntricos, el segundo a los cromosomas subtelocéntricos y el siguiente incluye a los cromosomas telocéntricos. Los cromosomas sexuales son submetacéntricos (Cuadro 3). Este arreglo de los cromosomas se repitió en los cariotipos con patrones de bandas cromosómicas G (Figura 10; sólo se representa el complemento cromosómico del macho), las cuales fueron más notorias en los cromosomas metacéntricos y telocéntricos grandes, también se esquematiza el idiograma de la subespecie (Figura 11).

Para *L. i. guerrerensis*, el cariotipo convencional (Cuadro 3; Figura 12) muestra el mismo arreglo que el cariotipo anterior. Las bandas cromosómicas G (Figura 13) no fueron tan notorias en todos los brazos cromosómicos,

particularmente en los cromosomas subtlocéntricos y telocéntricos pequeños. El idiograma esta representado en la Figura 14.

En *L. i. irroratus*, el cariotipo convencional (Figura 15) muestra el mismo arreglo y clasificación de los cariotipos anteriores (Cuadro 3). Las bandas cromosómicas G (Figura 16), no son tan visibles. El idiograma esta esquematizado en la Figura 17.

El cariotipo convencional de *L. i. torridus* (Figura 18) muestra el mismo arreglo y clasificación de los cariotipos anteriores (Cuadro 3). Los cromosomas de esta subespecie, mostraron, en promedio, las longitudes de los brazos cromosómicos más pequeñas de las cuatro subespecies (Cuadro 4). Las bandas cromosómicas G (Figura 19) se observaron bien en los cromosomas grandes, mientras que en los pequeños no fueron tan evidentes, el idiograma se ilustra en la Figura 20.

En resumen, los resultados muestran que los cariotipos convencionales de las subespecies de *Liomys irroratus* estudiadas son muy similares, en los que se observó un número diploide ($2n$) de 60 cromosomas y un número fundamental (NF) igual a 68 (Cuadro 3). También en todas las subespecies examinadas, se identificaron 5 pares de cromosomas birrámeos y 24 de unirrámeos. Los cromosomas birrámeos fueron dos pares de cromosomas metacéntricos, uno grande y uno mediano; así como tres pares de cromosomas subtlocéntricos, uno mediano y dos pequeños. Los restantes cromosomas fueron telocéntricos de grandes a pequeños. El cromosoma sexual X es submetacéntrico grande y el cromosoma Y es submetacéntrico mediano.

El mayor número de bandas cromosómicas G que se observó en los pares cromosómicos fue de cuatro, mientras que la menor cantidad, fue de una banda, observada en los cromosomas pequeños. El patrón de bandeo resultó similar entre todas las subespecies. No se detectó ningún tipo de rearrreglo cromosómico; por que no se observaron diferencias importantes en el patrón de bandeo (Figura 21).

4. 2. Estudio de Variación Aloenzimática

Se examinaron un total de 30 loci, correspondientes a 21 enzimas en cinco subespecies de *Liomys irroratus*, así como en *L. pictus* y *L. salvini*. Se obtuvieron las frecuencias alélicas en todas las poblaciones (Cuadro 6).

De los 30 loci examinados, únicamente ME-2 y GTDH resultaron ser monomórficos para todas las muestras de *Liomys irroratus*, *L. pictus* y *L. salvini*. En las subespecies de *L. irroratus* se encontraron además de los loci anteriores, cinco loci monomórficos: GOT-2, LDH-2, MDH-2, MPI y LA-2. Las enzimas que presentaron el mayor número de alelos por locus fueron: LDH-1 con seis alelos, y Alb, IDH-1 y PAP que mostraron cinco alelos cada una (Cuadro 6).

Se observaron alelos exclusivos (alelos que se encuentran únicamente en una subespecie dada) en las muestras de cuatro subespecies de *L. irroratus*. En *L. i. torridus* se encontraron seis alelos exclusivos en los loci 6PGD, ACP, SOD-1, GLUD, NP y G6PDH; mientras que *L. i. guerrerensis* presentó cinco en IDH-1, LDH-1 (alelos d y e), PGM-2 y α GPD; en *L. i.*

irroratus se observaron cuatro alelos exclusivos en las enzimas SOD-2, PGM-1, LGG-1 y PAP; en la subespecie *L. i. jaliscensis* se obtuvo solo un alelo exclusivo en SOD-1 y además presentó, un alelo fijo en el locus LDH-1; por su parte, *L. i. alleni* no mostró ningún alelo exclusivo (Cuadro 6).

El criterio utilizado para determinar que un locus es polimórfico fue el de que el alelo más común tiene una frecuencia no mayor a 0.95 (Ayala, 1982). Los datos de variabilidad genética (Cuadro 6), muestran que la población que presentó mayor porcentaje de loci polimórficos fue *L. i. torridus* (56.7%), el mayor número de alelos por locus (cuatro) en las enzimas 6PGD y Alb, así como el mayor número de alelos promedio por locus (1.8); *L. i. irroratus* tuvo el valor más bajo de polimorfismo (40%) de las subespecies de *L. irroratus* que se analizaron en este estudio.

La heterocigosidad promedio, calculada por conteo directo, entre las cinco subespecies de *Liomys irroratus* fue de 0.016, y varió desde completa homocigosidad en las muestras de *L. i. torridus* hasta un valor máximo de 0.060 en *L. i. jaliscensis*. El valor más alto de heterocigosidad esperada (H_e), calculada de las frecuencias alélicas, fue para *L. i. torridus* (0.213).

El índice de fijación genética F_{st} calculado fue de 62%, si se incluía a *L. pictus* y *L. salvini*, mientras que cuando sólo se consideró a las poblaciones de *Liomys irroratus* dicho valor fue de 28.1%. Para *Liomys irroratus* los valores de F_{st} en 19 loci resultaron ser significativamente diferentes de los valores esperados ($P < 0.05$), mientras que los once restantes no mostraron diferencias significativas (Cuadro 7).

La matriz de distancia genética no sesgada de Nei (1978; Cuadro 8a) muestra que las subespecies más distantes genéticamente son *L. i. jaliscensis* y *L. i. irroratus* con un valor de 0.173. Las que resultaron más cercanas fueron: *L. i. torridus* y *L. i. alleni* con 0.026, seguidos por *L. i. alleni* y *L. i. irroratus* con 0.048.

Utilizando el índice de distancia genética de Cavalli-Sforza y Edwards (1967; Cuadro 8a), las subespecies más distantes, resultaron ser *L. i. jaliscensis* y *L. i. guerrerensis* (0.370). Las subespecies que resultaron más cercanas genéticamente fueron *L. i. alleni* y *L. i. torridus* (0.237).

Al calcular el índice de distancia genética de Rogers (1972; Cuadro 8b), se observa que las subespecies más distantes son: *L. i. jaliscensis* y *L. i. irroratus* (0.247). Las subespecies más similares fueron *L. i. torridus* y *L. i. alleni* (0.122).

A partir de los valores del coeficiente de distancia genética de Nei (1978) y por el método de agrupamiento de UPGMA, se obtuvo un fenograma en el cual se observa que las subespecies de *irroratus* forman un grupo claramente separado de *L. pictus* y *L. salvini*. Intraespecíficamente, *L. i. torridus* y *L. i. alleni* son las subespecies más parecidas, y éstas a su vez lo son con *L. i. irroratus*. Posteriormente se separa *L. i. guerrerensis* y, por último, *L. i. jaliscensis*, que fue la más distante genéticamente. El coeficiente de correlación cofenética fue de 0.993 (Figura 22).

El fenograma de distancias genéticas de Wagner, elaborado con el índice de Cavalli-Sforza y Edwards (1967; Cuadro 8b), presenta una topología diferente al fenograma anterior, ya que muestra a *L. i. jaliscensis* con *L. i. torridus* como las subespecies más cercanas, la rama de *L. i. jaliscensis* es la más larga de todas las demás. Estas dos poblaciones a su vez, forman un grupo junto con *L. i. alleni*; mientras que la rama que une a *L. i. irroratus*, se une posteriormente a dicho grupo. *L. i. guerrerensis* forma otra rama, separada del primer grupo. Las muestras de *L. pictus* y *L. salvini* se separan claramente del grupo de *L. irroratus* (Figura 23). La Longitud del árbol fue de 1.26. El coeficiente de correlación cofenética fue de 0.978.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. DISCUSIÓN

5.1. Análisis Citogenético.

El estudio de la variación cromosómica en *Liomys irroratus*, mostró que los cariotipos con tinción convencional, no presentaron diferencias en el número cromosómico diploide ($2n=60$), ni en el número fundamental ($NF=68$), entre las cuatro subespecies consideradas en el presente trabajo (Cuadro 3). Estos datos concuerdan con los resultados del estudio realizado en una población de *L. i. jaliscensis*, de Mazamitla, Jalisco (Cervantes *et al.*, 1999); en el cual se observa un $2n=60$ y el $NF=68$. Ambos valores, corresponden a un cariotipo en el cual se presentan cinco pares de cromosomas birrámeos, y 24 pares unirrámeos, los cuales van de cromosomas grandes a cromosomas muy pequeños. El cromosoma sexual X es submetacéntrico grande, mientras que el cromosoma Y es submetacéntrico mediano.

Los cariotipos de las cinco subespecies presentan dos pares de cromosomas metacéntricos, tres pares de cromosomas subteloicéntricos y 24 pares de cromosomas telocéntricos.

La datos anteriores difieren de la información que proporcionó Genoways, (1973), en relación a la morfología de los cromosomas y al número fundamental, el cual estimó en 62. El describió dos pares de cromosomas birrámeos (metacéntricos) y 27 pares de cromosomas telocéntricos. Como ya se mencionó, en el estudio de Cervantes *et al.*(1999) y en el presente, se identificaron, cinco pares de cromosomas birrámeos: dos metacéntricos y tres

subtelocéntricos, así como 24 pares de cromosomas unirrámicos (telocéntricos).

Debido a que *Liomys irroratus* es una especie politípica y presenta una amplia distribución geográfica, esperábamos que se presentara la misma situación que sucede en otras especies de heterómidos con estas características (politípicas y de amplia distribución), en las cuales se han identificado intraespecíficamente rearrreglos cromosómicos de tipo no robertsoniano, causados ya sea por adición o delección de eucromatina, o por inversión (pericéntrica o paracéntrica), o por translocación, (Patton y Rogers, 1993a). Sin embargo, al realizar la comparación del patrón de las bandas cromosómicas G entre las subespecies, se observó que los patrones de bandeo son similares presentando algunas bandas más notorias en ciertos cromosomas, particularmente en los cromosomas grandes. Es decir, no se detectaron diferencias en el patrón de bandas cromosómicas G, y por lo tanto, no hubo indicios de que se hayan dado cambios entre las subespecies de *Liomys irroratus* consideradas en este estudio.

Las subespecies de *L. irroratus*, presentan un alto número de cromosomas unirrámicos, situación considerada como una característica cromosómica primitiva con respecto a las otras especies del género *Liomys* (Genoways, 1973; Mascarello y Rogers, 1988; Cervantes *et al.*, 1999). Existen diversos ejemplos en donde una especie en un género ha retenido el cariotipo primitivo del género, mientras que otras especies del mismo, han sufrido una gran cantidad de rearrreglos cromosómicos (Baker, *et al.*, 1987), tal

es el caso de *Reithrodontomys fulvescens* que presenta el cariotipo considerado como primitivo para el género y sin cambios dentro de sus poblaciones; y por otro lado, los complementos cromosómicos de *R. megalotis* y *R. montanus* han sufrido de 15 a 20 rearrreglos cromosómicos (Hood *et al.*, 1984). En el caso del género *Liomys*, observamos una situación similar, en la cual *L. irroratus* es la especie que ha mantenido el cariotipo primitivo del género, sin ningún cambio cromosómico, mientras que *L. adpersus* y *L. salvini*, han experimentado de 13 a 14 rearrreglos cromosómicos (Genoways, 1973, y Mascarello y Rogers, 1988).

El hecho de que cromosómicamente haya resultado un grupo muy conservador, probablemente se deba a que los complementos cromosómicos de las poblaciones de esta especie, han alcanzado un alto grado de integración estructural y genética, constituyéndose en verdaderas unidades de adaptación (Fernández-Donoso, 1985). Este conservatismo cromosómico, no es concordante con la diferenciación morfométrica de la especie, que como ya hemos mencionado, es marcada. Dicha situación también se ha observado en otras especies de heterómidos como *Chaetodipus* (Patton, 1969) y *Heteromys* (Mascarello y Rogers, 1988; Rogers, 1989), en donde las relaciones sistemáticas basadas en caracteres cromosómicos no son siempre concordantes con los grupos de especies basados en morfología tradicional (Patton y Rogers, 1993a).

A partir del estudio de variación cromosómica, podemos observar que cariotípicamente, las subespecies de *L. irroratus*, no se han diferenciado, por lo

que a nivel citogenético parecen ser un grupo muy conservador (al menos en el momento presente) situación que no concuerda con la variación morfométrica descrita.

5.2. Análisis Aloenzimático.

Aloenzimáticamente, por el contrario, se encontró que el ratón de abazones *Liomys irroratus* es una especie altamente variable, ya que presentó un gran número de loci polimórficos (23 de 30), lo cual significa que el 76.7 % de los loci examinados fueron variables en las 5 subespecies. Estos valores son mayores de los obtenidos para el grupo de especies de *Liomys pictus* (Rogers y Engstrom, 1992a); sin embargo, son similares a los valores de otros roedores como *Peromyscus mexicanus* (Rogers y Engstrom, 1992b) y *Peromyscus gossypinus* (Boone et al., 1999).

En *Liomys irroratus* la Heterocigosidad observada promedio (H_o) en las cinco subespecies fue de 0.016 y el valor más alto de H esperada (H_e) fue 0.060. Estos valores son similares a los obtenidos en un estudio de variación aloenzimática en *L. pictus* entre cuatro subespecies, en donde la H_o fue de 0.017 y la H_e fue de 0.061 (Rogers y Engstrom, 1992a).

Un gran número de medidas de similitud y distancia genética han sido propuestas y usadas para evaluar la cantidad de variación compartida entre grupos. Estas medidas nos ayudan a resumir los datos de las frecuencias alélicas en proporciones manejables y nos ayudan a visualizar relaciones

generales entre grupos (Avice, 1974; Hedrick, 2000). Utilizando el coeficiente de distancia genética de Nei (1978), observamos que las poblaciones de las subespecies *L. i. jaliscensis* y *L. i. irroratus* resultaron ser las que están más distantes genéticamente entre sí; mientras que *L. i. alleni*, *L. i. torridus* y *L. i. irroratus*, son las más cercanas genéticamente. También en el caso de la distancia genética de Cavalli-Sforza y Edwards (1967), se observa que *L. i. jaliscensis* es la más lejana (Cuadro 8a).

La subespecie *L. i. jaliscensis*, mostró un alelo fijo (LDH-1), lo cual sugiere que ha logrado diferenciarse en mayor medida del resto de los *irroratus*, debido probablemente, a que ha tenido un largo tiempo de aislamiento. Por lo tanto, dicho alelo, es un marcador genético (Weir, 1996) para distinguir a la subespecie *L. i. jaliscensis*, al menos, de las restantes cuatro subespecies de *irroratus* consideradas en el presente trabajo (Cuadro 6).

Los tres índices de distancia genética utilizados, coinciden al ubicar a *L. i. jaliscensis*, de tamaño pequeño, como la más distante de las subespecies. Las distancias genéticas de Nei (1978) y Rogers (1972) la ubican como la más lejana especialmente de *L. i. irroratus* (Cuadro 8a), mientras que el índice de Cavalli-Sforza y Edwards (Cuadro 8b), la considera más distante particularmente de *L. i. guerrerensis*; tanto *L. i. irroratus* como *L. i. guerrerensis* son subespecies de tamaño grande.

Sabemos que dentro del grupo de *Liomys irroratus*, *L. i. guerrerensis* es la subespecie mas distinta morfológicamente (Genoways, 1973); sin embargo, al hacer el análisis de la variación aloenzimática, observamos que a este nivel, *L. i. jaliscensis*, que es una de las más pequeñas, resultó la más divergente de las subespecies consideradas en este trabajo. *L. i. torridus*, la más pequeña, resultó agrupada con *L. i. irroratus* y *L. i. alleni*, subespecies que por sus medidas son consideradas como del grupo morfológicamente grande. Por tal motivo, aunque hay diferenciación aloenzimática subespecífica, las agrupaciones que hace son diferentes. En algunas especies de heterómidos se ha observado que las relaciones filéticas basados en datos de las distancias genéticas son discordantes con aquéllas derivadas de datos morfológicos. (Patton y Rogers, 1993b).

Sin embargo, el fenograma de distancias genéticas de Wagner (considerado como superior a los algoritmos estrictamente fenéticos, ya que no asume tasas homogéneas de evolución entre muestras, Nei *et al.*, 1983), elaborado con el índice de Cavalli-Sforza y Edwards (1967; Cuadro 8b), coloca a *L. i. jaliscensis* y a *L. i. torridus* como las subespecies más cercanas, ambas son de tamaño pequeño; la rama de *L. i. jaliscensis* es la rama más larga de todas las demás, lo cual indica que esta subespecie es la que ha acumulado mayor cantidad de cambios. Las dos subespecies anteriores, a su vez, forman un grupo junto con *L. i. alleni*, esta última es morfológicamente grande; mientras que la rama que une a *L. i. irroratus*, se une posteriormente a dicho grupo. La rama de *L. i. guerrerensis* es la más separada del grupo, es decir,

que con el algoritmo de Wagner, representa a la subespecie más distinta genéticamente, lo cual coincide con que es la subespecie morfológicamente mas distinta de todas (Figura 23).

Los resultados de este estudio indican una significativa divergencia genética entre las especies de *Liomys* examinadas, aunque fue menor intraespecíficamente. El índice de diferenciación genética F_{st} calculado entre *Liomys irroratus*, *L. pictus* y *L. salvini* fue de $F_{st}=62\%$, el cual resulta un valor alto de diferenciación genética entre especies (Avise, 1974); sin embargo, es menor al obtenido entre el grupo de especies de *L. pictus* y *L. spectabilis* ($F_{st}=88.4\%$; Rogers y Engstrom, 1992a). Cuando sólo se consideró a las poblaciones de *Liomys irroratus* dicho valor fue de 28.1%, lo cual indica diferenciación genética significativa entre las subespecies muestreadas e indica también que la cantidad total de variación genética encontrada, 28.1%, es atribuible a diferencias entre poblaciones y el 72.9% es debida a la variación dentro de poblaciones (Hamilton *et al*, 1987).

Para *L. irroratus* los valores de F_{st} en 19 loci resultaron ser significativamente diferentes de los valores esperados ($P < 0.05$), mientras que los once restantes no mostraron diferencias significativas de heterocigotos en un locus dado (Cuadro 7). Es decir, que 19 loci no se encuentran en Equilibrio de Hardy-Weinberg, lo cual implica que alguno (o algunos) de los supuestos para que ocurra dicho equilibrio, no está sucediendo (Futuyma, 1997).

Uno de los supuesto de la diferenciación genética, establece que a mayor distancia geográfica mayor distancia genética (Hedrick, 2000); para el caso de las subespecies consideradas en este estudio, observamos que la mayor distancia geográfica se presenta entre *L. i. jaliscensis* del centro de Jalisco y *L. i. irroratus* del centro de Oaxaca, y coincide con la mayor distancia genética observada (Cuadro 8a). Por el hecho de estar espacialmente separadas, probablemente no ha habido flujo génico entre ellas, por lo cual la deriva génica ha generado grandes diferencias, además de que probablemente ha habido presiones selectivas diferentes en ambas poblaciones. Las subespecies más cercanas genéticamente *L. i. alleni*, *L. i. irroratus* y *L. i. torridus*, correspondieron a las poblaciones muestreadas más cercanas geográficamente. Esta información sugiere que probablemente exista mayor flujo genético entre ellas, que con respecto a *L. i. guerrerensis* y *L. i. jaliscensis*.

Los tres índices de distancia genética empleados, coinciden al colocar a *L. i. alleni* y *L. i. torridus* como las subespecies más cercanas (Cuadros 8a y 8b). aunque morfológicamente *L. i. alleni* se encuentra dentro del grupo de las subespecies grandes y *L. i. torridus* es considerada la subespecie más pequeña del grupo.

En los heteróminos, los valores más altos de diferenciación aloenzimática conocida, corresponde a las especies que presentan citotipos, como *Heteromys desmarestianus* y *Liomys pictus* (Patton y Rogers, 1993b). Ambas especies son politípicas y tienen una amplia distribución, situación que

como ya hemos mencionado, también sucede en *L. irroratus*; sin embargo, como pudimos observar en este caso, la diferenciación aloenzimática no correspondió con la formación de citotipos, ya que los complementos cromosómicos resultaron similares.

En las subespecies *L. irroratus* no se observó variación cromosómica, lo cual no corresponde con la variación aloenzimática, ni con la marcada variación morfológica. Esto puede ser explicado por las teorías de algunos autores en las que proponen que la evolución cariotípica, aloenzimática y morfológica en mamíferos, son más o menos independientes (Schnell y Selander, 1981). No obstante, existen otros autores que al comparar las medidas de diferenciación genética y cromosómicas en once grupos de mamíferos, encontraron que sí se presenta correlación entre estos dos estimadores; aunque mencionan que no necesariamente debe existir una relación causal entre ellas (Cothran y Smith, 1983).

