

A Dios por brindarnos a mi familia y a mí
la oportunidad de permanecer juntos.

A mis padres (q.e.p.d.) porque me
enseñaron a no rendirme, especialmente
en los momentos difíciles de la vida.

A mis tres mujeres: Carmen, Citlali y
Xóchitl por su paciencia.

A mis hermanos: Lalo y Carmina.

A toda mi familia, especialmente a mi tía Irene.



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.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco infinitamente al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca por dirigir el presente trabajo, asimismo por la paciencia, orientación y apoyo que me brindó desde que inicié las asignaturas del presente plan de estudios, especialmente en los momentos difíciles por los que pasé. Adrián gracias por tu amistad y confianza, estoy en deuda contigo.

A los siguientes investigadores quienes fungieron como sinodales del presente trabajo e hicieron acertadas observaciones para el mejoramiento del mismo: Dr. Oscar A. Flores Villela, Dr. Manuel A. Balcázar Lara, Dr. Gerardo Pérez Ponce de León, M. en C. David N. Espinosa Organista, Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz y Dr. Aurelio Ramírez Bautista.

A las distintas autoridades de la Benémerita Universidad Autónoma de Puebla por haberme incluido en el programa de superación académica de la institución, particularmente a los Biólogos Hugo H. Mejía Madrid y Gonzalo Yanes Gómez quienes en sus respectivos periodos como directores de la Escuela de Biología me brindaron todo su apoyo. Un agradecimiento especial merece el Dr. Rafael Campos Enriquez, director de la Academia para el Avance de la Educación, por todo el apoyo y confianza que me brindó durante los momentos difíciles que pasé en la etapa final del presente trabajo, Usted lo sabe Dr. Campos.

Expreso mi gratitud a los doctores John E. Simmons y Helio R. da Silva de la University of Kansas Natural History Museum por el préstamo de ejemplares de *H. eximia*. También agradezco al Dr. Victor Hugo Reynoso Rosales curador de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM por permitirme revisar ejemplares de dicha institución, además por proporcionarme al programa de cómputo sound edit así como por enseñarme el manejo del mismo para analizar los cantos.

Quiero destacar mi agradecimiento al Dr. Hobart Smith por enviarme literatura sobre *H. arboricola*.

Al Biól. Luis Canseco Márquez por la realización de los dibujos correspondientes a las figuras 5 y 6, así como por sus comentarios sobre las fórmulas interdigitales. Al Biól. Edmundo Pérez Ramos por su ayuda en la recolecta de ejemplares en diferentes salidas al campo.

A Gabriel Téllez Torres por su ayuda en el "escaneo" y manejo de las imágenes.

A todo el personal del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Finalmente, a Carmen por brindarme ánimo, fortaleza y su amor en todo momento.

ÍNDICE

RESUMEN	i
INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES	6
Sistemática del grupo <i>H. eximia</i>	7
Características de <i>Hyla eximia</i>	8
Problemática	9
OBJETIVO	11
METODOS	12
1) Ejemplares examinados	12
1.1) Museos y colecciones biológicas	12
1.2) Recolectas	12
2) Caracteres examinados y medición	13
2.1) Morfología externa	13
2.1.1) Morfometría	13
2.1.2) Caracteres cualitativos	16
2.2) Osteología	17
2.3) Cantos nupciales	18
RESULTADOS	20
1) Análisis morfométrico	20
2) Morfología externa	22
Membrana interdigital	22
Excrecencia nupcial	23
Patrón de coloración	23
Saco vocal	25
3) Osteología	26
4) Cantos nupciales	26
DISCUSION	29
Resurrección de <i>Hyla arboricola</i>	32

Variación en <i>Hyla arboricola</i> -----	34
Variación geográfica en <i>Hyla eximia</i> -----	38
Comentario sobre el grupo <i>H. eximia</i> -----	40
CONCLUSIONES -----	43
LITERATURA CITADA -----	44
ANEXO I -----	49