5.3. Consideraciones finales.

Algunos aspectos importantes para interpretar la variación en mamíferos, como la influencia del medio en el fenotipo y la constitución genética de las poblaciones, así como el grado de variación morfológica entre años (Santos y Hortelano, 1997) y el empleo del concepto de subespecie, pueden ayudarnos en la interpretación de nuestros resultados.

Los heterómidos varían geográficamente y hay asociaciones estadísticas entre la variación y ciertos caracteres ambientales (relaciones entre morfología y ambiente; Best, 1993). La variación geográfica en tamaño observada en *L. irroratus* parece estar relacionadas con la altitud y la latitud, así como con factores asociados con ellos. El tamaño pequeño fue característico de elevaciones bajas, mientras que las más grandes están correlacionadas con altas altitudes y latitudes (Hooper y Handley, 1948).

Debido a que la mayoría de los estudios de variación morfológica se hace con ejemplares de museo depositados en colecciones científicas, que frecuentemente son colectadas en épocas y años diferentes, el grado de variación morfológica entre años también debe ser considerado. En años favorables cuando el alimento y los recursos son abundantes, se desarrollan roedores más grandes que aquéllos que crecen en años con recursos limitados (Best, 1993). Por ejemplo, en un estudio de la variación morfológica en poblaciones de *Thomomys bottae* (Patton y Brylsky, 1987), que previamente habían sido analizadas por medio de aloenzimas (Patton y Yang, 1977) y que resultaron ser genéticamente homogéneas, se encontró que los individuos que habitaban en zonas con abundante alimento, como los cultivo de alfalfa, eran significativamente más grandes que las que habitaban en zonas donde el alimento era escaso y de menor calidad, y concluyen que es necesario examinar detalladamente casos de diferenciación morfológica para determinar la interrelación entre las respuestas fenotípicas a condiciones ambientales y el proceso genético.

Los parámetros poblacionales también son importantes al interpretar la variación, ya que pueden afectar considerablemente la estructura genética de las poblaciones. Por ejemplo, al analizar los patrones de variación cromosómica en el género *Microtus*, Gaines (1985) menciona que los bajos niveles de variación son debidas a los cuellos de botella por los que pasan cíclicamente las poblaciones.

La división subespecífica actual de *L. irroratus* se realizó considerando únicamente diferencias entre variables morfológicas y craneales; sin embargo, al comparar los patrones de diferenciación cromosómica y aloenzimática en *Liomys irroratus*, observamos que la primera no corresponde con los patrones de variación morfológica, mientras que la segunda si corresponde. Algunos autores mencionan que los métodos morfométricos no son suficientes para separar a las poblaciones a nivel subespecífico, por lo cual no deben ser el único criterio para sugerir niveles intraespecíficos en un grupo que presenta gran variedad de formas (Villa- Ramirez y Sanchez-Cordero, 1988).

Es importante mencionar que el uso de subespecies para representar variación geográfica es un concepto relativamente estático que implica un remplazo geográfico o temporal de una subespecie por otra; pero en el cual no pueden ser acomodados con facilidad los cambios genéticos y fenéticos que suceden dentro de las poblaciones de subespecies con el paso del tiempo, ya que los cambios y el flujo génico entre ellas es, apreciable en un tiempo y en otro tiempo es insignificante, (Choate y Williams, 1978). En *Liomys irroratus*, en el momento presente, es posible observar cambios en la morfología de sus

subespecies, así como cambios en sus frecuencias alélicas; sin embargo, no fue posible observar cambios en la estructura de sus cromosomas, al menos con las técnicas aquí empleadas.

En el presente estudio se empleó el concepto de subespecie que manejó Genoways (1973) en su estudio de variación morfológica en el género *Liomys*; dicho concepto dice que una subespecie es una porción de una especie que es relativamente homogénea y genéticamente distinta, que representa un linaje que evolucionó separadamente o ha evolucionado recientemente con sus propias tendencias evolutivas, habita un área geográfica definida, y comúnmente se encuentra por lo menos parcialmente aisladas y puede mezclarse gradualmente, aunque se sobrelape en alguna zona estrecha con subespecies adyacentes (Genoways, 1973).

Por último, debido a la gran variación aloenzimática encontrada, consideramos necesaria una revisión más detallada de *Liomys irroratus*, en la que se tomen en cuenta a las siete subespecies actualmente reconocidas, que incluya poblaciones de subespecies adyacentes. Así mismo sería conveniente utilizar otras técnicas como la secuenciación de ADN, así como incluir aspectos de tipo biogeográfico.

6. CONCLUSIONES

A partir del estudio de los cariotipos, se encontró que los complementos cromosómicos de las subespecies de *Liomys irroratus* consideradas son similares. No se detectaron diferencias en los patrones de las bandas cromosómicas G, por lo que la diferenciación cromosómica no es concordante con los patrones de diferenciación morfológica.

Por el contrario, en el análisis de aloenzimas, se observó una notable variación aloenzimática subespecífica. Esta variación es concordante con la marcada variación morfológica, es decir, que como se puede detectar a través del estudio de aloenzimas, al igual que sus características morfológicas las subespecies del ratón de abazones espinoso, *Liomys irroratus*, se están diferenciando.

7. LITERATURA CITADA

- Awise, J. C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Systematic Zoology*. 23 (4): 465-481.
- Ayala, F. J. 1982. *Population and Evolutionary Genetics. A primer*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California, USA. 268 pp.
- Baker, R. J. y M. B. Qumsiyeh. 1988. Methods in Chiropteran mitotic chromosomal studies. Pp. 425-435, *in: Ecological and behavioral methods for study of bats*. (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. U. S. A. 533 pp.
- Beck, M. L. y M. L. Kennedy. 1977. Chromosomal study of *Liomys pictus*. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 52:109-110.
- Best, T. L., R. M. Sullivan, J. A. Cook y T. L. Yates. 1986. Chromosomal, genic, and morphologic variation in the agile kangaroo rat, *Dipodomys agilis* (Rodentia: Heteromyidae). *Systematic Zoology*. 35:311-324.
- Best, T. L. 1993. Patterns of morphologic and morphometric variation in heteromyid rodents. Pp:197-235. *in Biology of the Heteromyidae* (H. H. Genoways and J. Brown, eds.). Special Publication No. 10. The American Society of Mammalogist. 535 pp.
- Boone, J. L., M. H. Smith y J. Learn. 1999. Allozyme variation in the cotton mouse (*Peromyscus gossypinus*). *Journal of Mammalogy*. 80 (3): 834-843.
- Cavalli-Sforza A. W. y F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution*, 21:550-570.

- Cervantes, F. A., C. Lorenzo y O. Ward. 1999. Chromosomal relationships among spiny pocket mice *Liomys* (Heteromyidae) from Mexico. *Journal of Mammalogy*. 80 (3): 823-832.
- Choate, J. R. y S. L. Williams. 1978. Biogeographic interpretation of variation within and among populations of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Occasional Papers the Museum Texas Tech University*. 49: 1-25.
- Cothran, E. G. y M. H. Smith. 1983. Chromosomal and genic divergence in mammals. *Systematic Zoology*. 32: 360-368.
- deGrouchy, J. y C. Turleau. 1977. *Clinical atlas of human chromosomes*. John Wiley and Sons. New York, USA. p 270-271.
- Dowler, R.C y H. H. Genoways. 1978. *Liomys irroratus*. *Mammalian Species*. 82:1-6.
- Farris, J. S. 1972. Estimating phylogenetic tree from distance matrices. *American Naturalist*, 106: 645-668. *Systematic Zoology*.
- Feldhamer, G. A., L. C. Drickaner, S. H. Vessey Y J. F. Merrit. 1999. *Mammalogy: adaptation, diversity and ecology*. Mc. Graw Hill. USA. 563 pp.
- Fernández-Donoso, R. 1985. *El núcleo, los cromosomas y la evolución*. UNESCO. Chile, 196 pp.
- Futuyma, D. J. 1997. *Evolutionary Biology*. 3a ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts. 763 pp.

- Gaines, M. S. 1985. Genetics. *in* Biology of the New world *Microtus*. 845-883 pp. Special Publication No. 8. The American Society of Mammalogist.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus *Liomys*. Special Publications, The Museum Texas Tech University, 5:1-368.
- Goldman, E. A. 1911. Revision of the spiny pocket mice (genus *Heteromys* and *Liomys*). North American Fauna. 34:1-70.
- Hafner, J. C. y M. S. Hafner. 1983. Evolutionary relationships of heteromyid rodents. The Great Basin Naturalist Memoirs.7:3-29.
- Hafner, M. S., J. C. Hafner, J. L. Patton y M. F. Smith. 1987. Macrogeographic patterns of genetic differentiation in the pocket gopher *Thomomys umbrinus*. Systematic Zoology. 36(1): 18-34.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America . Second edition. John Wiley & Sons, New York, 1:1-600+90.
- Hamilton, M. J., R. K. Chesser y T. L. Best. 1987. Genetic variation in the Texas kangaroo rat, *Dipodomys eleator* Merriam. Journal of Mammalogy. 68 (4): 775-781.
- Harris H. Y D. A. Hopkinson. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. American Elsevier Publishing Company, Inc., New York, USA.

- Hedrick, P. W. 2000. Genetics of populations. 2a. ed. Jones and Bartlett. 553 pp. USA.
- Hood, C. S., L. W. Robbins, R. J. Baker y H. S. Shellhammer. 1984. Chromosomal studies and evolutionary relationships of an endangered species, *Reithodontomys raviventris*. Journal of Mammalogy. 65: 655-667.
- Hooper, E. T. y .C. O. Handley, Jr. 1948. Character gradients in the spiny pocket mouse *Liomys irroratus*. Occasional Papers the Museum Zoology. University of Michigan. 514: 1-34.
- International Union of Biochemistry, Nomenclature Committee. 1984. Enzyme Nomenclature. Academic Press. New York.
- Levan, A., K. Fredga y A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas. 52:201-220.
- Lorenzo, C. 1991. Comparación de las bandas cromosómicas entre los roedores de abazones *Liomys pictus*, *L. irroratus* y *L. spectabilis*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 50 pp.
- Mascarello, J. T. y D. S. Rogers. 1988. Banded chromosomes of *Liomys salvini*, *Heteromys oresterus* y *H. desmarestianus*. Journal of Mammalogy, 69:126-130.
- Mayr, E. 1963. Animal Species and Evolution. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge Massachusetts.

ESTA TESIS NO SALI
DE LA BIBLIOTECA

- Mettler, L. E. y T. G. Gregg. 1972. Genética de las poblaciones y evolución. UTEHA. México, D. F. 239 pp.
- Morales, J. C. y M. D. Engstrom. 1989. Morphological variation in the painted spiny pocket mouse, *Liomys pictus* (Family Heteromyidae) from Colima and southern Jalisco, México. Life Science Occasional Papers, 38:1-15.
- Murphy, R. W., J. W. Sites, Jr., D. G. Buth y C. H. Haufler. 1996. Proteins I: Isozyme Electrophoresis. Pp. 45-126. *in* Molecular Systematics (Hillis, D. M. y C. Moritz, eds.). Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massashusetts, USA. 588 pp.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 89:583-590.
- Nei, M., Tajima, F. y Y. Tatano. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular Evolution*. 19: 153-170.
- Patton, J. L. 1969. Chromosome evolution in the pocket mouse, *Perognathus goldmani* Osgood. *Evolution*. 23: 645-622.
- Patton, J. L. y P. V. Brylsky. 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *American Naturalist*. 130: 493-506.
- Patton, J. L. y Yang, 1977. Genetic variation *in Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. *Evolution*. 31: 697-720.

Patton, J. L. y D. S. Rogers. 1993a. Cytogenetics. Pp 236-259. *in* Biology of the Heteromyidae (H. H. Genoways and J. Brown, eds.). Special Publication No. 10. The American Society of Mammalogist. 535 pp.

Patton, J. L. y D. S. Rogers. 1993b. Biochemical genetics. Pp 259-269. *in* Biology of the Heteromyidae (H. H. Genoways and J. Brown, eds.). Special Publication No. 10. The American Society of Mammalogist. 535 pp.

Rogers, J. S. 1972. Measures of genic similarity and genetic distance. Studies in Genetics VII. The University of Texas Publications. 7213: 145-153.

Rogers, D. S. 1989. Evolutionary implications of chromosomal variation among spiny pocket mice, genus *Heteromys* (Orden Rodentia). The Southwestern Naturalist, 34:85-100.

Rogers, D. S. y M. D. Engstrom. 1992a. Genic differentiation in spiny pocket mice of the *Liomys pictus* species-group (family Heteromyidae). Canadian Journal of Zoology. 70:1912-1919.

Rogers, D. S. y M. D. Engstrom. 1992b. Evolutionary implications of allozymic variation in tropical *Peromyscus* of the *mexicanus* species group. Journal of Mammalogy. 73(1): 55-69.

Santos, 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.

- Schmidly, D. J., K. T. Wilkins y J. N. Deer. 1993. Biogeography. Pp 319-354. *in* Biology of the Heteromyidae (H. H. Genoways and J. Brown, eds.). Special Publication No. 10. The American Society of Mammalogist. 535 pp.
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yong, W. E. Jhonson y J. B. Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polinatus*). Studies in genetics IV. The University of Texas Publication. 7103:49-90.
- Sessions, S. K. 1996. Chromosomes: Molecular Cytogenetics. Pp. 121-168. *in* Molecular Systematics (Hillis, D. M. y C. Moritz, eds.). Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massashusetts, USA. 588 pp.
- Spotorno, A. 1985. Conceptos y métodos en cariología descriptiva y comparada. Pp. 138-165. *in* El núcleo, los cromosomas y la evolución. (Fernández-Donoso, R., ed.) UNESCO. Chile. 196 pp.
- Swofford, D. L. y Selander. 1989. BIOSYS-1, a computer program for the analysis of allelic variation in genetics. Department of genetics and development, University of Illinois. 65 pp.
- Vaughan. T. A. 1988. Mamíferos. 3ª. ed. Interamericana. 587 pp.
- Villa-Ramirez, B y V. Sánchez-Cordero. 1988. Variación morfométrica en *Peromyscus spicilegus* (Rodentia: Cricetinae) en la parte nordeste de Jalisco, Mexico. Anales del Instituto de Biología, UNAM (58). Serie Zoología. (2): 819-836.

- Waples, R. S. 1987. A multispecies approach to the analysis of gene flow in marine shore fishes. *Evolution*, 41:385-400.
- Weir, B. S. 1996. Intraspecific differentiation. Pp. 385-406. *in* *Molecular Systematics* (Hillis, D. M. y C. Moritz, eds.). Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massashusetts, USA. 588 pp.
- Williams, D., F, H. H. Genoways y J. K. Braun. 1993. Taxonomy. Pp 38-196. *in* *Biology of the Heteromyidae* (H. H. Genoways and J. Brown, eds.). Special Publication No. 10. The American Society of Mammalogist. 535 pp.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic references*. 2a. ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 1207 pp.

LISTA DE CUADROS

1. Nombres, números y loci genéticos de las enzimas analizadas para *Liomys irroratus*.
2. Soluciones amortiguadoras, loci y números de las enzimas analizadas para *Liomys irroratus*. También se incluyen el tiempo y voltaje empleados.
3. Número cromosómico diploide (2n), número fundamental (NF) y clasificación de los cromosomas para las subespecies de *Liomys irroratus* examinadas en el presente estudio. También se incluyen los datos de *L. pictus* y *L. salvini*. m=metacéntrico, sm=submetacéntrico, st=subtelocéntrico, t=telocéntrico, X=cromosoma X y Y=cromosoma Y.
4. Valores absolutos promedio de las longitudes de los brazos cortos (p) y brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los pares cromosómicos de *Liomys irroratus alleni*, *L. i. guerrerensis*, *L. i. irroratus* y *L. i. torridus*.
5. Valores relativos promedio de las longitudes de los brazos cortos (p) y brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los pares cromosómicos de *Liomys irroratus alleni*, *L. i. guerrerensis*, *L. i. irroratus* y *L. i. torridus*.
6. Frecuencias alélicas, tamaño de muestra (n), alelos (a-f), número promedio de alelos por locus (A), alelos exclusivos (AE), alelos fijos (AF), porcentaje de loci polimórficos (P), heterocigosidad individual promedio observada (Ho; determinada por conteo directo) en cinco subespecies de *Liomys irroratus*. *L. pictus* y *L. salvini* son grupos externos. La heterocigosidad esperada (He) se determinó del equilibrio de Hardy-Weinberg. El asterisco (*) indica deficiencia significativa ($p < 0.05$) de heterocigotos en un locus dado.
7. Coeficientes de distancia genética de cinco subespecies de *Liomys irroratus*. *L. pictus* y *L. salvini* son grupos externos. a) Los valores ubicados arriba de la diagonal corresponden a la distancia genética de Nei (1978) y los de abajo a la distancia genética de Rogers (1972). b) Distancia genética de Cavalli-Sforza y Edwards (1967).

LISTA DE FIGURAS

1. Ejemplar de *Liomys irroratus* (Fotografía de John L. Tveten).
2. Distribución de *Liomys irroratus*. 1, *L. i. alleni*; 2, *L. i. bulleri*; 3, *L. i. guerrerensis*; 4, *L. i. irroratus*; 5, *L. i. jaliscensis*; 6, *L. i. texensis* y 7, *L. i. torridus* (Genoways, 1973).
3. Promedio y variación de la longitud total en machos de *Liomys* (al=*alleni*; gs=*guerrerensis*; ir=*irroratus*; ja=*jaliscensis*; tx=*texensis*; tr=*torridus*; modificado de Genoways, 1973).
4. Promedio y variación de la longitud mayor del cráneo en machos de *Liomys* (al=*alleni*; gs=*guerrerensis*; ir=*irroratus*; ja=*jaliscensis*; tx=*texensis*; tr=*torridus*; modificado de Genoways, 1973).
5. Localidades de colecta de los ratones de abazones *Liomys irroratus*: 1a) *L. i. alleni*, de Pátzcuaro, Michoacán; 1b) *L. i. alleni* de Españita, Tlaxcala, 1c) *L. i. alleni* de Tula de Allende, Hidalgo; 2) *L. i. guerrerensis* de Omiltemi, Guerrero; 3) *L. i. irroratus* de Tlacolula, Oaxaca; 4) *L. i. jaliscensis* de Ameca, Jalisco y 5) *L. i. torridus* de Teotitlán del Camino, Oaxaca.
6. Variación alélica de la enzima Glutamato Oxalacetato Transaminasa (GOT) en muestras de corazón y riñón de *Liomys irroratus*, *L. pictus* y *L. salvini*. Las letras indican los genotipos de los individuos.
7. Variación alélica de la enzima Purina Nucleosido Fosforilasa (NP) en muestras de corazón y riñón de *Liomys irroratus*, *L. pictus* y *L. salvini*. Las letras indican los genotipos de los individuos.
8. Variación de la enzima Malato Deshidrogenasa (MDH) en muestras de corazón y riñón de *Liomys irroratus*, *Liomys pictus* y *Liomys salvini*. Las letras indican los genotipos de los individuos.
9. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus alleni* (♀-CNMA-40876, ♂-CNMA-40875), de 1 km SW San Agustín, Municipio Españita, Tlaxcala. 2,246 m. Las letras indican la morfología del cromosoma: m=metacéntrico, sm=submetacéntricos, st=subtelocéntricos, t=telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.
10. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus alleni* (♂-CNMA-40875) de 12 km Conejos, Municipio Tula de Allende, Hidalgo. 2,246 m. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
11. Idiograma de *Liomys irroratus alleni*. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
12. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus guerrerensis* (♀-CNMA-40060, ♂-CNMA-40227) de 1 km SW Omiltemi, Municipio Chilpancingo, Guerrero, 2366 m. Las letras indican la morfología de los cromosomas.

13. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus guerrerensis* (♂-CNMA-40057) de 1 km SW Omiltemi, Municipio Chilpancingo, Guerrero, 2366 m. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
14. Idiograma de *Liomys irroratus guerrerensis*. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
15. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus irroratus* (♀-CNMA-40887, ♂-CNMA-40880 M) de 3 km SW Tlacolula, Municipio Tlacolula, Oaxaca. 1628 m. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
16. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus irroratus* (♂-CNMA-40500) de 3 km SW Tlacolula, Municipio Tlacolula, Oaxaca. 1628 m. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
17. Idiograma de *Liomys irroratus irroratus*. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
18. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus torridus* (♀-CNMA-40912 H, ♂-40905) de 3 km NW Teotitlán del Camino, Oaxaca. 890 m. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
19. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus torridus* (♀-CNMA-40912, ♂-CNMA-40905) de 3 km al NW Teotitlán del Camino, Oaxaca. 890 m Las letras indican la morfología de los cromosomas.
20. Idiograma de *Liomys irroratus torridus*. Las letras indican la morfología de los cromosomas.
21. Comparación de bandas cromosómicas G entre cuatro subespecies de *Liomys irroratus*: a=*L. i. alleni*, g=*L. i. guerrerensis*, i=*L. i. irroratus*, j=*L. i. torridus*.
22. Fenograma de distancias genéticas entre cinco subespecies de *Liomys irroratus*, utilizando como grupos externos a *Liomys pictus* y *Liomys salvini*, elaborado con el índice de Nei (1978), por el análisis de agrupamiento UPGMA. El coeficiente de correlación cofenética fue de 0.993.
23. Fenograma de distancias genéticas entre cinco subespecies de *Liomys irroratus*, utilizando como grupos externos a *Liomys pictus* y *Liomys salvini*, construido por el procedimiento de Wagner, elaborado con el índice de Cavalli-Sforza y Edwards (1967). La longitud del árbol fue de 1.26. El coeficiente de correlación cofenética fue de 0.978.

Cuadro 1. Enzimas*, números* y loci genéticos de las enzimas analizadas para *Liomys irroratus*.

| Enzima | No. E.C. | Locus Genético |
|-------------------------------------|----------|----------------|
| Fosfogluconato dehidrogenasa | 1.1.1.44 | 6PGD |
| Fosfatasa ácida | 3.1.3.2 | AcP |
| Enzima málica | 1.1.1.40 | ME-1, 2 |
| Isocitrato dehidrogenasa | 1.1.1.42 | IDH-1, 2 |
| Lactato dehidrogenasa | 1.1.1.27 | LDH-1, 2 |
| Manosa 6-fosfato dehidrogenasa | 5.3.1.8 | MPI |
| Superóxido dismutasa | 1.15.1.1 | SOD-1, 2 |
| Glutamato oxaloacetato transaminasa | 2.6.1.1 | GOT-1, 2 |
| Malato dehidrogenasa | 1.1.1.37 | MDH-1, 2 |
| Glucosa 6-fosfato isomerasa | 5.3.1.9 | GPI |
| Glutamato dehidrogenasa | 1.4.1.3 | GLUD |
| Glutamato dehidrogenasa-NADP | 1.4.1.2 | GTDH |
| Fosfoglucomutasa | 5.4.2.2 | PGM-1, 2 |
| Purina nucleosido fosforilasa | 2.4.2.1 | NP |
| Sorbitol dehidrogenasa | 1.1.1.14 | SDH |
| Glicerol 3-fosfato dehidrogenasa | 1.1.1.8 | α GPD |
| Glucosa 6-fosfato dehidrogenasa | 1.1.1.49 | G6PDH |
| Leucil L-alanina | 3.4.11 | LA-1, 2 |
| L-glicil-glicina | 3.4.12 | LGG-1, 2 |
| L-leucil-L-prolina | 3.4.15 | PAP |
| Albumina | | ALB. |

* Establecidos por la Enzyme Commission de la International Union of Biochemistry (1984).

Cuadro 2. Soluciones amortiguadoras, loci y números de las enzimas analizadas para *Liomys irroratus*. También se incluyen el tiempo y voltaje empleados.

| Sistema de soluciones amortiguadoras | Locus Genético | No. E.C. | Condición Electroforética |
|---|---|---|---------------------------|
| Tris-citrato I pH = 6.7/6.3 Proporción 1:7 | 6PGD AcP ME-1, 2 IDH-1, 2 LDH-1, 2 MPI | 1.1.1.44 3.1.3.2 1.1.1.40 1.1.1.42 1.1.1.27 5.3.1.8 | 145 V / 20 h |
| Tris-citrato II pH = 8.0 Proporción:1.29 | GOT-1, 2 MDH-1, 2 GPI GLUD GTDH PGM-1, 2 NP | 2.6.1.1 1.1.1.37 5.3.19 1.4.1.3 1.4.1.2 5.4.2.2 2.4.2.1 | 100 V / 20 h |
| PGI pH = 6.7 Proporción 1:19 | SDH SOD-1, 2 | 1.1.1.14 1.15.1.1 | 50 V / 18 h |
| Tris EDTA-Malato pH = 7.4 Proporción 1:9 | α GPD 6PGD SOD-1, 2 G6PDH NP | 1.1.1.8 1.1.1.44 1.15.1.1 1.1.1.49 2.4.2.1 | 95 V / 19 h |
| Hidróxido de Litio (A+B) pH = 8.1/8.4 10% sol. A. 90% sol. B | LA-1, 2 LGG-1, 2 PAP ALB. | 3.4.11 3.4.12 3.4.15 | 90 V / 19 h |

Cuadro 3. Número cromosómico diploide (2n), número fundamental (NF) y clasificación de los cromosomas para las subespecies de *Liomys irroratus* examinadas en el presente estudio. También se incluyen los datos de *L. pictus* y *L. salvini*. m=metacéntrico, sm=submetacéntrico, st=subtelocéntrico, t=telocéntrico, X=cromosoma X y Y=cromosoma Y.

| Subespecie | 2n | FN | m | sm | st | t | Referencia |
|---------------------------|----|----|---------|--------|----|----|---------------------------------|
| <i>L. i. alleni</i> | 60 | 68 | 2 | X, Y | 3 | 24 | Presente estudio |
| <i>L. i. guerrerensis</i> | 60 | 68 | 2 | X, Y | 3 | 24 | Presente estudio |
| <i>L. i. jaliscensis</i> | 60 | 68 | 2 | X, Y | 3 | 24 | Cervantes <i>et al.</i> , 1999. |
| <i>L. i. irroratus</i> | 60 | 68 | 2 | X, Y | 3 | 24 | Presente estudio |
| <i>L. i. torridus</i> | 60 | 68 | 2 | X, Y | 3 | 24 | Presente estudio |
| <i>L. irroratus</i> | 60 | 62 | 1 | 1 X | Y | 27 | Genoways, 1973 |
| <i>L. pictus</i> | 48 | 66 | 10 X | | Y | 13 | Cervantes <i>et al.</i> , 1999. |
| <i>L. salvini</i> | 56 | 86 | 8 Y | 8 X | | 11 | Mascarello y Rogers, 1988. |

Cuadro 4. Valores absolutos promedio de las longitudes los brazos cortos (p) y brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los pares cromosómicos de *Liomys irroratus alleni*, *L. i. guerrensis*, *L. i. irroratus* y *L. i. torridus*. S=desviación estándar.

| | <i>L. i. alleni</i> | | | | | <i>L. i. guerrensis</i> | | | | | <i>L. i. irroratus</i> | | | | | <i>L. i. torridus</i> | | | | |
|----|---------------------|------|-------|------|-------|-------------------------|------|-------|------|-------|------------------------|------|-------|------|-------|-----------------------|------|-------|------|-------|
| | p | Sp | q | Sq | Spt+q | p | Sp | q | Sq | Spt+q | p | Sp | q | Sq | Spt+q | p | Sp | q | Sq | Spt+q |
| 1 | 4.41 | 0.24 | 7.09 | 0.21 | 0.45 | 4.19 | 0.13 | 6.95 | 0.40 | 0.53 | 4.51 | 0.42 | 7.16 | 0.37 | 0.79 | 3.95 | 0.20 | 5.92 | 0.13 | 0.33 |
| 2 | 2.66 | 0.08 | 2.94 | 0.76 | 0.84 | 2.32 | 0.18 | 3.19 | 0.29 | 0.47 | 3.52 | 0.01 | 3.95 | 0.22 | 0.23 | 3.39 | 0.17 | 3.87 | 0.24 | 0.41 |
| 3 | 1.35 | 0.12 | 3.08 | 1.03 | 1.15 | 1.29 | 0.38 | 5.34 | 0.06 | 0.44 | 1.64 | 0.14 | 4.98 | 0.02 | 0.16 | 1.5 | 0.14 | 5.50 | 0.21 | 0.35 |
| 4 | 1.01 | 0.18 | 2.45 | 0.16 | 0.34 | 1.09 | 0.68 | 4.99 | 0.14 | 0.82 | 1.41 | 0.44 | 4.88 | 0.35 | 0.79 | 0.94 | 0.03 | 3.34 | 0.36 | 0.39 |
| 5 | 0.93 | 0.17 | 1.96 | 0.27 | 0.44 | 0.59 | 0.52 | 1.82 | 0.28 | 0.80 | 1.13 | 0.29 | 3.96 | 0.21 | 0.50 | 0.84 | 0.21 | 2.84 | 0.18 | 0.39 |
| 6 | | | 10.79 | 0.11 | 0.11 | | | 11.55 | 0.31 | 0.31 | | | 13.17 | 0.04 | 0.04 | | | 10.60 | 0.49 | 0.49 |
| 7 | | | 9.83 | 0.04 | 0.04 | | | 10.13 | 0.07 | 0.07 | | | 12.97 | 0.08 | 0.08 | | | 9.29 | 0.06 | 0.06 |
| 8 | | | 9.30 | 0.25 | 0.25 | | | 9.63 | 0.18 | 0.18 | | | 11.24 | 0.11 | 0.11 | | | 9.08 | 0.13 | 0.13 |
| 9 | | | 7.96 | 0.03 | 0.03 | | | 8.39 | 0.04 | 0.04 | | | 10.66 | 0.08 | 0.08 | | | 7.85 | 0.11 | 0.11 |
| 10 | | | 7.48 | 0.13 | 0.13 | | | 7.47 | 0.10 | 0.10 | | | 10.55 | 0.14 | 0.14 | | | 7.74 | 0.09 | 0.09 |
| 11 | | | 6.73 | 0.10 | 0.10 | | | 7.26 | 0.28 | 0.28 | | | 10.14 | 0.06 | 0.06 | | | 7.48 | 0.04 | 0.04 |
| 12 | | | 6.44 | 0.12 | 0.12 | | | 7.14 | 0.05 | 0.05 | | | 9.04 | 0.04 | 0.04 | | | 6.82 | 0.03 | 0.03 |
| 13 | | | 6.12 | 0.32 | 0.32 | | | 7.03 | 0.14 | 0.14 | | | 8.09 | 0.01 | 0.01 | | | 6.80 | 0.01 | 0.01 |
| 14 | | | 5.81 | 0.01 | 0.01 | | | 6.95 | 0.13 | 0.13 | | | 8.06 | 0.01 | 0.01 | | | 6.68 | 0.06 | 0.06 |
| 15 | | | 5.07 | 0.03 | 0.03 | | | 6.62 | 0.04 | 0.04 | | | 7.64 | 0.03 | 0.03 | | | 6.13 | 0.02 | 0.02 |
| 16 | | | 4.47 | 0.10 | 0.10 | | | 6.50 | 0.24 | 0.24 | | | 7.09 | 0.10 | 0.10 | | | 5.70 | 0.08 | 0.08 |
| 17 | | | 4.20 | 0.23 | 0.23 | | | 6.32 | 0.08 | 0.08 | | | 7.05 | 0.06 | 0.06 | | | 5.33 | 0.09 | 0.09 |
| 18 | | | 3.88 | 0.04 | 0.04 | | | 5.62 | 0.22 | 0.22 | | | 6.60 | 0.24 | 0.24 | | | 5.08 | 0.05 | 0.05 |
| 19 | | | 3.60 | 0.22 | 0.22 | | | 5.31 | 0.04 | 0.04 | | | 6.11 | 0.07 | 0.07 | | | 4.98 | 0.13 | 0.13 |
| 20 | | | 3.55 | 0.29 | 0.29 | | | 5.21 | 0.08 | 0.08 | | | 6.05 | 0.05 | 0.05 | | | 4.51 | 0.02 | 0.02 |
| 21 | | | 3.35 | 0.07 | 0.07 | | | 4.89 | 0.11 | 0.11 | | | 5.96 | 0.04 | 0.04 | | | 4.18 | 0.02 | 0.02 |
| 22 | | | 3.02 | 0.10 | 0.10 | | | 4.76 | 0.24 | 0.24 | | | 5.43 | 0.04 | 0.04 | | | 4.06 | 0.04 | 0.04 |
| 23 | | | 2.8 | 0.03 | 0.03 | | | 4.68 | 0.12 | 0.12 | | | 5.38 | 0.01 | 0.01 | | | 3.94 | 0.06 | 0.06 |
| 24 | | | 2.38 | 0.18 | 0.18 | | | 4.58 | 0.25 | 0.25 | | | 4.96 | 0.04 | 0.04 | | | 3.79 | 0.05 | 0.05 |
| 25 | | | 2.33 | 0.18 | 0.18 | | | 3.92 | 0.09 | 0.09 | | | 4.63 | 0.04 | 0.04 | | | 3.15 | 0.03 | 0.03 |
| 26 | | | 2.24 | 0.13 | 0.13 | | | 3.82 | 0.13 | 0.13 | | | 4.57 | 0.03 | 0.03 | | | 2.98 | 0.06 | 0.06 |
| 27 | | | 2.06 | 0.07 | 0.07 | | | 3.66 | 0.08 | 0.08 | | | 3.58 | 0.06 | 0.06 | | | 2.51 | 0.11 | 0.11 |
| 28 | | | 1.86 | 0.00 | 0.00 | | | 3.54 | 0.03 | 0.03 | | | 3.48 | 0.02 | 0.02 | | | 2.40 | 0.09 | 0.09 |
| 29 | | | 1.16 | 0.06 | 0.06 | | | 2.60 | 0.05 | 0.05 | | | 3.17 | 0.02 | 0.02 | | | 1.77 | 0.06 | 0.06 |
| X | 3.11 | 0.14 | 6.52 | 0.26 | 0.40 | 3.94 | 0.86 | 7.94 | 1.01 | 1.87 | 3.5 | 0.41 | 7.62 | 0.39 | 0.80 | 3.11 | 0.14 | 7.38 | 0.25 | 0.39 |
| Y | 2.78 | 0.16 | 5.84 | 0.06 | 0.22 | 3.39 | 0.32 | 6.69 | 0.17 | 0.49 | 3.35 | 0.11 | 6.73 | 0.23 | 0.34 | 2.4 | 0.11 | 6.27 | 0.37 | 0.48 |

60

Cuadro 5. Valores relativos promedio de las longitudes los brazos cortos (p) y brazos largos (q) y la suma de ambos (p+q) de los pares cromosómicos de *Liomys irroratus alleni*, *L. i. guerrerensis*, *L. i. irroratus* y *L. i. torridus*.

| Par | <i>L. i. alleni</i> | | | <i>L. i. guerrerensis</i> | | | <i>L. i. irroratus</i> | | | <i>L. i. torridus</i> | | |
|-----|---------------------|------|------|---------------------------|------|------|------------------------|------|------|-----------------------|------|------|
| | p | q | p+q | p | q | p+q | p | q | p+q | p | q | p+q |
| 1 | 2.67 | 4.38 | 7.05 | 2.04 | 3.45 | 5.49 | 1.93 | 3.06 | 4.99 | 2.15 | 3.21 | 5.36 |
| 2 | 1.61 | 1.81 | 3.42 | 1.10 | 1.58 | 2.68 | 1.51 | 1.69 | 3.20 | 1.84 | 2.10 | 3.94 |
| 3 | 0.82 | 1.89 | 2.71 | 0.69 | 2.65 | 3.34 | 0.70 | 2.13 | 2.83 | 0.82 | 2.99 | 3.81 |
| 4 | 0.62 | 1.51 | 2.13 | 0.52 | 2.48 | 3.00 | 0.60 | 2.08 | 2.68 | 0.51 | 1.81 | 2.32 |
| 5 | 0.57 | 1.21 | 1.78 | 0.24 | 0.90 | 1.14 | 0.48 | 1.69 | 2.17 | 0.46 | 1.54 | 2.00 |
| 6 | 0 | 6.64 | 6.64 | 0 | 5.74 | 5.74 | 0 | 5.63 | 5.63 | 0 | 5.76 | 5.76 |
| 7 | 0 | 6.05 | 6.05 | 0 | 5.03 | 5.03 | 0 | 5.54 | 5.54 | 0 | 5.05 | 5.05 |
| 8 | 0 | 5.73 | 5.73 | 0 | 4.79 | 4.79 | 0 | 4.80 | 4.80 | 0 | 4.93 | 4.93 |
| 9 | 0 | 4.90 | 4.90 | 0 | 4.17 | 4.17 | 0 | 4.56 | 4.56 | 0 | 4.26 | 4.26 |
| 10 | 0 | 4.61 | 4.61 | 0 | 3.71 | 3.71 | 0 | 4.51 | 4.51 | 0 | 4.20 | 4.20 |
| 11 | 0 | 4.15 | 4.15 | 0 | 3.61 | 3.61 | 0 | 4.34 | 4.34 | 0 | 4.06 | 4.06 |
| 12 | 0 | 3.96 | 3.96 | 0 | 3.55 | 3.55 | 0 | 3.87 | 3.87 | 0 | 3.70 | 3.70 |
| 13 | 0 | 3.77 | 3.77 | 0 | 3.49 | 3.49 | 0 | 3.46 | 3.46 | 0 | 3.70 | 3.70 |
| 14 | 0 | 3.58 | 3.58 | 0 | 3.45 | 3.45 | 0 | 3.44 | 3.44 | 0 | 3.63 | 3.63 |
| 15 | 0 | 3.12 | 3.12 | 0 | 3.29 | 3.29 | 0 | 3.27 | 3.27 | 0 | 3.33 | 3.33 |
| 16 | 0 | 2.75 | 2.75 | 0 | 3.23 | 3.23 | 0 | 3.03 | 3.03 | 0 | 3.10 | 3.10 |
| 17 | 0 | 2.58 | 2.58 | 0 | 3.14 | 3.14 | 0 | 3.01 | 3.01 | 0 | 2.89 | 2.89 |
| 18 | 0 | 2.39 | 2.39 | 0 | 2.79 | 2.79 | 0 | 2.82 | 2.82 | 0 | 2.76 | 2.76 |
| 19 | 0 | 2.21 | 2.21 | 0 | 2.64 | 2.64 | 0 | 2.61 | 2.61 | 0 | 2.71 | 2.71 |
| 20 | 0 | 2.18 | 2.18 | 0 | 2.59 | 2.59 | 0 | 2.58 | 2.58 | 0 | 2.45 | 2.45 |
| 21 | 0 | 2.06 | 2.06 | 0 | 2.43 | 2.43 | 0 | 2.55 | 2.55 | 0 | 2.27 | 2.27 |
| 22 | 0 | 1.86 | 1.86 | 0 | 2.37 | 2.37 | 0 | 2.32 | 2.32 | 0 | 2.21 | 2.21 |
| 23 | 0 | 1.72 | 1.72 | 0 | 2.32 | 2.32 | 0 | 2.30 | 2.30 | 0 | 2.14 | 2.14 |
| 24 | 0 | 1.46 | 1.46 | 0 | 2.27 | 2.27 | 0 | 2.12 | 2.12 | 0 | 2.06 | 2.06 |
| 25 | 0 | 1.43 | 1.43 | 0 | 1.95 | 1.95 | 0 | 1.98 | 1.98 | 0 | 1.71 | 1.71 |
| 26 | 0 | 1.38 | 1.38 | 0 | 1.90 | 1.90 | 0 | 1.95 | 1.95 | 0 | 1.62 | 1.62 |
| 27 | 0 | 1.27 | 1.27 | 0 | 1.82 | 1.82 | 0 | 1.53 | 1.53 | 0 | 1.36 | 1.36 |
| 28 | 0 | 1.15 | 1.15 | 0 | 1.76 | 1.76 | 0 | 1.49 | 1.49 | 0 | 1.30 | 1.30 |
| 29 | 0 | 0.71 | 0.71 | 0 | 1.29 | 1.29 | 0 | 1.35 | 1.35 | 0 | 0.96 | 0.96 |
| X | 1.92 | 4.01 | 5.93 | 1.66 | 3.95 | 5.61 | 1.50 | 3.26 | 4.76 | 1.69 | 4.01 | 5.70 |
| Y | 1.71 | 3.60 | 5.31 | 1.68 | 3.33 | 5.01 | 1.43 | 2.88 | 4.31 | 1.30 | 3.41 | 4.71 |

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 6. Frecuencias alélicas, tamaño de muestra (n), alelos (a-f), número promedio de alelos por locus (A), alelos exclusivos (AE), alelos fijos (AF), porcentaje de loci polimórficos (P), heterocigosidad individual promedio observada (Ho; determinada por conteo directo) en cinco subespecies de *Liomys irroratus*. *L. pictus* y *L. salvini* son grupos externos. Las estimaciones de P incluyen solo aquellos para los cuales la frecuencia del alelo más común no excede 0.95. La heterocigosidad esperada (He) se determinó del equilibrio de Hardy-Weinberg. El asterisco (*) indica deficiencia significativa ($p < 0.05$) de heterocigotos en un locus dado.

| Locus | <i>Liomys irroratus</i> | | | | | <i>Liomys pictus</i> | <i>Liomys salvini</i> |
|------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|------------------------|--|----------------------|------------------------|
| | <i>alleni</i> | <i>guerrerensis</i> | <i>irroratus</i> | <i>jaliscensis</i> | <i>torridus</i> | | |
| 6PGD n | * 9 | * 14 | * 15 | * 7 | * 13 | 2 | 2 |
| | b (0.222) c (0.333) d (0.444) | b (0.143) c (0.714) d (0.143) | b (0.400) c (0.400) d (0.200) | c (0.714) d (0.286) | a (0.077) b (0.154) c (0.385) d (0.385) | d | d |
| ACP n | 9 | 15 | 15 | 6 | 15 | 2 | 4 |
| | b | b | b | b (0.833) c (0.167) | a (0.067) b (0.933) | c | b |
| ME-1 n | 7 | * 14 | 12 | * 7 | 13 | 2 | 2 |
| | b (0.143) c (0.857) | a (0.071) c (0.929) | b (0.042) c (0.875) d (0.083) | c (0.714) d (0.286) | c | a | a (0.500) c (0.500) |
| IDH-1 n | 9 | * 15 | * 12 | 7 | 13 | 2 | 4 |
| | c | c (0.733) d (0.267) | b (0.167) c (0.833) | c (0.643) e (0.357) | a (0.077) b (0.154) c (0.769) | e | a (0.250) c (0.750) |
| IDH-2 n | 9 | 15 | * 15 | * 6 | 15 | 2 | 3 |
| | b (0.111) | | a (0.200) b (0.133) | a (0.667) b (0.167) | a (0.067) b (0.333) | | |

Cuadro 6. Continuación.