RESUMEN

Hyla eximia es una especie de amplia distribución geográfica que exhibe una gran variabilidad en tamaño, proporciones corporales, patrón de coloración y parámetros del canto nupcial, lo cual ha generado dudas respecto al estado taxonómico de algunas de sus poblaciones. De hecho, algunos investigadores han sugerido que *H. eximia* puede ser un complejo multiespecífico. En este trabajo se evaluó la variación geográfica de diversos caracteres morfométricos (por medio de componentes principales) y cualitativos, principalmente el patrón de coloración. También se realizó un análisis osteológico y del canto nupcial. El estudio de morfometría y morfología se basó en 204 machos adultos provenientes de localidades en varios estados de la República Mexicana: Chihuahua (Chih.), Durango (Dgo.), San Luis Potosí (S.L.P.), Aguascalientes (Ags.), Querétaro (Qro.), Jalisco (Jal.), Michoacán (Mich.), Estado de México (Edo. de Méx.), Puebla (Pue.), Hidalgo (Hgo.), Guerrero (Gro.) y Nayarit (Nay.). Los resultados del análisis de componentes principales indican que las poblaciones no se pueden separar morfométricamente. La osteología tampoco reveló diferencias significativas. En el patrón de coloración solamente hubo diferencias significativas entre la población de Nayarit y las poblaciones restantes. Sin embargo, algunos caracteres de la morfología externa como la excrecencia nupcial, la coloración del saco vocal y la extensión de la membrana interdigital de las extremidades posteriores permiten separar a los machos de la población de Omiltemi, Gro., de las demás poblaciones. Por otra parte, el canto nupcial de los machos la población de Omiltemi es apreciablemente diferente de los cantos de machos de otras poblaciones. Tomando en cuenta el concepto de especie filogenética, estos resultados indican que la población de Omiltemi corresponde a una especie distinta de *Hyla eximia*, en tanto que las restantes poblaciones evaluadas sí pertenecen a este taxón. La población de Omiltemi fue descrita originalmente como *H. arboricola* por Taylor en 1941, y después sinonimizada con *H. eximia* por Duellman en 1970. Con base en este trabajo, se considera a *H. arboricola* como especie válida y se rescata de la sinonimia de *H. eximia*.

INTRODUCCION

La biodiversidad constituye un tema de gran interés para el ser humano y, desde la antigüedad hasta nuestros días, se han realizado numerosas investigaciones sobre el mismo (May, 1992). La Sistemática se ha preocupado por distinguir las diversas formas vivientes así como de descubrir sus relaciones de parentesco; además, se encarga de elaborar la clasificación de los organismos de manera que se reflejen fielmente los patrones de parentesco descubiertos en ellos (Llorente-Bousquets, 1989).

Para la clasificación de la diversidad biológica, se ha tomado como base a la especie. Sin embargo, en las tres últimas décadas se ha suscitado una gran polémica que ha llevado a la formulación de diferentes conceptos de lo que es la especie.

Sin duda es importante resaltar que este es un aspecto medular en los estudios sobre la biodiversidad, ya que la primera pregunta que el investigador se plantea en estos estudios es ¿cuántas clases de organismos existen? La respuesta no es fácil de obtener; dependerá de la capacidad de observación del investigador, de la naturaleza de los organismos bajo estudio (porque existen poblaciones en la naturaleza que exhiben una gran variación en sus caracteres, que dificulta la delimitación de especies), y del concepto de especie que seleccione.