| Locus | <i>Liomys irroratus</i> | | | | | <i>Liomys pictus</i> | <i>Liomys salvini</i> |
|------------|---|--|--|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------------|
| | <i>alleni</i> | <i>guerrerensis</i> | <i>irroratus</i> | <i>jaliscensis</i> | <i>torridus</i> | | |
| | c (0.889) | c | c (0.667) | c (0.167) | c (0.600) | c (0.500) d (0.500) | c |
| LDH-1 n | 8 c | * 14 c (0.179) d (0.714) e (0.107) | 12 c | 7 a | 12 c | 2 b | 2 f |
| LDH-2 n | 9 b | 14 b | 13 b | 7 b | 12 b | 2 c | 3 a |
| MPI n | 9 b | 13 b | 13 b | 7 b | 13 b | 2 c | 4 a |
| SOD-1 n | 9 c | 14 c | 13 c | 7 a (0.143) c (0.857) | * 13 b (0.077) c (0.933) | 2 c | 3 d |
| SOD-2 n | * 9 b (0.222) c (0.667) d (0.111) | * 15 b (0.067) c (0.933) | * 15 a (0.067) b (0.067) c (0.867) | 7 c | 15 c | 2 c (0.500) d (0.500) | 4 c |
| GOT-1 n | * 9 c (0.333) d (0.556) e (0.111) | 15 d | 15 d | 7 d (0.857) e (0.143) | * 15 c (0.067) d (0.933) | 2 b | 4 a |
| GOT-2 n | 9 a | 15 a | 15 a | 7 a | 15 a | 2 b | 4 b |

Cuadro 6. Continuación.

| Locus | <i>Liomys irroratus</i> | | | | | <i>Liomys pictus</i> | <i>Liomys salvini</i> |
|-------------------|---|-----------------------------------|--|-----------------------------|--|----------------------|-----------------------------|
| | <i>alleni</i> | <i>guerrerensis</i> | <i>irroratus</i> | <i>jaliscensis</i> | <i>torridus</i> | | |
| MDH-1 n | 9 c | * 15 b (0.067) c (0.933) | 15 c | 7 c | 15 c | 2 a | 3 b (0.833) c (0.167) |
| MDH-2 n | 9 a | 15 a | 15 a | 7 a | 15 a | 2 b | 4 b (0.750) c (0.250) |
| GPI n | * 9 a (0.222) b (0.778) | 13 b | 12 b | 6 b (0.750) c (0.250) | * 12 b (0.750) c (0.250) | 2 a | 3 b |
| GLUD n | 6 b | 12 b | 13 b | 6 b | * 12 a (0.083) b (0.917) | 2 c | 3 b |
| PGM-1 n | 8 a | 12 a | 11 a (0.864) b (0.091) c (0.045) | 5 a (0.700) c (0.300) | * 12 a (0.917) c (0.083) | 2 c | 3 a |
| PGM-2 n | 9 b | * 12 a (0.167) b (0.833) | 12 b | 6 b | 13 b | 2 b | 4 b |
| NP n | * 7 c (0.857) d (0.143) | * 14 c (0.929) d (0.071) | 14 c | 6 c | * 15 b (0.200) c (0.800) | 1 c | 2 a |
| SDH n | * 8 a (0.250) b (0.125) c (0.625) | * 13 b (0.077) c (0.933) | * 11 a (0.364) b (0.182) c (0.455) | 7 a (0.143) c (0.857) | * 12 a (0.417) b (0.083) c (0.500) | 2 c | 2 c |
| α GPD n | 9 a | * 13 a (0.923) b (0.077) | 14 a | 6 a | 13 a | 2 a | 4 a |

64

Cuadro 6. Continuación.

| Locus | <i>Liomys irroratus</i> | | | | | <i>Liomys pictus</i> | <i>Liomys salvini</i> |
|-----------------|---|--|--|---|---|----------------------|--|
| | <i>alleni</i> | <i>guerrerensis</i> | <i>irroratus</i> | <i>jaliscensis</i> | <i>torridus</i> | | |
| G6PDH n a | * 7 a (0.286) c (0.714) | 11 c | * 12 a (0.583) c (0.417) | 6 a (0.167) c (0.833) | * 13 a (0.308) b (0.077) c (0.615) | 1 a | 3 a |
| LA-1 n | * 9 a (0.222) b (0.778) | * 15 a (0.800) b (0.200) | * 15 a (0.933) b (0.067) | * 7 a (0.143) b (0.857) | * 15 a (0.133) b (0.867) | 2 b | 3 a (0.333) c (0.333) d (0.333) |
| LA-2 n | 9 b | 15 b | 15 b | 7 b | 15 b | 2 b | 4 a (0.750) b (0.250) |
| LGG-1 n | * 9 b (0.444) c (0.444) d (0.111) | * 15 b (0.933) c (0.067) | * 15 a (0.333) b (0.533) c (0.133) | 7 c | * 15 b (0.200) c (0.800) | 2 e | 4 b (0.500) d (0.500) |
| LGG-2 n | * 9 b (0.889) d (0.111) | 15 b | 15 b | * 7 b (0.571) c (0.429) | * 15 b (0.600) c (0.400) | 2 d | 4 a (0.250) b (0.250) d (0.500) |
| PAP n | * 9 c (0.222) d (0.333) e (0.444) | * 15 c (0.067) d (0.800) e (0.133) | * 14 b (0.429) d (0.500) e (0.071) | 7 c (0.143) e (0.857) | * 14 d (0.357) e (0.643) | 2 c | 3 a (0.333) c (0.333) e (0.333) |
| ALB n | * 9 a (0.556) d (0.444) | * 14 b (0.071) c (0.786) d (0.143) | * 15 a (0.667) b (0.200) d (0.133) | * 5 a (0.200) c (0.600) d (0.200) | * 15 a (0.467) b (0.400) c (0.067) d (0.067) | 2 b | 3 e |

63

Cuadro 6. Continuación.

| Locus | <i>Liomys irroratus</i> | | | | | <i>Liomys pictus</i> | <i>Liomys salvini</i> |
|-----------|-------------------------|---------------------|------------------|--------------------|-----------------|----------------------|-----------------------|
| | <i>alleni</i> | <i>guerrerensis</i> | <i>irroratus</i> | <i>jaliscensis</i> | <i>torridus</i> | | |
| A | 1.7 | 1.6 | 1.7 | 1.6 | 1.8 | 1.1 | 1.4 |
| AE | 0 | 5 | 4 | 1 | 6 | | |
| AF | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | | |
| P | 46.7 | 46.7 | 40 | 50 | 56.7 | 10 | 30 |
| Ho | 0.010 | 0.005 | 0.006 | 0.060 | 0 | 0 | 0.011 |
| He | 0.211 | 0.121 | 0.173 | 0.196 | 0.213 | 0.067 | 0.172 |

Cuadro 7. Índices de fijación (F_{st} de Wright) para 28 loci calculado entre cinco subespecies de *Liomys irroratus*. *L. pictus* y *L. salvini* son grupos externos. También se incluyen los cálculos excluyendo a *L. pictus* y *L. salvini*. El asterisco (*) se refiere a x^2 significativa ($p < 0.05$).

| Locus | Todos los taxa | Excluyendo a <i>L. pictus</i> y <i>L. salvini</i> . |
|--------------|----------------|--|
| 6PGD | 0.337 * | 0.095 * |
| ACP | 0.804 * | 0.105 * |
| ME-1 | 0.532 * | 0.110 * |
| IDH-1 | 0.463 * | 0.150 * |
| IDH-2 | 0.354 * | 0.314 * |
| LDH-1 | 0.912 * | 0.833 * |
| LDH-2 | 1.000 * | - |
| MPI | 1.000 * | - |
| SOD-1 | 0.814 * | 0.089 * |
| SOD-2 | 0.263 * | 0.125 * |
| GOT-1 | 0.765 * | 0.204 |
| GOT-2 | 0.788 * | - |
| MDH-1 | 0.867 * | 0.054 |
| MDH-2 | 0.874 * | - |
| GPI | 0.605 * | 0.144 * |
| GLUD | 0.918 * | 0.068 |
| PGM-1 | 0.662 * | 0.138 * |
| PGM-2 | 0.146 * | 0.138 * |
| NP | 0.708 * | 0.102 * |
| SDH | 0.207 * | 0.127 * |
| α GPD | 0.067 | 0.063 |
| G6PDH | 0.526 * | 0.184 * |
| LA-1 | 0.517 * | 0.488 * |
| LA-2 | 0.720 * | - |
| LGG-1 | 0.572 * | 0.438 * |
| LGG-2 | 0.362 * | 0.253 * |
| PAP | 0.425 * | 0.301 * |
| ALB | 0.542 * | 0.295 * |
| PROMEDIO | 0.620 | 0.281 |

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

67

Cuadro 8. Coeficientes de distancia genética de cinco subespecies de *Liomys irroratus*. *L. pictus* y *L. salvini* son grupos externos. a) Los valores ubicados arriba de la diagonal corresponden a la distancia genética de Nei (1978) y los de abajo a la distancia genética de Rogers (1972). b) Distancia genética de Cavalli-Sforza y Edwards (1967).

a)

| OTU | | <i>Liomys irroratus</i> | | | | | <i>Liomys pictus</i> | <i>Liomys salvini</i> |
|-------------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|------------------|--------------------|-----------------|----------------------|-----------------------|
| | | <i>alleni</i> | <i>guerrerensis</i> | <i>irroratus</i> | <i>jaliscensis</i> | <i>torridus</i> | | |
| <i>Liomys irroratus</i> | <i>alleni</i> | * | 0.093 | 0.048 | 0.118 | 0.026 | 0.793 | 0.613 |
| | <i>guerrerensis</i> | 0.189 | * | 0.085 | 0.156 | 0.125 | 0.939 | 0.653 |
| | <i>irroratus</i> | 0.137 | 0.162 | * | 0.173 | 0.065 | 0.890 | 0.649 |
| | <i>jaliscensis</i> | 0.214 | 0.237 | 0.247 | * | 0.082 | 0.803 | 0.752 |
| | <i>torridus</i> | 0.122 | 0.221 | 0.145 | 0.162 | * | 0.834 | 0.675 |
| <i>Liomys pictus</i> | | 0.575 | 0.628 | 0.603 | 0.589 | 0.595 | * | 0.913 |
| <i>Liomys salvini</i> | | 0.499 | 0.511 | 0.513 | 0.557 | 0.525 | 0.625 | * |

b)

| OTU | | <i>Liomys irroratus</i> | | | | | <i>Liomys pictus</i> | <i>Liomys salvini</i> |
|-------------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|------------------|--------------------|-----------------|----------------------|-----------------------|
| | | <i>alleni</i> | <i>guerrerensis</i> | <i>irroratus</i> | <i>jaliscensis</i> | <i>torridus</i> | | |
| <i>Liomys irroratus</i> | <i>alleni</i> | * | | | | | | |
| | <i>guerrerensis</i> | 0.293 | * | | | | | |
| | <i>irroratus</i> | 0.243 | 0.297 | * | | | | |
| | <i>jaliscensis</i> | 0.342 | 0.370 | 0.367 | * | | | |
| | <i>torridus</i> | 0.237 | 0.320 | 0.245 | 0.297 | * | | |
| <i>Liomys pictus</i> | | 0.660 | 0.687 | 0.683 | 0.655 | 0.671 | * | |
| <i>Liomys salvini</i> | | 0.606 | 0.615 | 0.623 | 0.648 | 0.630 | 0.692 | * |



Figura 1. Ejemplar de *Liomys irroratus* (Fotografía de John L. Tveten).

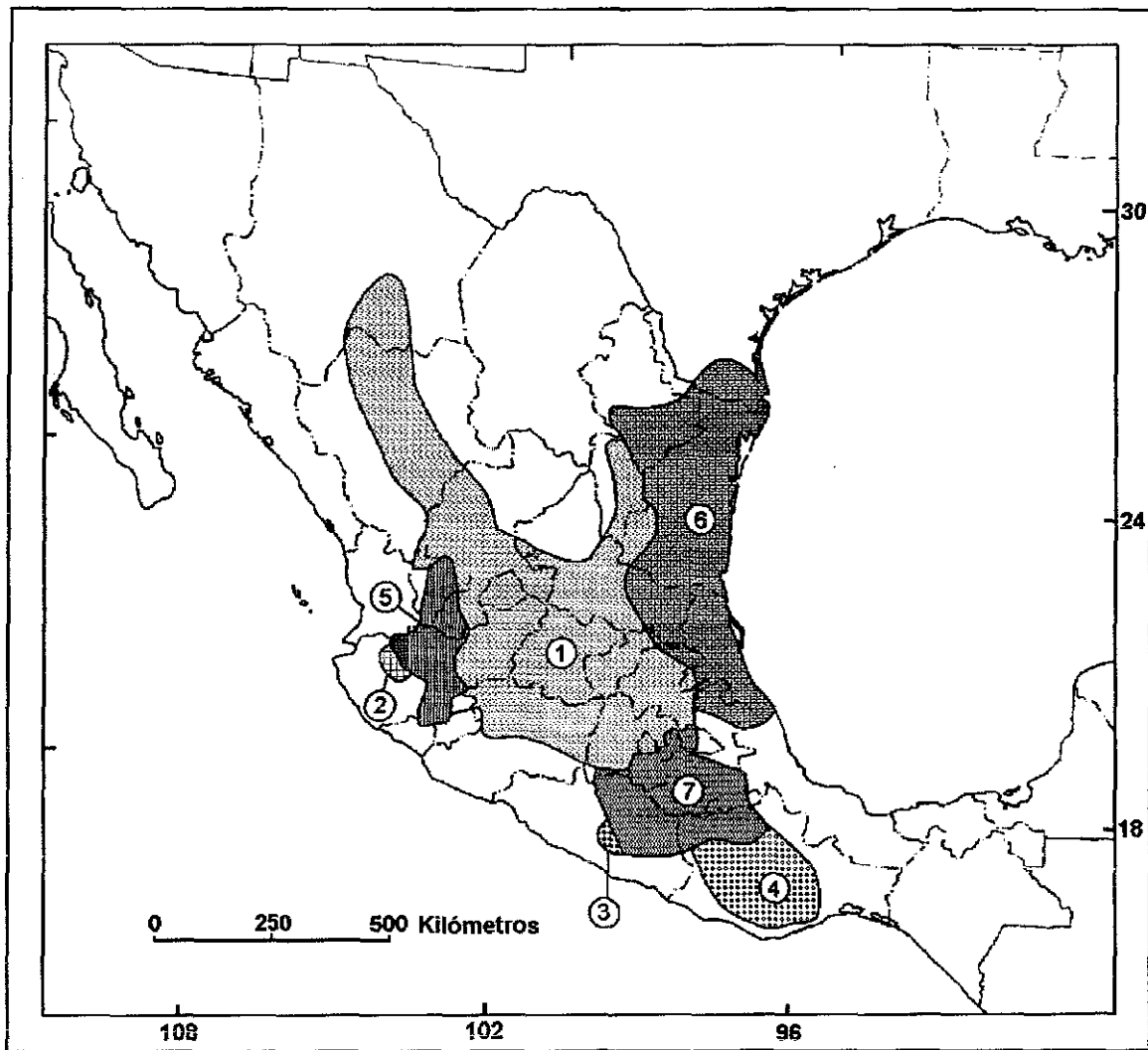


Figura 2. Distribución de *Liomys irroratus*. 1, *L. i. alleni*; 2, *L. i. bulleri*; 3, *L. i. guerrerensis*; 4, *L. i. irroratus*; 5, *L. i. jaliscensis*; 6, *L. i. texensis* y 7, *L. i. torridus* (Genoways, 1973).

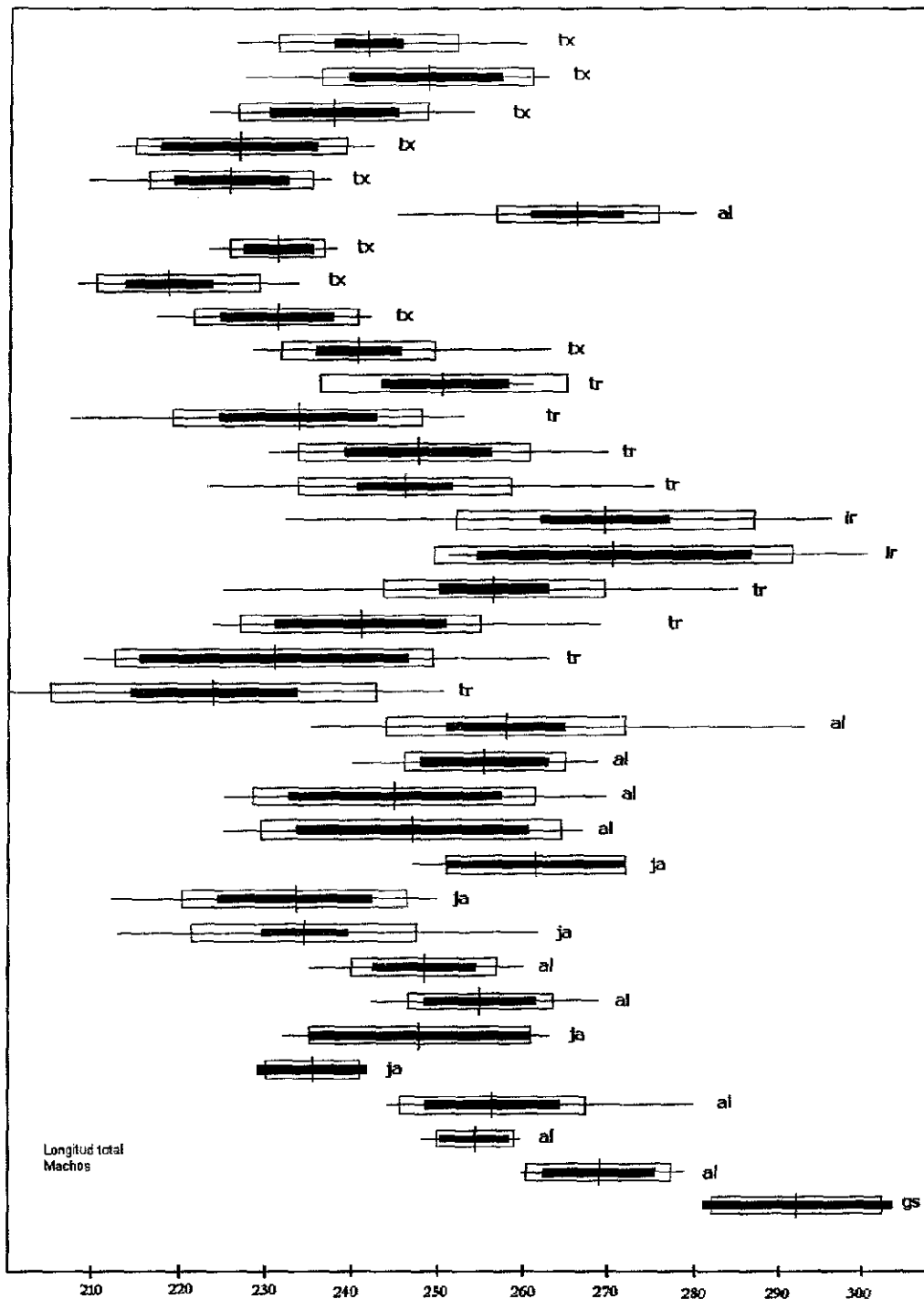


Figura 3. Promedio y variación de la longitud total en machos de *Liomys irroratus* en donde se ilustran las diferencias en tamaño en las subespecies (al=*alleni*; gs=*guerrerensis*; ir=*irroratus*; ja=*jaliscensis*; tx=*texensis*; tr=*torridus*; modificado de Genoways, 1973).

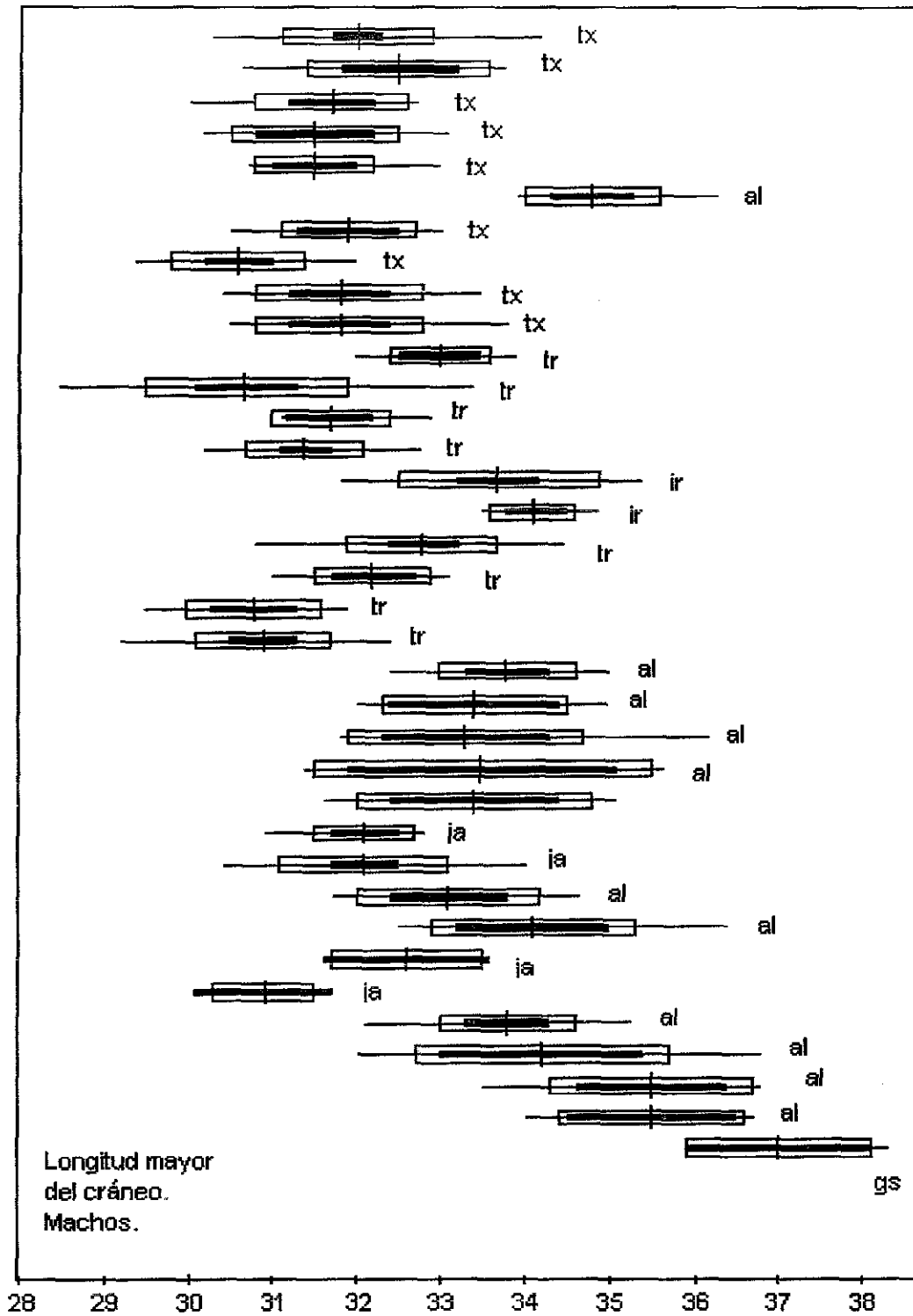


Figura 4. Promedio y variación de la longitud mayor del cráneo en machos de *Liomys irroratus* en donde se ilustra las diferencias en tamaño en las subespecies (al=*alleni*; gs=*guerrerensis*; ir=*irroratus*; ja=*jaliscensis*; tx=*texensis*; tr=*torridus*; modificado de Genoways, 1973).

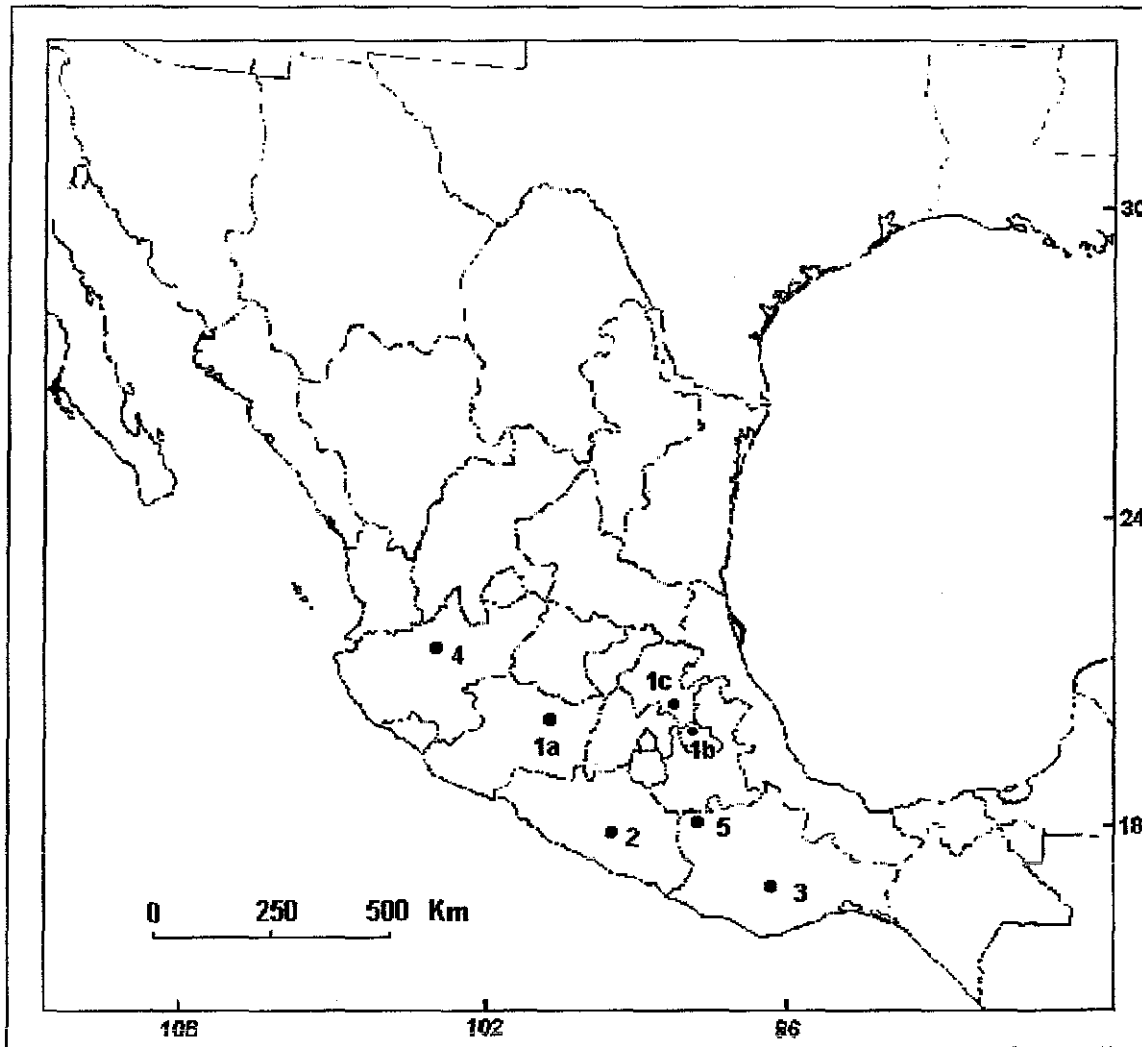


Figura 5. Localidades de colecta de los ratones de abazones *Liomys irroratus*. Los números indican las subespecies: 1a) *L. i. alleni*, de Pátzcuaro, Michoacán; 1b) *L. i. alleni* de Españita, Tlaxcala, 1c) *L. i. alleni* de Tula de Allende, Hidalgo; 2) *L. i. guerrerensis* de Omiltemi, Guerrero; 3) *L. i. irroratus* de Tlacolula, Oaxaca; 4) *L. i. jaliscensis* de Ameca, Jalisco y 5) *L. i. torridus* de Teotitlán del Camino, Oaxaca.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

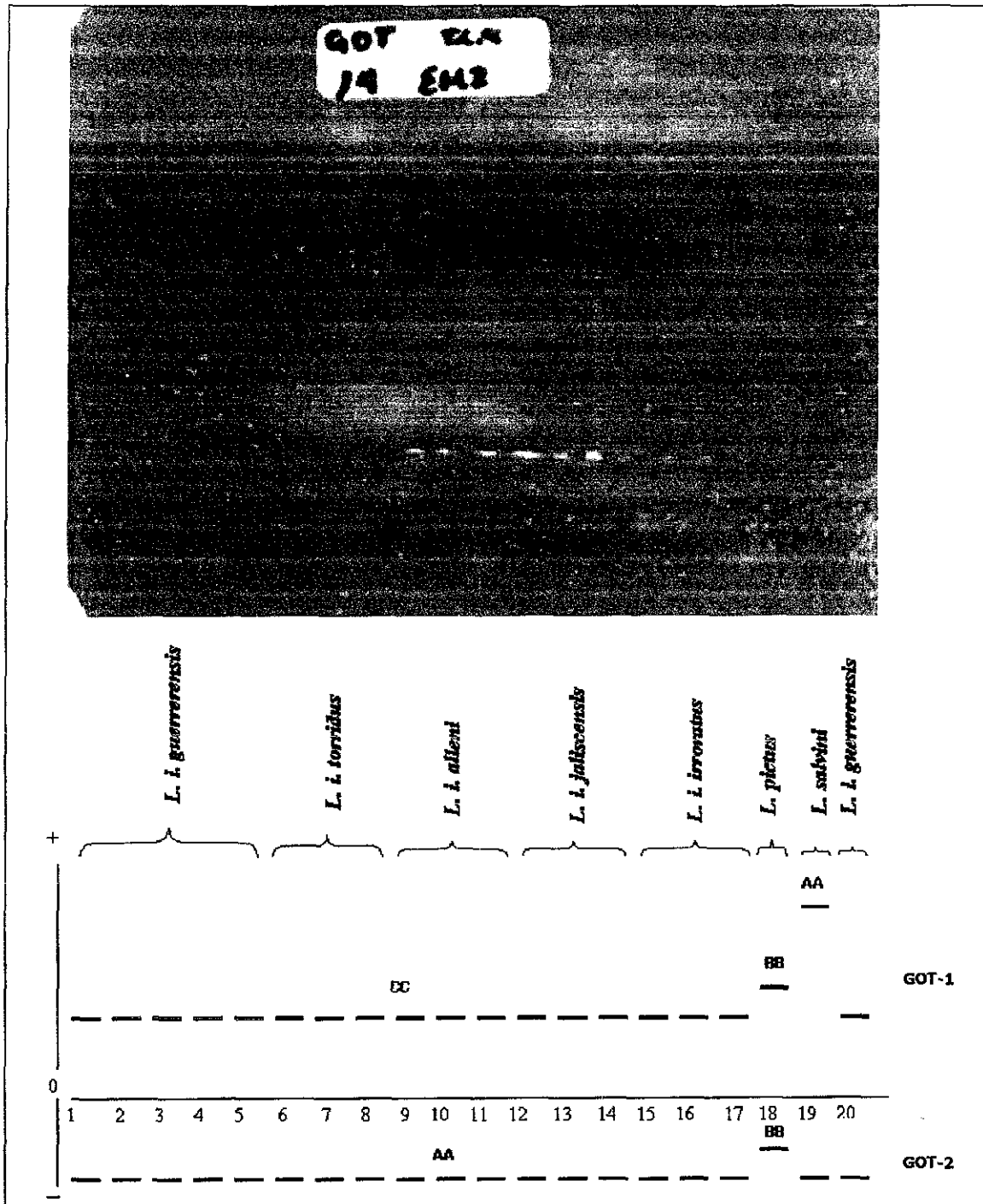


Figura 6. Variación alélica de la enzima Glutamato Oxalacetato Transaminasa (GOT) en muestras de corazón y riñón de *Liomys irroratus*, *L. pictus* y *L. salvini*. En la parte superior se muestra la fotografía del gel y en la inferior el zimograma. Las letras indican los genotipos de los individuos. Los números corresponden a los carriles en el gel. Los símbolos + y - se refieren a los polos positivo y negativo, respectivamente, de la corriente eléctrica.

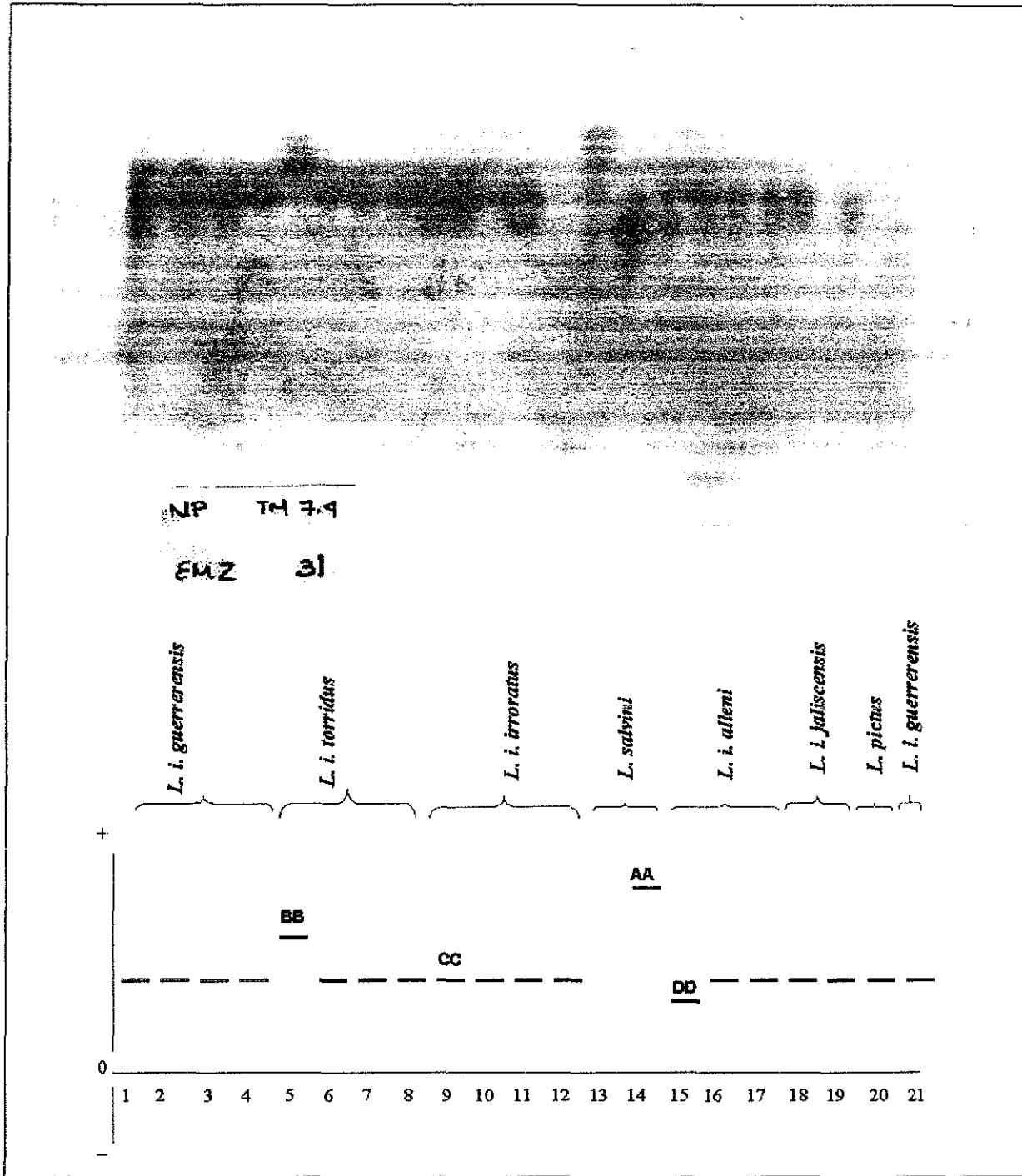


Figura 7. Variación alélica de la enzima Purina Nucleosido Fosforilasa (NP) en muestras de corazón y riñón de *Liomys irroratus*, *L. pictus* y *L. salvini*. Los números corresponden a los carriles en el gel. En la parte superior se muestra la fotografía del gel y en la inferior el zimograma. Las letras indican los genotipos de los individuos. Los símbolos + y - se refieren a los polos positivo y negativo, respectivamente, de la corriente eléctrica.

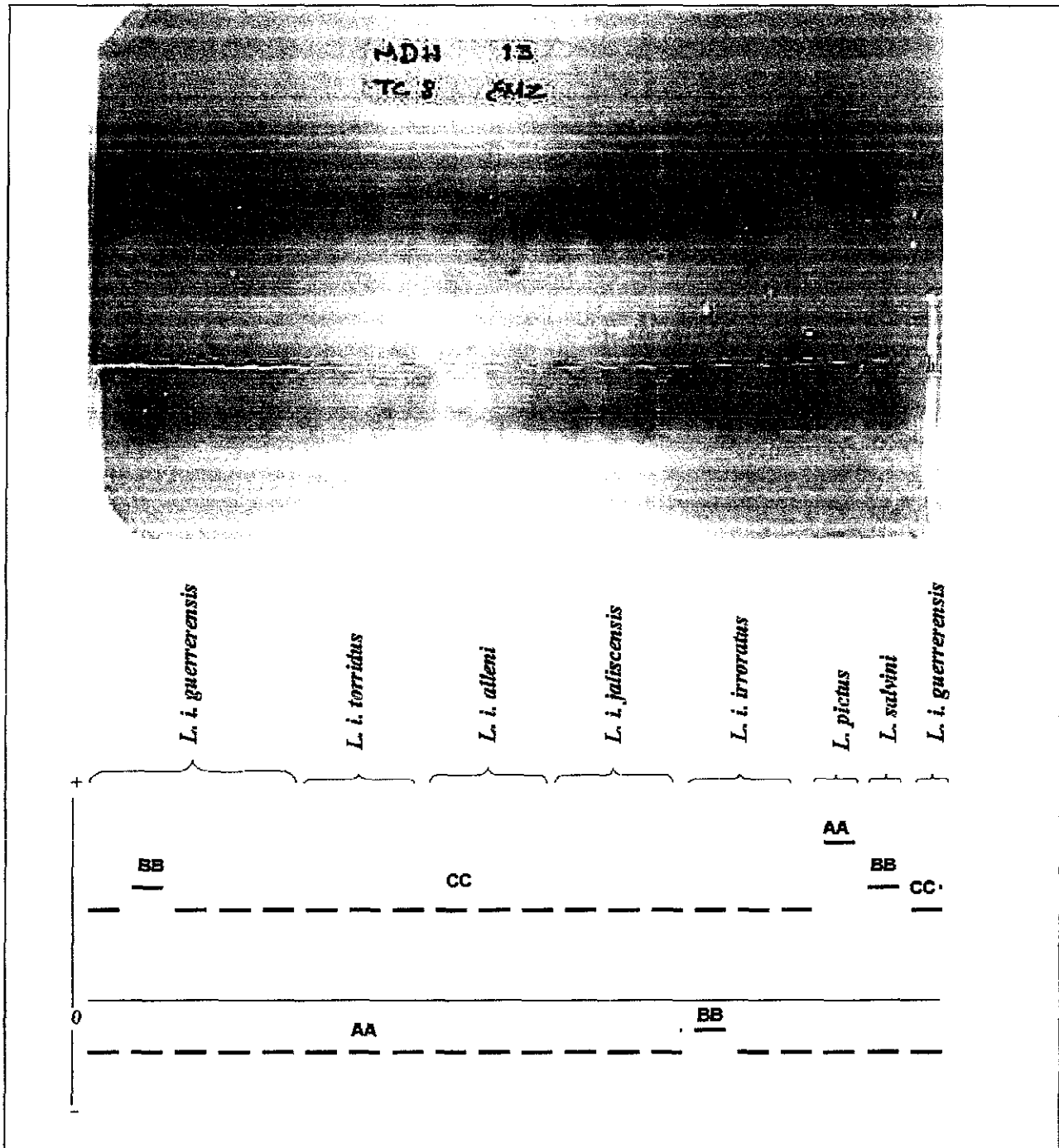


Figura 8. Variación de la enzima Malato Deshidrogenasa (MDH) en muestras de corazón y riñón de *Liomys irroratus*, *Liomys pictus* y *Liomys salvini*. Los números corresponden a los carriles en el gel. En la parte superior se muestra la fotografía del gel y en la inferior el zimograma. Las letras indican los genotipos de los individuos. Los símbolos + y - se refieren a los polos positivo y negativo, respectivamente, de la corriente eléctrica.