No se pretende aquí hacer una revisión histórica del desarrollo del concepto de especie, ni de discutir el concepto en sí mismo, sino de indicar únicamente las características más notorias de los conceptos de especie más empleados hasta el momento

La sistemática y la biología evolutiva han realizado numerosos intentos para lograr un consenso en relación a la formulación de un concepto de especie universalmente aceptado por los biólogos; sin embargo, estos intentos no han

fructificado y, de acuerdo con Dobzhansky (1976), el problema de la especie es el más antiguo en la biología. Por otra parte, Eldredge (1995) señala que ningún otro tema de la biología comparada ha provocado opiniones tan dispares como éste. Durante el siglo anterior, los biólogos realizaron esfuerzos para establecer los criterios adecuados para la delimitación de la especie, desarrollando varias concepciones sobre la misma. Entre los conceptos de especie más empleados destacan: a) especie biológica (Mayr, 1942, 1969); b) especie evolutiva (Simpson, 1961; Wiley, 1981); y c) especie filogenética (Cracraft, 1983, entre otros). Se han desarrollado otros conceptos de especie recientemente sin lograr numerosos adeptos, tales como el concepto de especie por cohesión (Templeton, 1981), el sistema de reconocimiento específico de pareja (en inglés specific-mate recognition system o SMRS) de Paterson (1985) y el de especie cladista (Ridley, 1989), por lo que en lo sucesivo no se hará referencia a estos últimos.

El concepto de especie biológica apareció a principios de los años cuarenta, cuando la biología estaba fuertemente permeada con el pensamiento neodarwinista, por lo que tuvo gran aceptación y se mantuvo como dominante hasta el inicio de la década de los ochenta, a pesar del surgimiento del concepto de especie evolutiva al inicio de la década de los sesentas (Ridley, 1993). En la actualidad los conceptos de especie evolutiva y especie filogenética son los más usados en sistemática (Rojas, 1992).

El concepto de especie biológica ha mostrado diversas inconsistencias, entre las cuales se puede señalar que su aplicación se restringe sólo a los organismos con reproducción sexual, que define a las unidades de manera subjetiva (ya que no se sabe con certeza la existencia real de flujo génico entre las poblaciones), y que sólo puede aplicarse en un nivel temporal y espacial determinado (Valencia-Avalos, 1991; Luna, 1994). Por ello, se ha abandonado el concepto de especie biológica y se han adoptado otros conceptos más sólidos e inclusivos y que son consistentes con los principios filogenéticos, como son los conceptos de especie evolutiva y especie filogenética, los cuales surgieron parcial o totalmente de la teoría cladística (Nixon y Wheeler, 1990) y

poseen numerosas ventajas, entre las que se pueden señalar las siguientes: incluyen a todas las entidades vivientes (Wiley, 1981) e identifican y diferencian los productos de la evolución (Nixon y Wheeler, 1990). Así, estos conceptos pueden utilizarse como base para la sistemática y estudios de variación geográfica, especiación, filogenia y biogeografía; al tener una base evolutiva, facilitan la reconstrucción de patrones históricos. Por otra parte, se evita tomar en cuenta de manera arbitraria factores como el entrecruzamiento, la morfología y la ecología (Luna, 1994).

El concepto de especie evolutiva (Wiley, 1981) no requiere diferencias morfológicas entre las especies, basta con que los linajes evolucionen independientemente (Frost y Hillis, 1990); sin embargo, este concepto no tiene un criterio operacional que permita identificar si las poblaciones actuales tienen su propia "trayectoria evolutiva separada" (Sites y Crandall, 1997). Por tal razón, desde el punto de vista práctico no es fácil su aplicación.

El concepto de especie filogenética (Cracraft, 1983), por definir a la especie como "la más pequeña agrupación diagnosticable de organismos dentro de la cual hay un patrón parental de ancestría y descendencia", ofreció una alternativa más precisa para el reconocimiento práctico de la especie basada en el linaje, por lo que fue ampliamente adoptada, amplificada y puesta en operación (Nixon y Wheeler, 1990). No obstante, el concepto de especie filogenética no ha escapado a la crítica, particularmente por el problema que puede surgir al no diferenciar adecuadamente la historia de los caracteres de la historia de las especies (Avise y Ball, 1990), además de no aclarar qué tan pequeña debe ser la agrupación de organismos en cuestión (Frost y Hillis, 1990).