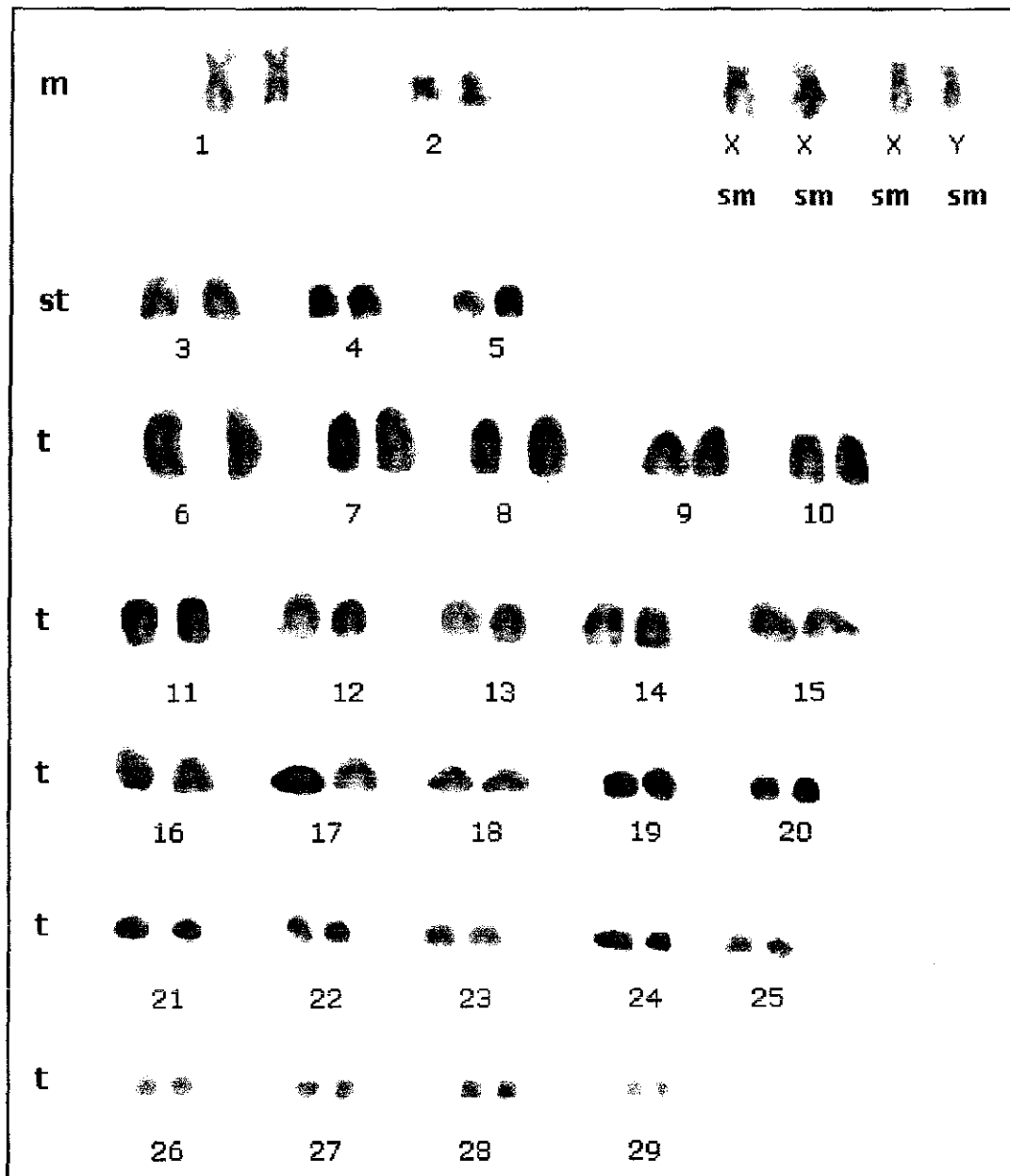


Figura 9. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus alleni* (♀-CNMA-40876, ♂-CNMA-40875), de 1 km SW San Agustín, Municipio Españita, Tlaxcala. 2,246 m. Las letras indican la morfología del cromosoma: m=metacéntrico, sm=submetacéntricos, st=subtelocéntricos, t=telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

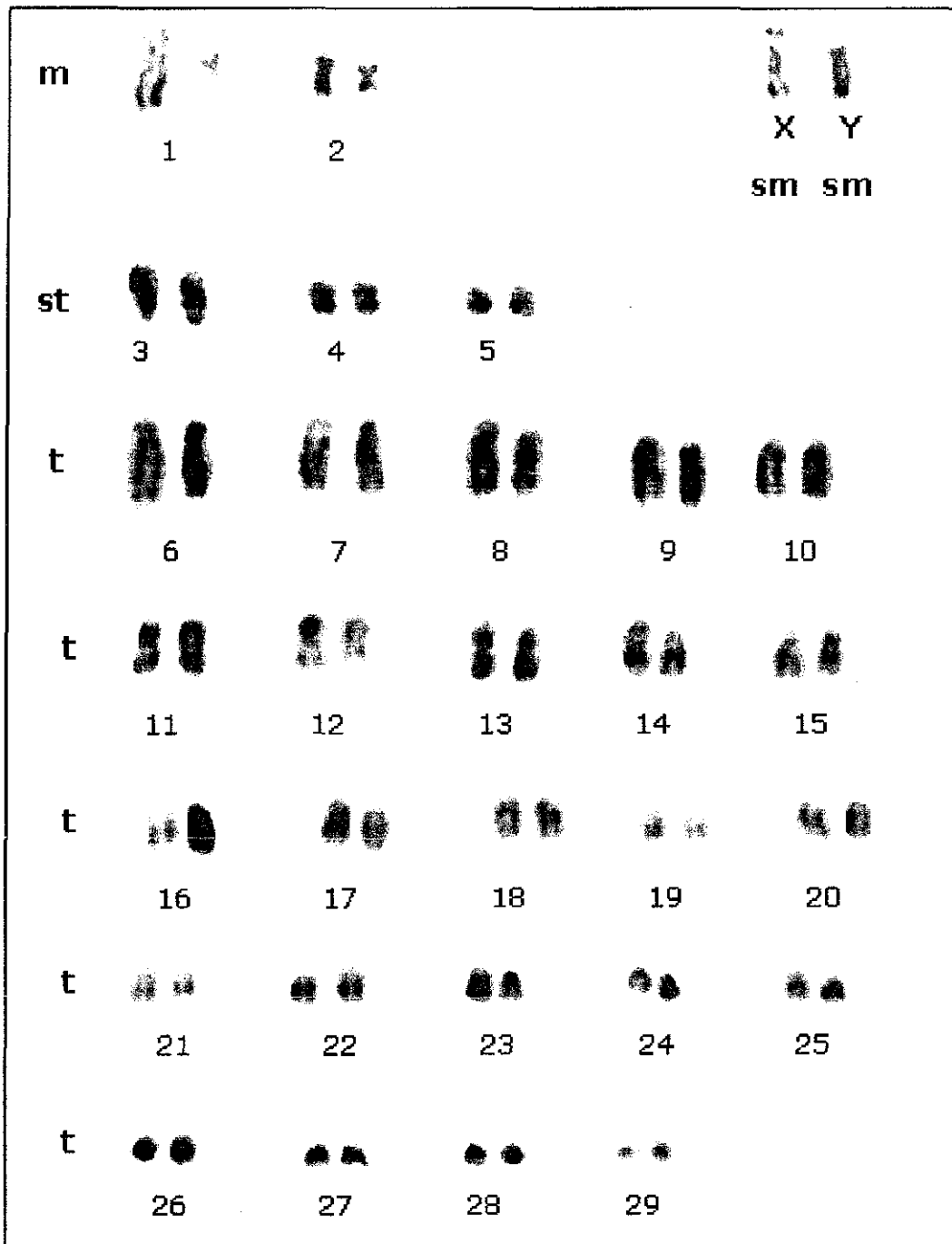


Figura 10. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus alleni* (♂-CNMA-40875) de 12 km Conejos, Municipio Tula de Allende, Hidalgo. 2,246 m. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtelocéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

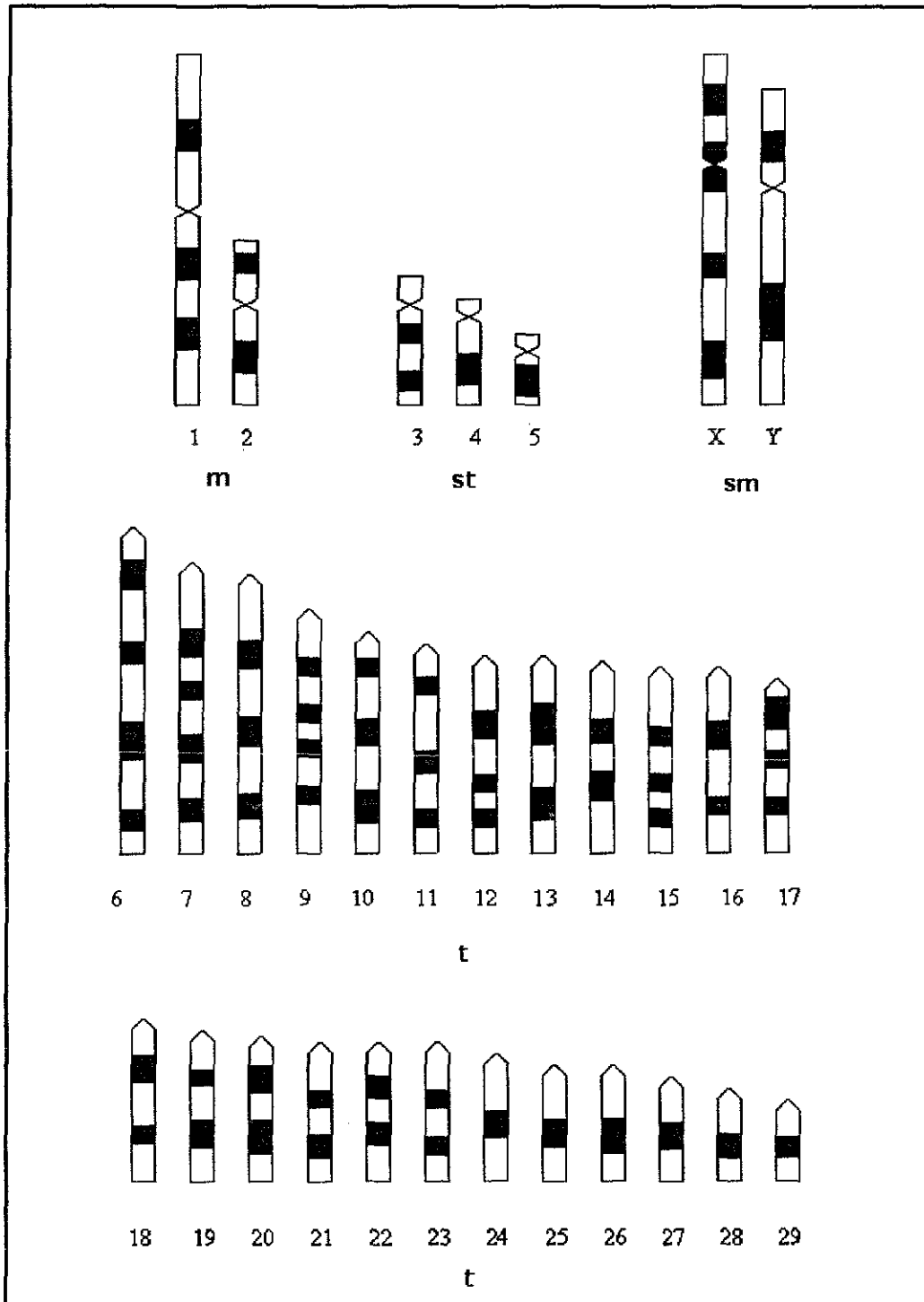


Figura 11. Idiograma de *Liomys irroratus alleni*. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subteloacéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

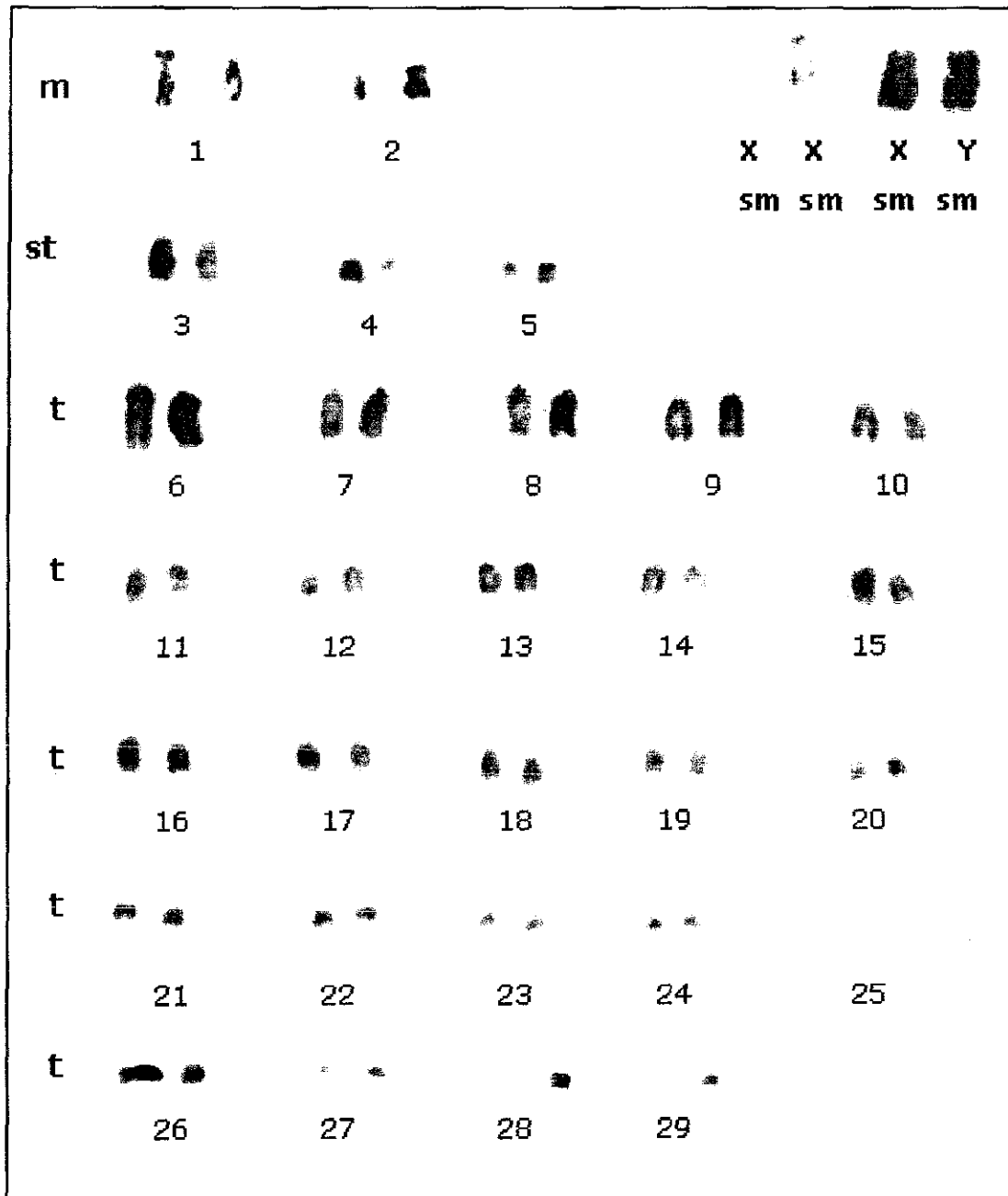


Figura 12. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus guerrerensis* (♀-CNMA-40060, ♂-CNMA-40227) de 1 km SW Omiltemi, Municipio Chilpancingo, Guerrero, 2366 m. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtelocéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

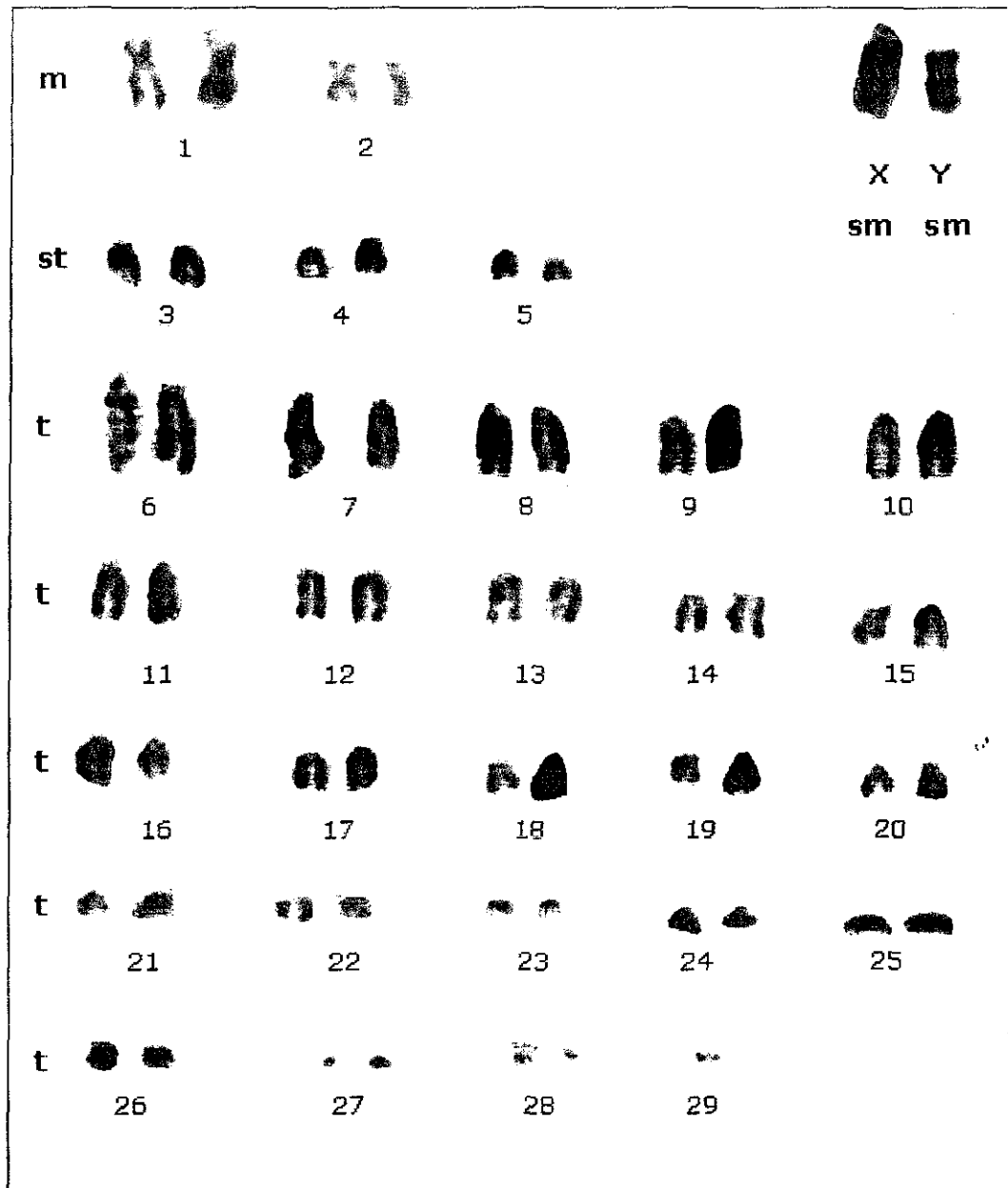


Figura 13. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus guerrerensis* (♂-CNMA-40057) de 1 km SW Omiltemi, Municipio Chilpancingo, Guerrero, 2366 m. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtelocéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

81

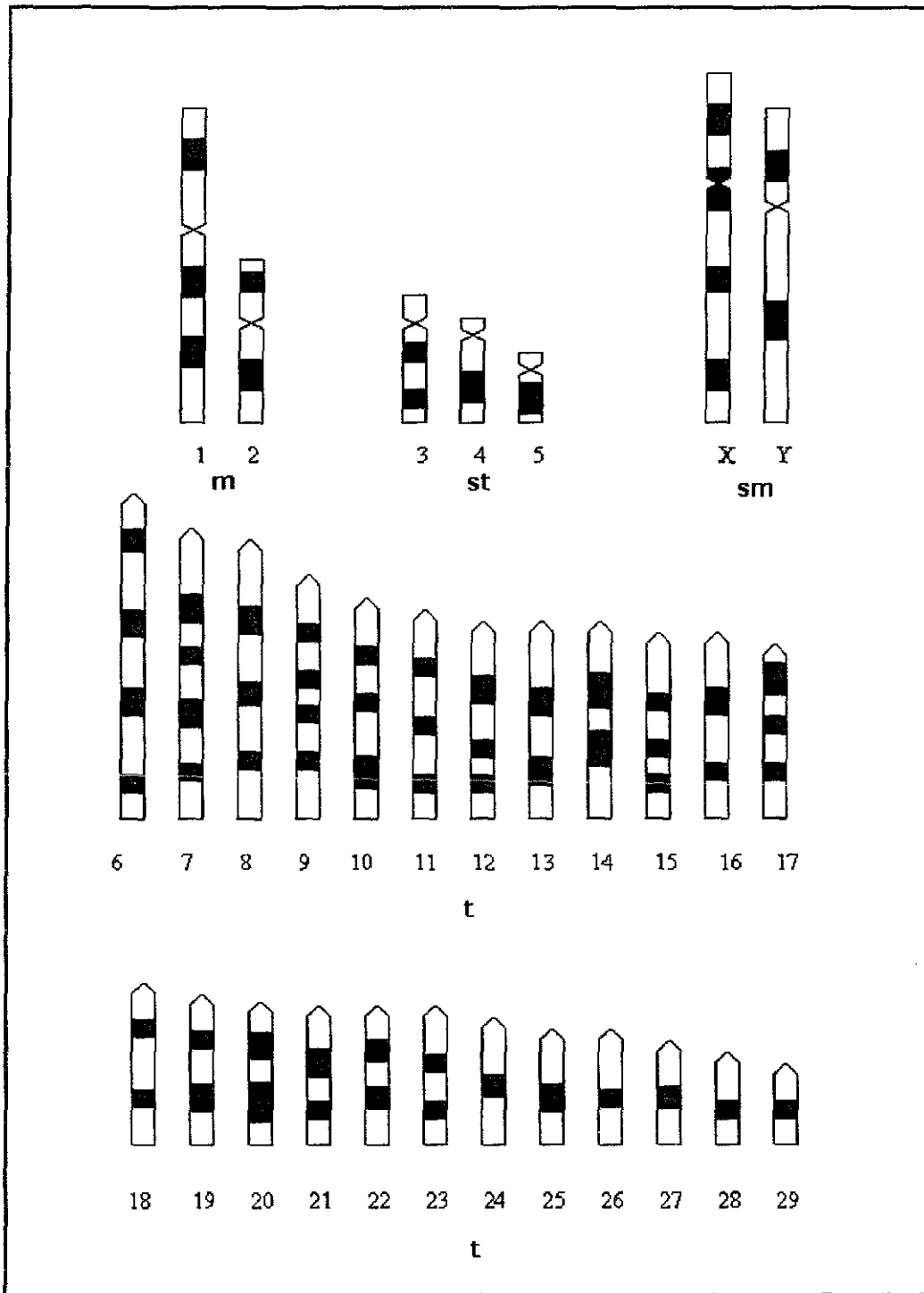


Figura 14. Idiograma de *Liomys irroratus guerrerensis*. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subteloacéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