Para superar el problema de la aplicación del concepto de la especie filogenética, Sites y Crandall (1997) han reunido y resumido algunos criterios operacionales propuestos en la literatura que permiten reconocer a esta especie de manera consistente con la teoría y la práctica cladista, es decir, teniendo como base al linaje.

Los criterios son los siguientes: 1) análisis de agregación de poblaciones (en inglés population aggregation analysis o PAA) de Davis y Nixon (1992), consistente en elaborar perfiles de los estados de carácter de los organismos de cada población. Cuando dos muestras son distintas en al menos un estado de carácter, esto es, cuando un estado está presente en una población y ausente en la otra, las poblaciones son candidatas a ser especies distintas; 2) concordancia de marcadores genéticos no ligados con marcadores genéticos no epistáticos (Avice y Ball, 1990). Aquí se sigue el razonamiento de que tales concordancias probablemente surgen cuando las poblaciones se han separado unas de otras por largos periodos de tiempo. Sites y Crandall (1997) sugieren que una evidencia más fuerte sería la concordancia entre genes nucleares mendelianos no ligados; y 3) cohesión de especie. Bajo esta perspectiva, la cohesión es vista como una concordancia no limitada al análisis de genes múltiples, sino que además se incluye información morfológica y ecológica para determinar la existencia de intercambio genético y demográfico. Este criterio se aplica como una prueba de la hipótesis nula de que todos los organismos bajo estudio representan un linaje evolutivo único. Si la hipótesis nula se acepta no hay evidencia para reconocer a más de una especie (Templeton, 1994). Para tomar una decisión en problemas de límites entre especies, basta que se cumpla cualquiera de los criterios arriba señalados para reconocer más de una especie en grupos problemáticos.

La aplicación del concepto filogenético de especie, principalmente cuando se realiza un examen detallado de especies politípicas "tradicionales" con poblaciones alopátricas, removerá muchas "subespecies" al delimitar de manera clara clinas o secciones geográficas, "limpiando" así significativamente la taxonomía (Cracraft, 1983). Por ejemplo la serpiente *Nerodia sipedon* se fraccionó en tres especies: *N. sipedon*, *N. fasciata*, y *N. clarkii* (Lawson, 1987). Así, el uso de este concepto de especie incrementará el número de especies reconocidas particularmente en los grupos problemáticos.

En México, la rana arborícola *Hyla eximia* (Hylidae) tiene numerosas poblaciones alopátricas que muestran algunas diferencias entre ellas. Debido a que la geografía del país favorece el aislamiento de las poblaciones (Toledo y Ordóñez, 1998) resulta indispensable la revisión de este taxón. Por eso, en este trabajo se estudia la variación morfológica existente entre las poblaciones de *Hyla eximia* Baird para reevaluar su situación taxonómica, considerando para ello el concepto filogenético de especie. Los trabajos realizados hasta ahora con este taxón se han basado teóricamente en el concepto biológico de especie. El reconocimiento de nuevas especies, brinda la oportunidad de conocer los aspectos básicos de su biología, los cuales pueden ser de gran utilidad para planear su conservación.

ANTECEDENTES

El género *Hyla* es el que tiene mayor número de especies dentro de la familia Hylidae y tiene una distribución geográfica muy amplia, siendo prácticamente cosmopolita (Duellman y Trueb, 1986). Duellman (1970) reconoció 28 grupos de especies para dicho género en Estados Unidos, México y América Central, de los cuales 14 se distribuyen parcial o exclusivamente en México. En las siguientes tres décadas continuó el interés por los anfibios de esta región geográfica, lo que permitió un incremento en el número de especies reconocidas, debido a que se descubrieron nuevas especies en lugares pobremente estudiados con anterioridad y a que algunos taxones se dividieron en más de una especie, como ocurrió con *Hyla chaneque*, que se dividió en *H. chaneque* y *H. nephila* (Mendelson y Campbell, 1999). Como ejemplos de la primera situación, Caldwell (1974) describió tres nuevas especies para Oaxaca, Toal y Mendelson (1995) y Mendelson y Toal (1996) describieron dos nuevas especies para el mismo estado (en todos los casos las nuevas especies se integraron al grupo *H. bistincta*) y Mendelson y Campbell (1994) reconocieron dos nuevas especies del grupo *H. sumichrasti*, una para Puebla y la otra para Oaxaca.