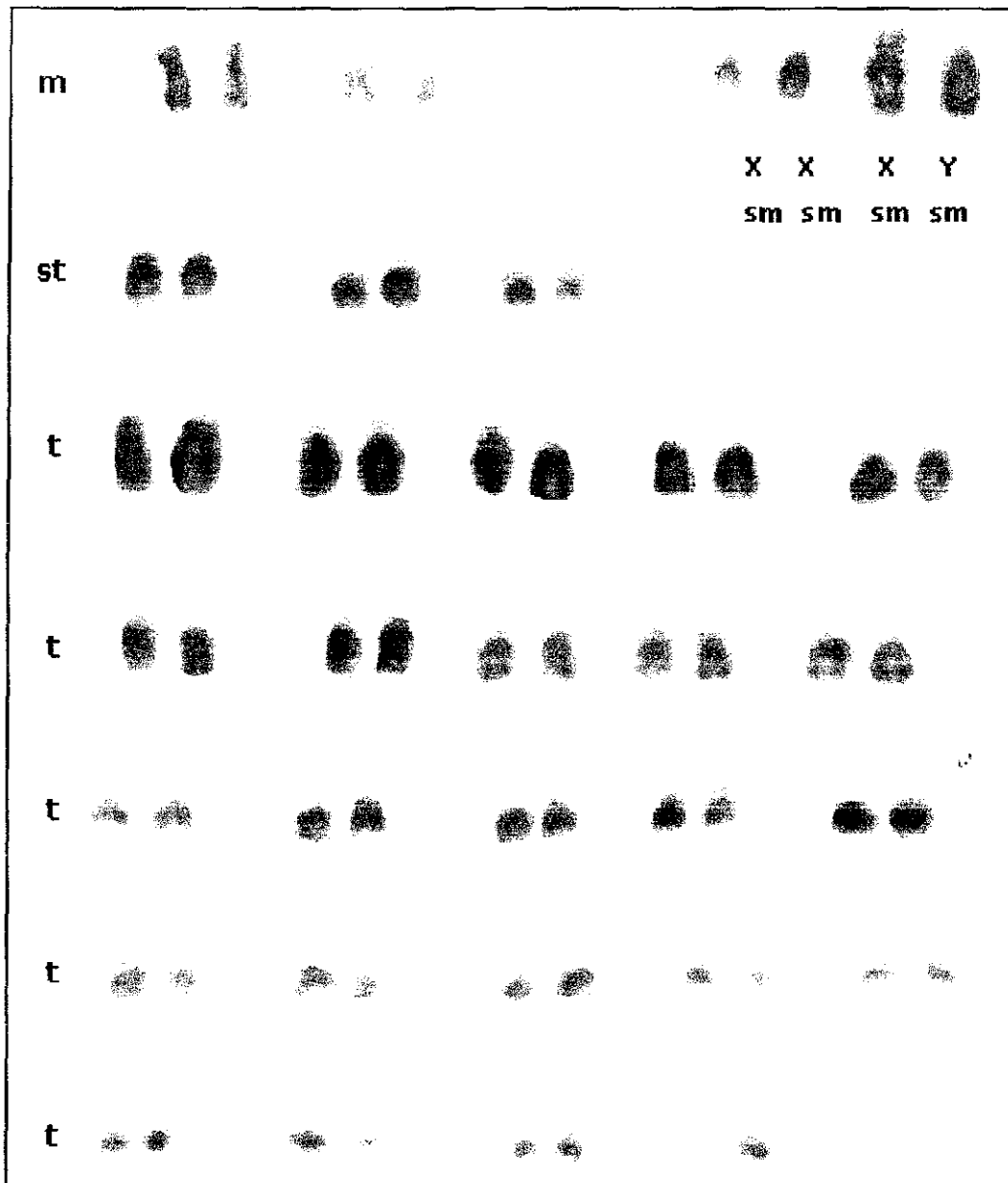


Figura 15. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus irroratus* (♀-CNMA-40887, ♂-CNMA-40880 M) de 3 km SW Tlacolula, Municipio Tlacolula, Oaxaca. 1628 m. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtlocéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

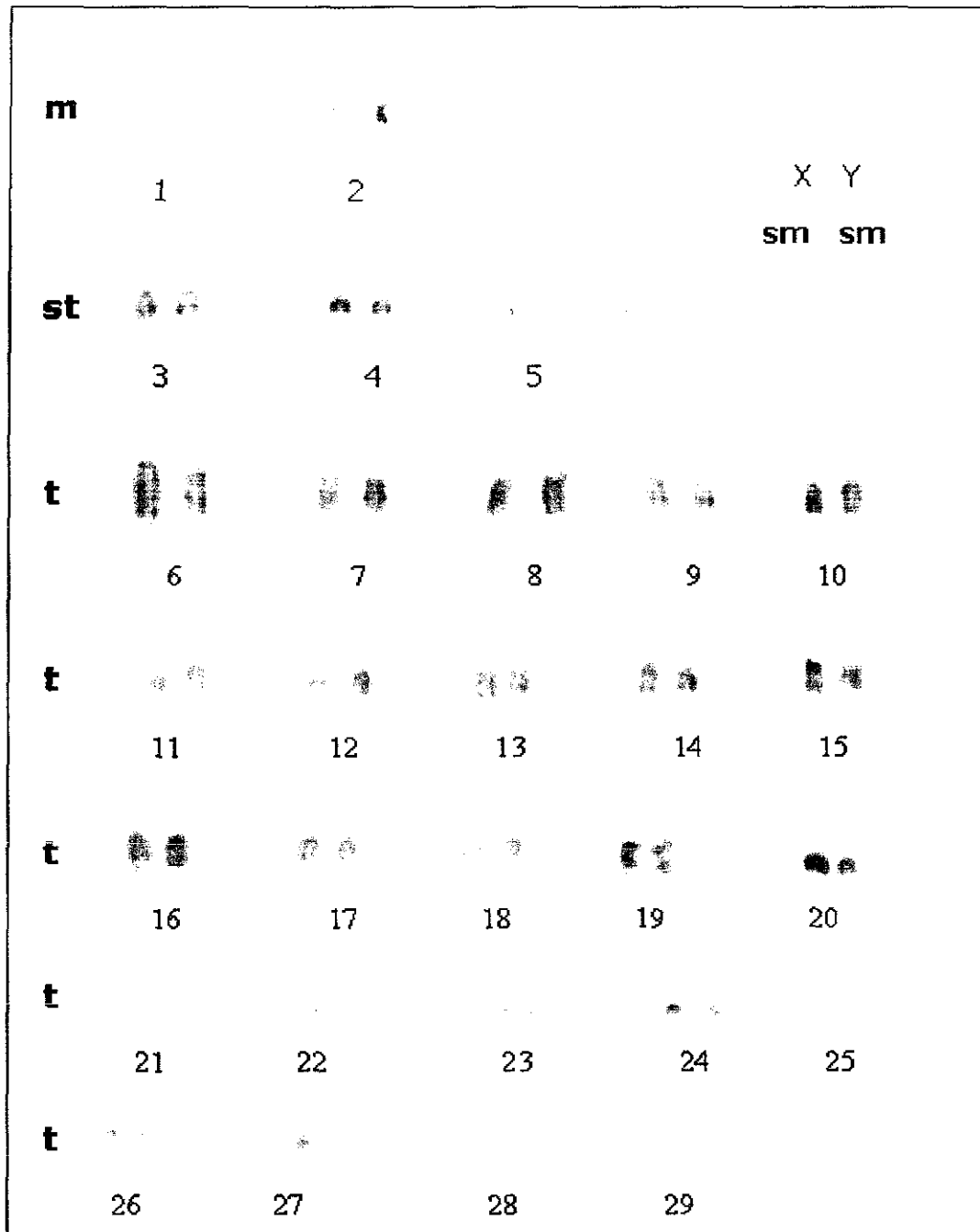


Figura 16. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus irroratus* (δ -CNMA-40500) de 3 km SW Tlacolula, Municipio Tlacolula, Oaxaca. 1628 m. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtelocéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

87

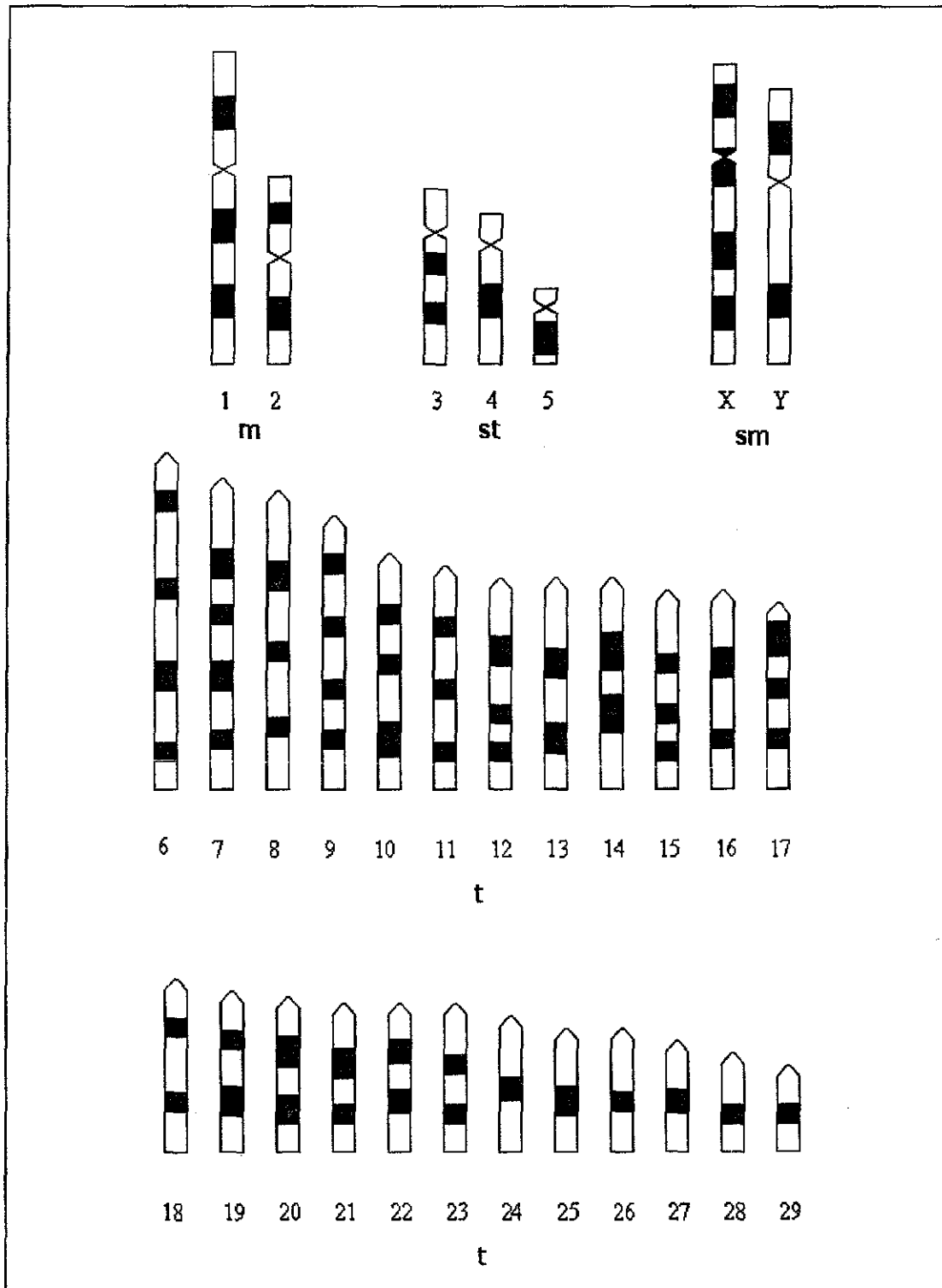


Figura 17. Idiograma de *Liomys irroratus irroratus*. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtelocéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

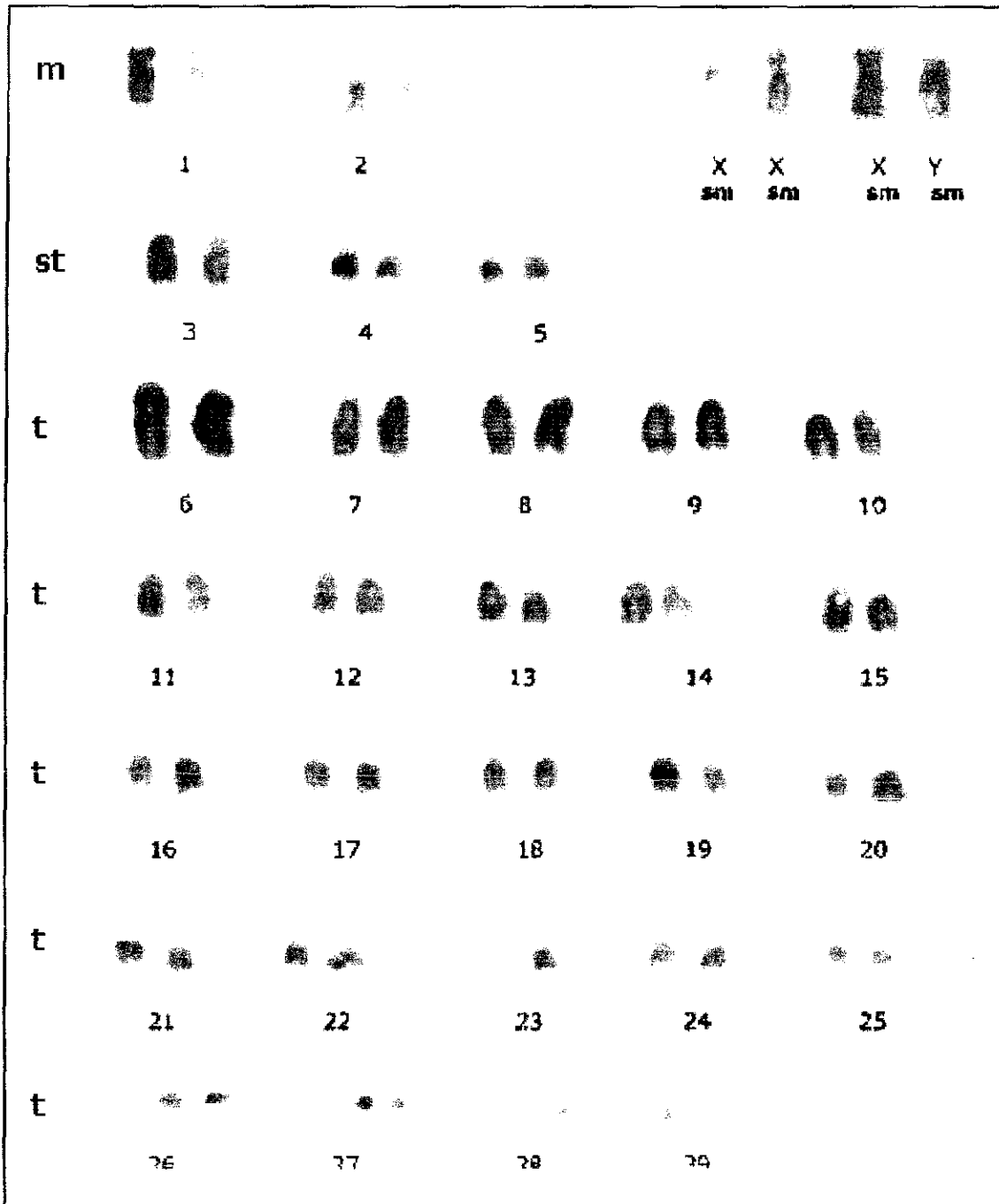


Figura 18. Cariotipo convencional de *Liomys irroratus torridus* (♀-CNMA-40912 H, ♂-40905) de 3 km NW Teotitlán del Camino, Oaxaca. 890 m. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtelo-céntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

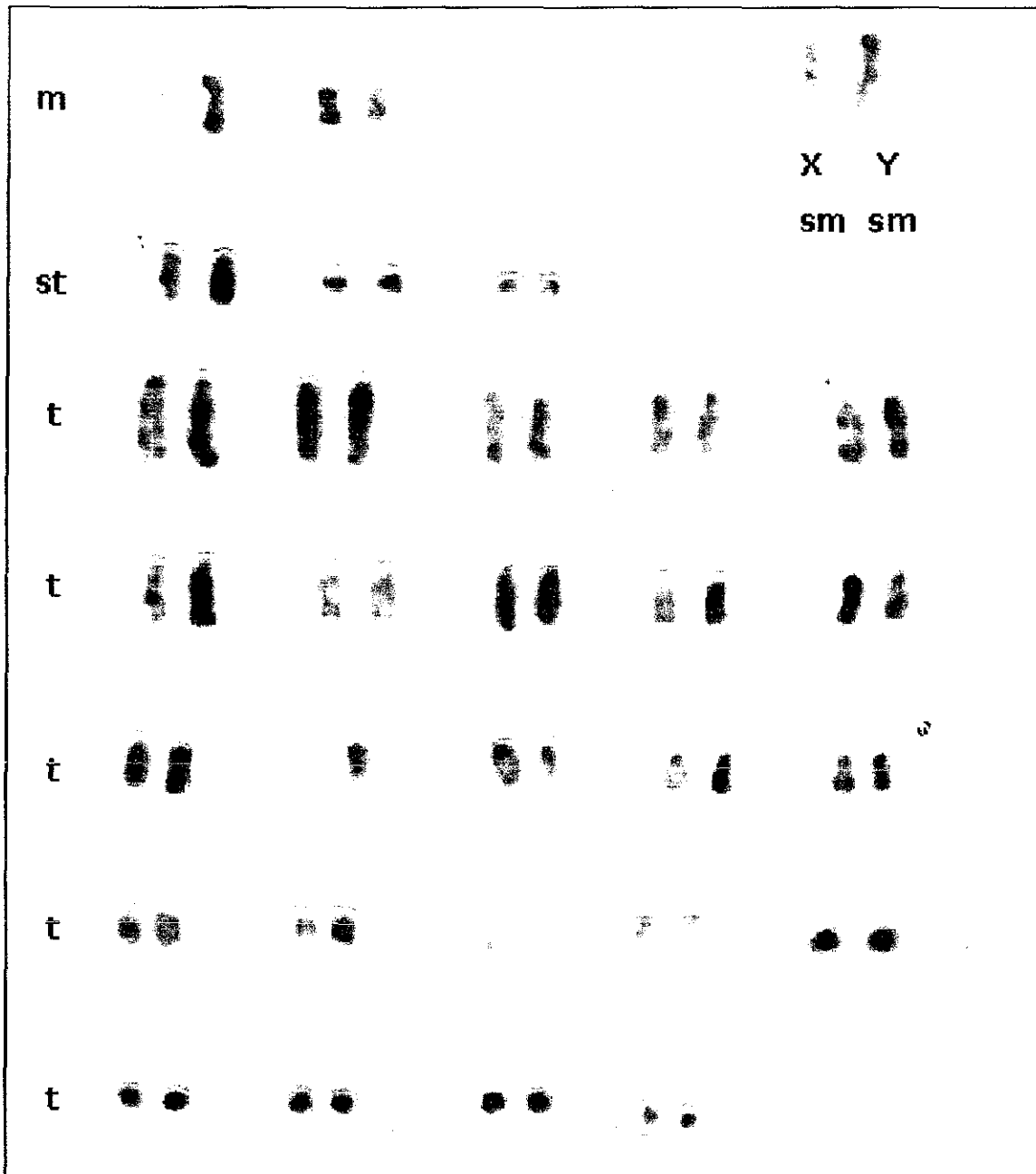


Figura 19. Bandas cromosómicas G de *Liomys irroratus torridus* (♀-CNMA-40912, ♂-CNMA-40905) de 3 km al NW Teotitlán del Camino, Oaxaca. 890 m. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subtelocéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

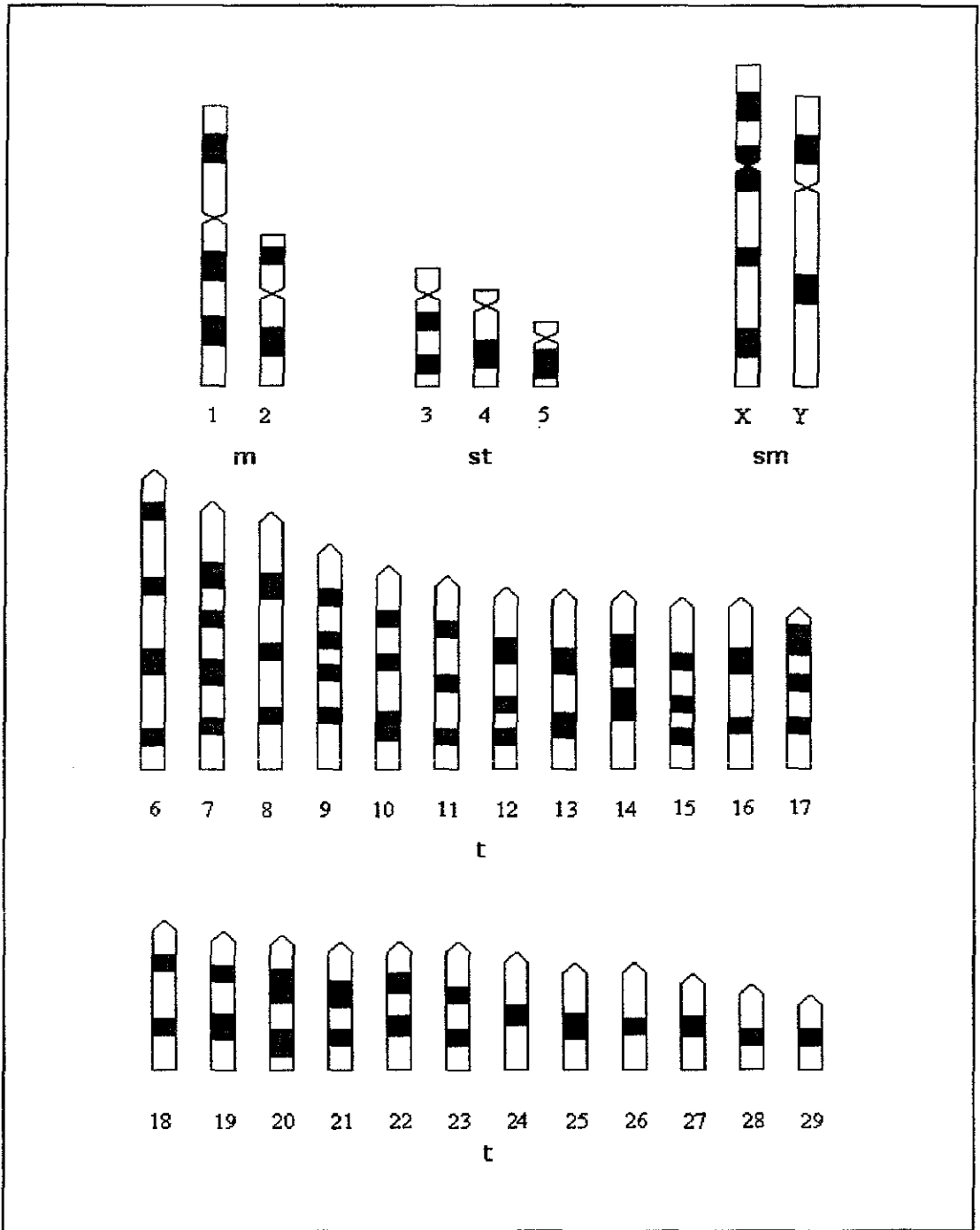


Figura 20. Idiograma de *Liomys irroratus torridus*. m=cromosomas metacéntricos, sm=cromosomas submetacéntricos, st=cromosomas subteloacéntricos, t=cromosomas telocéntricos, X,Y=cromosomas sexuales.