A pesar de la abundante información generada en los últimos treinta años, la sistemática del género *Hyla* en México y América Central permaneció relativamente estable. Fue hasta el inicio del presente siglo que Duellman (2001), con la aplicación de la metodología cladística, realizó modificaciones profundas en la sistemática de los hílidos, debido a que reconoció sólo 17 grupos de especies para el género *Hyla* y adicionalmente modificó la composición de especies de muchos de ellos. De los nuevos grupos de especies reconocidos por Duellman, 12 tienen al menos una especie presente en México.

Sistemática del grupo *H. eximia*.

De los grupos reconocidos por Duellman (1970), algunos han permanecido relativamente estables, como es el caso del grupo *eximia*, no obstante la confusa historia que le ha precedido, pues en diversas ocasiones se le han agregado o retirado especies. Taylor (1938) reconoció seis especies como pertenecientes al grupo *Hyla eximia*: *H. regilla* Baird y Girard, *H. euphorbiacea* Günther, *H. eximia* Baird, *H. lafrentzi* Mertenz y Wolsterstorff, *H. cardenasi* Taylor e *H. wrightorum* Taylor. Más adelante, Maslin (1957) describió a *Hyla microeximia* y la incluyó en el grupo *Hyla eximia*, relacionándola estrechamente con *H. gracilipes*. Posteriormente, Duellman (1970) consideró al grupo *eximia* formado por siete especies: *H. squirella*, *H. regilla*, *H. cadaverina*, *H. euphorbiacea*, *H. walkeri*, *H. eximia* e *H. plicata*, y lo consideró definido por presentar una membrana palpebral clara y membrana interdigital vestigial (o ausente), tanto en las patas anteriores como en las posteriores. Hedges (1986) realizó un análisis electroforético de los hílidos holárticos y cambió de género a *H. cadaverina* e *H. regilla*, quedando como *Pseudacris cadaverina* y *P. regilla*, respectivamente. Por tal razón, el grupo *eximia* quedó reducido a cinco especies, una de las cuales no se distribuye en México. Así, el grupo quedó integrado por *H. squirella* (únicamente en Estados Unidos), *H. euphorbiacea*, *H. walkeri*, *H. eximia* e *H. plicata* (Flores-Villela, 1993).

Recientemente, Duellman (2001) realizó un cambio en la composición de las especies del grupo *eximia*: excluyó a *H. squirella* y agregó tres especies, por lo que el grupo quedó integrado por siete especies: *H. arenicolor*, *H. bocourti*, *H. euphorbiacea*, *H. eximia*, *H. plicata*, *H. walkeri* y *H. wrightorum*.

A pesar de estas modificaciones, el grupo *eximia* sigue siendo confuso y su número de especies incierto, debido a que no está suficientemente estudiado como los grupos *H. bistincta* e *H. sumichrasti* mencionados en párrafos anteriores. Es decir,

existe la sospecha que puede estar constituido por un mayor número de especies de las que actualmente se reconocen. En el caso particular de *Hyla eximia* Baird, 1854, se han encontrado indicios en el canto nupcial, la variación en tamaño y el patrón de coloración, principalmente, que sugieren que se puede tratar de un complejo multiespecífico (Blair, 1960; Duellman, 1970). Sin embargo, no se tienen resultados concluyentes hasta el momento.

Características de *Hyla eximia*.