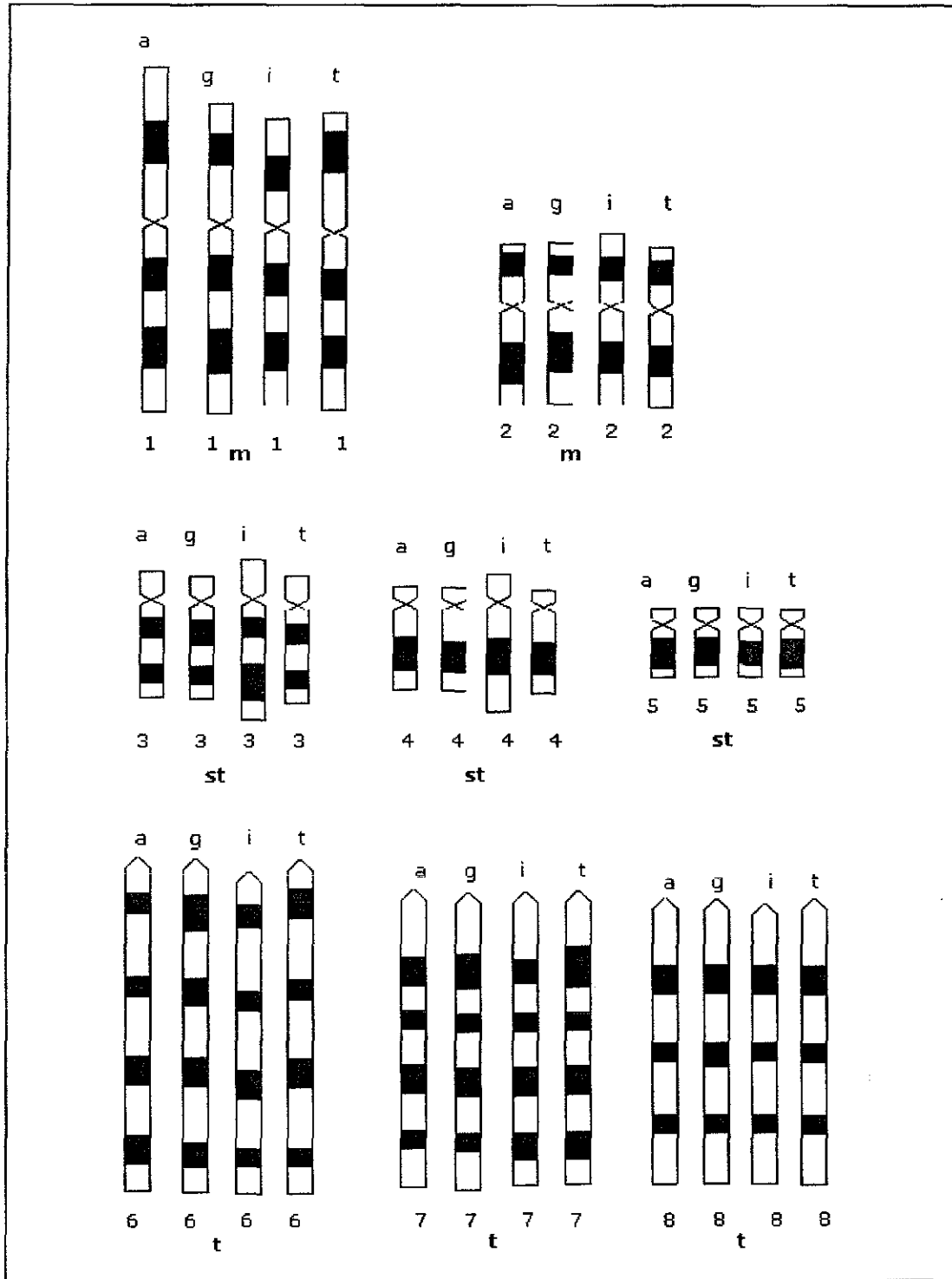


Figura 21. Comparación de bandas cromosómicas G entre cuatro subespecies de *Liomys irroratus*: a=*L. i. alleni*, g=*L. i. guerrerensis*, i=*L. i. irroratus*, t=*L. i. torridus*

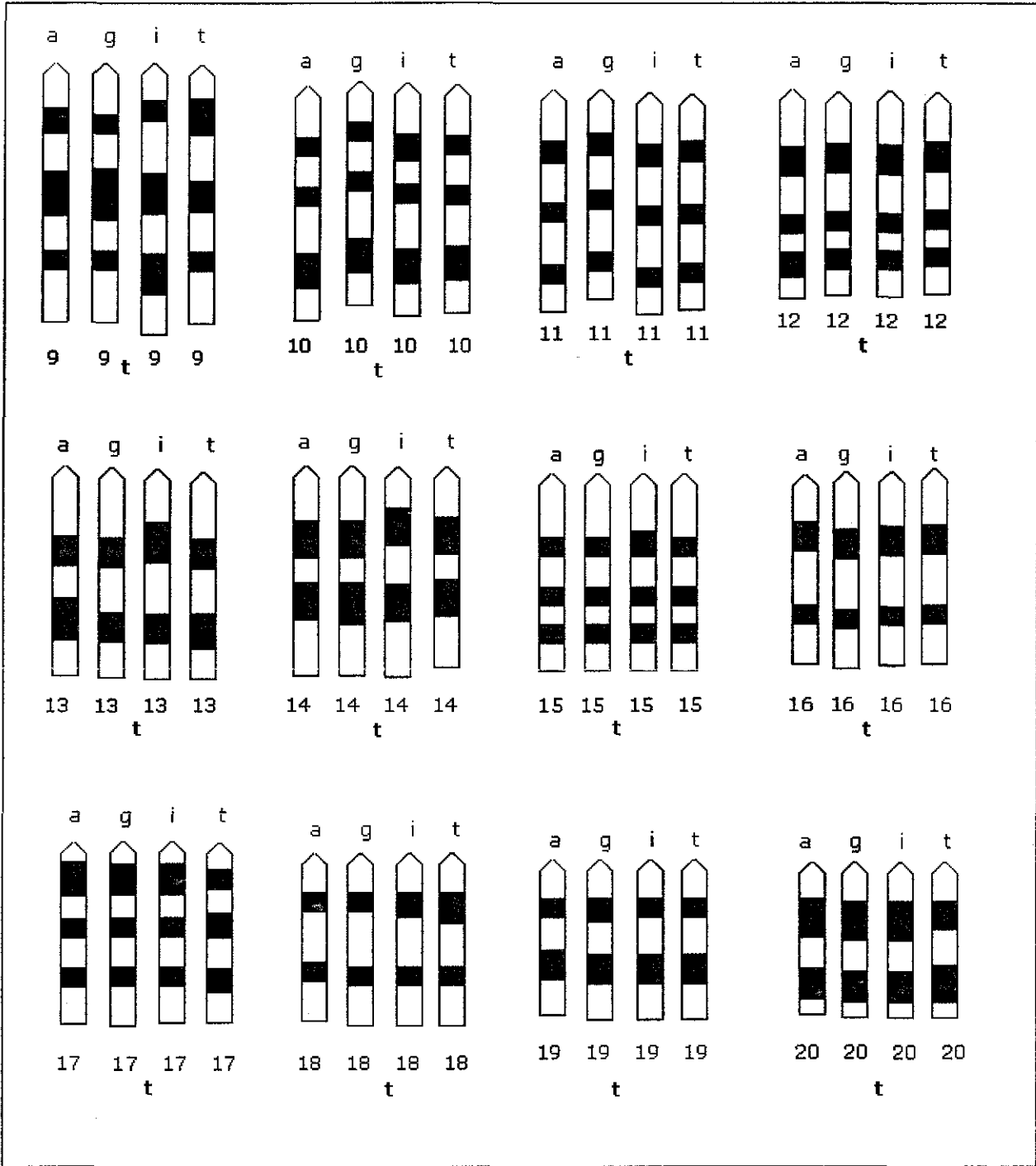


Figura 21. Continuación.

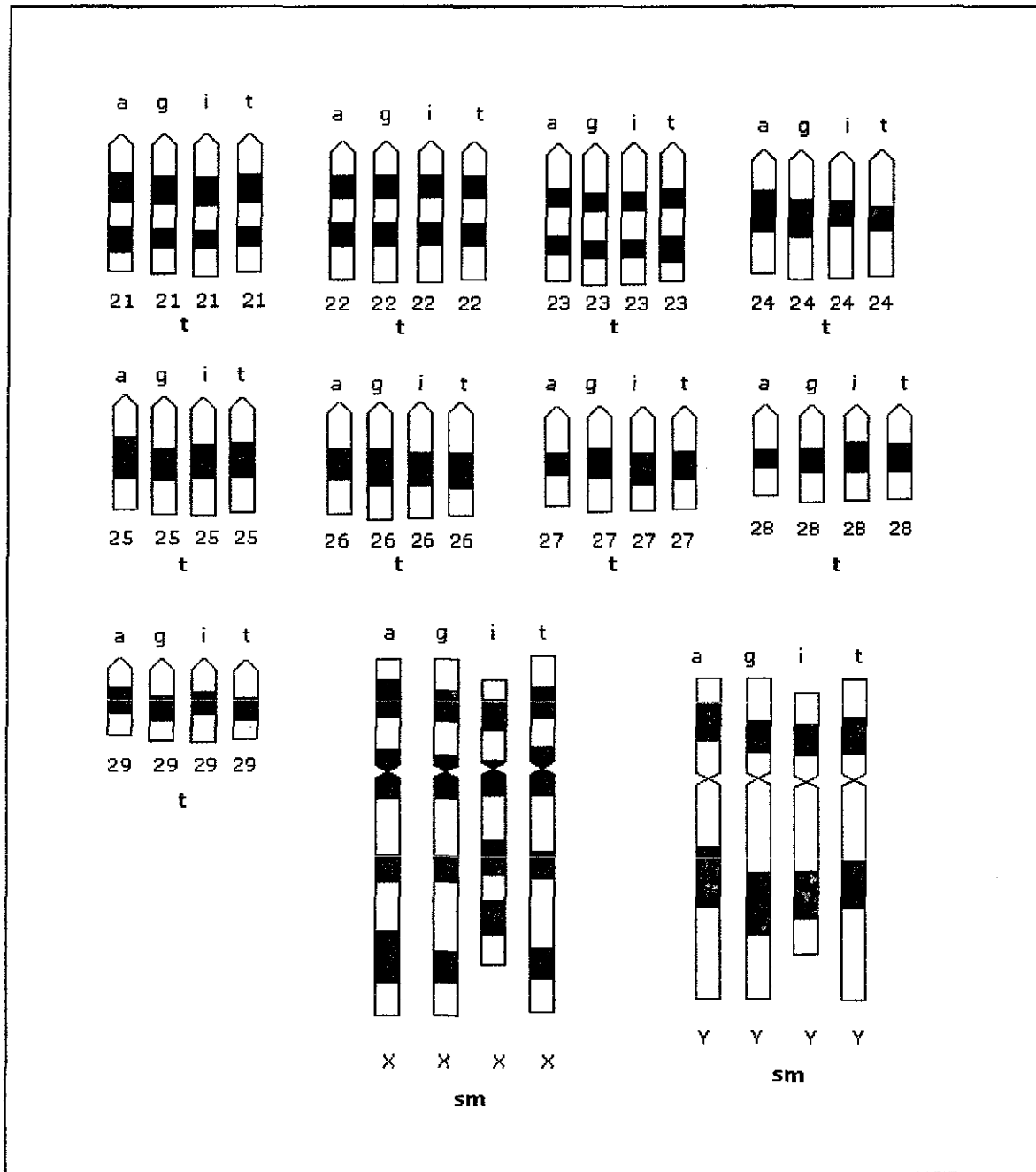


Figura 21. Continuación.

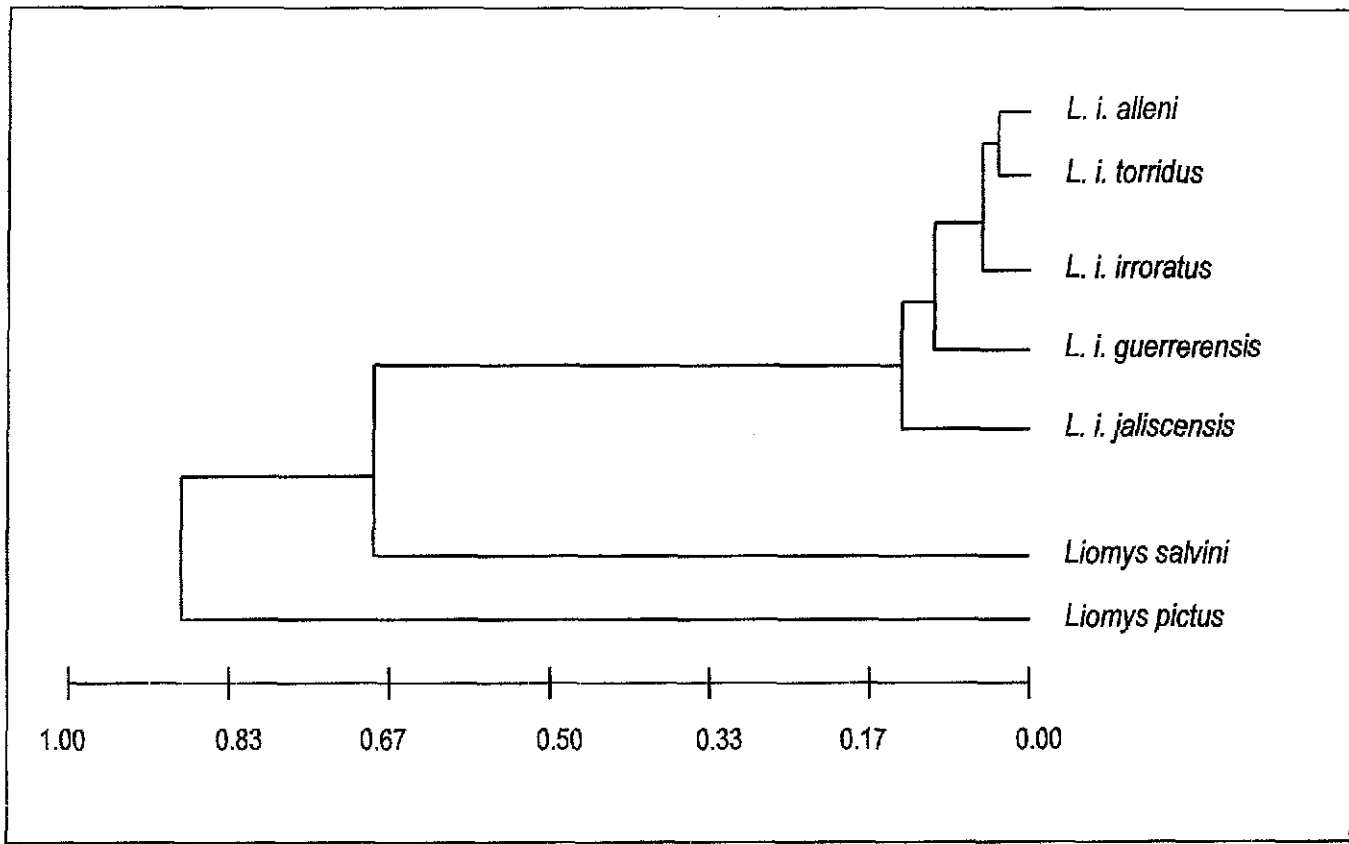


Figura 22. Fenograma de distancias genéticas entre cinco subespecies de *Liomys irroratus*, utilizando como grupos externos a *Liomys pictus* y *Liomys salvini*, elaborado con el índice de Nei (1978), por el análisis de agrupamiento UPGMA. El coeficiente de correlación cofenética fue de 0.993.

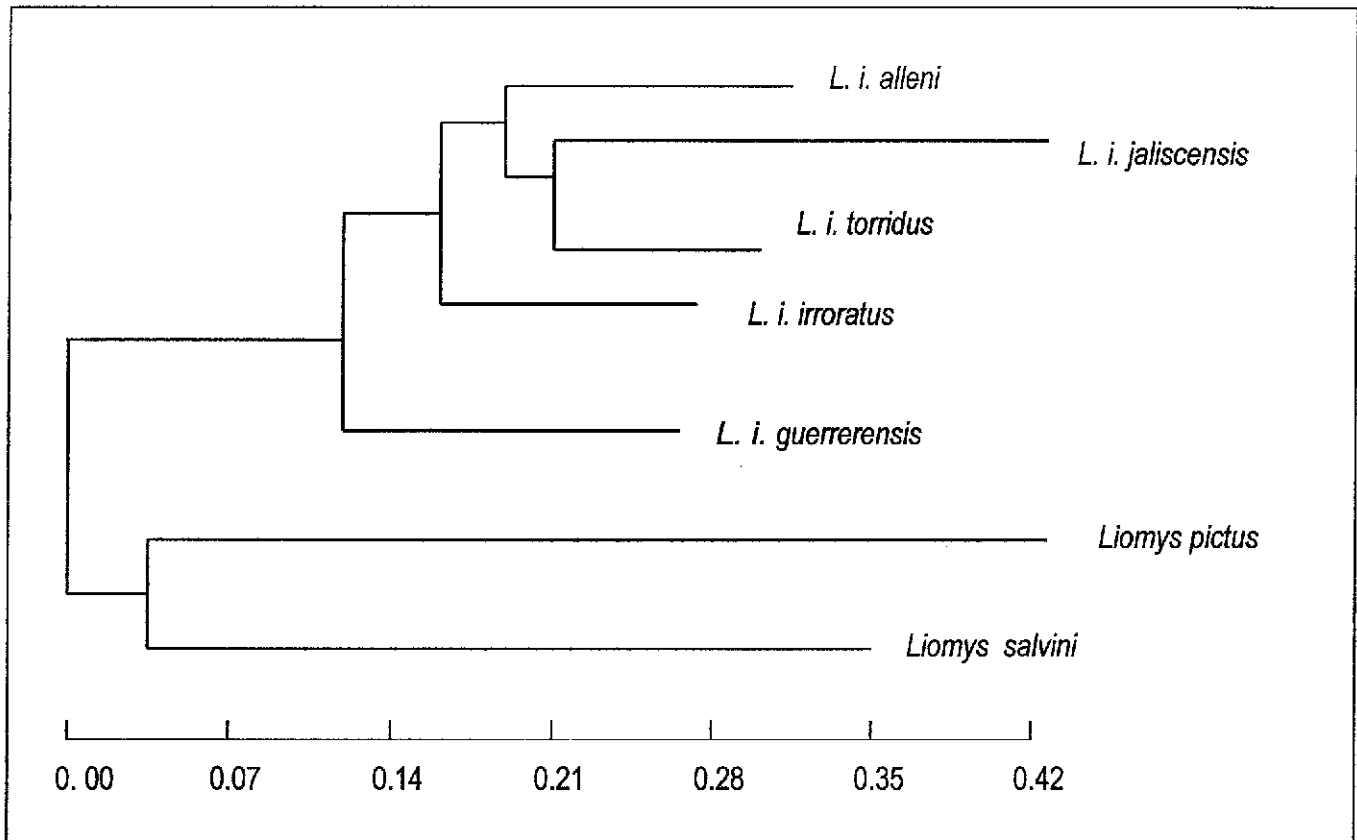


Figura 23. Fenograma de distancias genéticas entre cinco subespecies de *Liomys irroratus*, utilizando como grupos externos a *Liomys pictus* y *Liomys salvini*, construido por el procedimiento de Wagner, elaborado con el índice de Cavalli-Sforza y Edwards (1967). La longitud del árbol fue de 1.26. El coeficiente de correlación cogenética fue de 0.978.