Hyla eximia es una especie pequeña con piel dorsal lisa; alcanza un tamaño máximo de 37 mm de longitud hocico-cloaca (LHC). La cabeza es más estrecha que el cuerpo y su parte dorsal es apenas convexa. El hocico es moderadamente largo. La lengua es cordiforme y libre posteriormente en aproximadamente un cuarto de su longitud. Los brazos son moderadamente cortos y delgados. Las manos no tienen membrana interdigital. No posee membrana axilar. Las extremidades posteriores son cortas y moderadamente robustas. Los talones apenas se superponen cuando las extremidades se ponen en ángulo recto con respecto al cuerpo. En las extremidades posteriores, la membrana interdigital se extiende hasta dos tercios de la longitud de los dedos. Los dígitos terminan en discos bien desarrollados.

La coloración del dorso es verde brillante, con una franja dorsolateral o un arreglo lineal de motas de color café en cada lado en la mayoría de los especímenes. En la cabeza hay una línea lateral café oscuro, la cual inicia en el hocico y se extiende posteriormente por el nostrilo, el ojo y el tímpano, continuando por los costados hasta la ingle. Los muslos presentan barras transversas en la mayoría de los ejemplares.

Hyla eximia tiene una amplia distribución. El área en que se localiza comprende el Altiplano Central de México, abarcando los estados de Chihuahua, Durango, Nayarit, Zacatecas, Jalisco, San Luis Potosí, Hidalgo, Tamaulipas, Aguascalientes, Guanajuato,

Querétaro, México, Michoacán, Distrito Federal, Tlaxcala, Puebla, Veracruz, Morelos y Guerrero (Duellman, 1970).

Esta especie habita principalmente en bosques de pino y de pino-encino y pastizales con mezquites. Estos hábitats se encuentran en elevaciones que van desde los 900 hasta los 2900 msnm.

Problemática.

Sin duda, desde su descripción en 1854 por Baird, ha existido cierta incertidumbre sobre *Hyla eximia*, debido a que su localidad tipo se indicó de manera imprecisa ("Valley of Mexico"). No obstante, se ha inferido que la localidad tipo de *H. eximia* es el Distrito Federal (Duellman, 1970). Durante la primera mitad del siglo XX, al realizarse un mayor trabajo de recolecta principalmente por Taylor y Smith (Flores-Villela y Nieto, 1989), fue posible conocer la extensa distribución geográfica de este taxón, así como su gran variación en tamaño y otras características.

En efecto, *Hyla eximia* exhibe una gran variabilidad en tamaño y proporciones del cuerpo y extremidades (brazos y piernas), en el patrón de coloración (dorsal y de las extremidades) y en los parámetros del canto nupcial. Esto ha generado dudas respecto a su estado taxonómico, que se han reflejado en diversos trabajos.

Taylor (1938) consideró a *H. gracilipes* Cope como sinónimo de *H. eximia* Baird. Por otra parte, en la misma publicación realizó dos acciones relevantes: la primera consistió en reconocer cuatro variedades dentro de *H. eximia*, basándose en variación en el tamaño corporal, en el tamaño de los discos adhesivos, en la extensión de la membrana interdigital de las extremidades posteriores, la forma de la cabeza y la coloración dorsal. Sin embargo, Taylor consideró esas diferencias de poca importancia como para garantizar la ubicación de las poblaciones en categorías subespecíficas. La

segunda acción consistió en reconocer a *H. cardenasi* de Puebla e *H. wrightorum* de Arizona como distintas de *H. eximia*. La primera se caracterizó por carecer de las marcas distintivas en la cabeza y el cuerpo y por poseer un diámetro del tímpano mayor que la distancia interorbital, diámetro del ojo mayor o igual que la longitud del hocico, un hocico corto y grueso y una pigmentación densa en la garganta de la hembra. La segunda se distinguió por ser de tamaño grande, porque los talones se superponen uno o dos milímetros cuando las extremidades se colocan en ángulo recto al cuerpo y porque la mitad posterior de la orilla de la mandíbula inferior tiene pigmento oscuro. En 1941, Taylor describió a *H. arboricola* de los alrededores de Omiltemi, Guerrero, diferenciándola de *H. eximia* por tener una cabeza más ancha, la membrana de las patas más extendida y las extremidades sin marcas oscuras, y por carecer de una marca oscura bien definida a los lados de la cabeza. Maslin (1957), considerando el tamaño corporal de ciertas poblaciones de Jalisco, describió a *H. microeximia* como diferente de *H. eximia*, debido a que la primera alcanza 26 mm como máximo de longitud hocico-cloaca, que resulta inferior a la longitud promedio de la segunda que es de 29.5 mm. Además, el canto nupcial emitido por *H. microeximia* es diferente al de *H. eximia*.

Blair (1960) señaló la existencia de variación en los parámetros del canto de apareamiento de *Hyla eximia*, debido a que algunas poblaciones de Tlaxcala, Morelos, México y Jalisco emitían cantos lentos, mientras que distintas poblaciones de Michoacán producían cantos rápidos, por lo que sugirió que se podía tratar de dos especies morfológicamente crípticas.

Toda esta variabilidad fue valorada como intraespecífica por Duellman (1970), quien consideró que todos los taxones anteriores (*H. cardenasi*, *H. wrightorum*, *H. arboricola*, *H. microeximia*) eran sinónimos de *H. eximia*. No obstante, más adelante en el mismo trabajo reconoce la posibilidad de que el taxón *H. eximia* pudiera estar formado por más de una especie. Sullivan (1986) analizó el canto nupcial de la

población de Arizona en Estados Unidos y concluyó que era distinto al de *H. eximia*, por lo que reconoció a dicha población como *H. wrightorum*. Recientemente, un análisis de aloenzimas y ADN mitocondrial realizado por E. W. Gergus y T. Reeder confirmaron esa distinción, indicando que las poblaciones de Arizona y Sonora son distintas de las del centro de México (Edo. de México) (Tod Reeder, com. pers.).

Finalmente, los renacuajos de *Hyla eximia* han sido estudiados por Korky y Webb (1991), considerando poblaciones de Zacatecas, San Luis Potosí y Oaxaca. Dichos renacuajos muestran diferencias significativas en sus caracteres morfométricos, tales como longitud del cuerpo, longitud de la cola, altura de la cola, distancia interocular y distancia internasal. Duellman (1970) también indicó que hay variación en la pigmentación de la cola de los renacuajos.

Por lo antes expuesto, se pretende estudiar la variación geográfica entre las poblaciones asignadas a *H. eximia*, considerando el concepto de especie filogenética.

OBJETIVO

Reevaluar el estado taxonómico de las poblaciones asignadas a *Hyla eximia* Baird utilizando un análisis de morfología externa, osteología y cantos nupciales.

población de Arizona en Estados Unidos y concluyó que era distinto al de *H. eximia*, por lo que reconoció a dicha población como *H. wrightorum*. Recientemente, un análisis de aloenzimas y ADN mitocondrial realizado por E. W. Gergus y T. Reeder confirmaron esa distinción, indicando que las poblaciones de Arizona y Sonora son distintas de las del centro de México (Edo. de México) (Tod Reeder, com. pers.).

Finalmente, los renacuajos de *Hyla eximia* han sido estudiados por Korky y Webb (1991), considerando poblaciones de Zacatecas, San Luis Potosí y Oaxaca. Dichos renacuajos muestran diferencias significativas en sus caracteres morfométricos, tales como longitud del cuerpo, longitud de la cola, altura de la cola, distancia interocular y distancia internasal. Duellman (1970) también indicó que hay variación en la pigmentación de la cola de los renacuajos.

Por lo antes expuesto, se pretende estudiar la variación geográfica entre las poblaciones asignadas a *H. eximia*, considerando el concepto de especie filogenética.

OBJETIVO

Reevaluar el estado taxonómico de las poblaciones asignadas a *Hyla eximia* Baird utilizando un análisis de morfología externa, osteología y cantos nupciales.

METODOS

1) EJEMPLARES EXAMINADOS

Se analizaron 204 especímenes de diferentes poblaciones asignados a *Hyla eximia* los cuales procedieron de dos fuentes principales: a) museos y colecciones biológicas y b) trabajo de campo (recolectas).

1.1) Museos y colecciones biológicas

Los museos y colecciones biológicas consultadas fueron las siguientes: Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM (IBH), Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC), Escuela de Biología de la BUAP (EBUAP), University of Kansas Natural History Museum (KU) y Universidad Autónoma de Aguascalientes (UAA). Los ejemplares de estas colecciones provenían de los siguientes estados: Puebla, Chihuahua, Durango, Querétaro, Michoacán, Jalisco, Nayarit, Guerrero, Aguascalientes y México. Para una información más detallada sobre el número de ejemplares y localidades de procedencia, ver el anexo 1.

1.2) Recolectas

De julio a octubre de 1998 y de julio a septiembre de 1999 se realizaron diversas salidas de campo. Durante el primer año de trabajo se hicieron tres excursiones al campo de la siguiente manera: la primera salida tuvo una duración de 15 días y se visitaron las siguientes localidades: Presa Angeles, Hidalgo; Alvarez, San Luis Potosí; La Joya de Salas, Tamaulipas y Las Vigas, Veracruz. La segunda excursión también fue de 15 días a Aguascalientes, Aguascalientes; Compostela, Nayarit; y Jocotepec, Jalisco. La tercera salida fue de 3 días a Cuautlapan, Veracruz. En el segundo año se hicieron tres salidas; una a Pátzcuaro, Michoacán, con duración de 5 días; la segunda a Las Vigas y Cuautlapan, Veracruz, con 4 días de duración, y la tercera se efectuó a Omiltemi, Guerrero.

La recolecta de organismos fue principalmente nocturna, de las 19:30 a las 23:00 horas aproximadamente. Ocasionalmente se recolectaron ejemplares durante el día, al encontrarse algunas ranas activas. El esfuerzo de recolecta se concentró en cuerpos de agua superficiales (0.05-1 m de profundidad), de tamaño reducido (5-20 m de diámetro) y con pasto (fondo y alrededor). Aparentemente estos sitios son los lugares preferidos por las poblaciones de este taxón para la reproducción. La captura se realizó directamente con la mano. Las ranas fueron depositadas dentro de bolsas de plástico junto con la información de captura más importante, la cual consistió en el número de ejemplar, localidad, hábitat, microhábitat, actividad, fecha y hora.

Los ejemplares fueron sacrificados en el campo o en el laboratorio, siguiendo las técnicas de preservación más usuales de acuerdo con Pisani y Villa (1974). Los ejemplares recolectados procedentes de Michoacán, Hidalgo y San Luis Potosí se depositaron en el Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias. Los ejemplares de Puebla y Omiltemi, Guerrero, se depositaron tanto en la colección de la Escuela de Biología de la BUAP como en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (ver anexo 1).

2) Caracteres examinados y medición

2.1) Morfología externa

2.1.1) Morfometría

Se evaluaron 11 caracteres morfométricos en machos adultos de 11 muestras asignadas a *Hyla eximia*. El examen exclusivo de machos adultos fue debido a que en los museos y colecciones revisados, las hembras y los jóvenes eran escasos, y representaban aproximadamente el 5% del total de las muestras. En el caso de los ejemplares recolectados, un 95% de los mismos fueron machos. Cabe aclarar que los especímenes revisados en esta sección, ya sean procedentes de museos o recolectados, se encontraban en época de reproducción durante su captura, ya que los primeros presentaban bien desarrollado el saco vocal y los segundos estaban cantando.

Esta situación permitió eliminar la variación sexual y ontogenética, debido a que se compararon organismos que se encontraban en idéntica fase de su historia de vida (Wiley, 1981).

Los caracteres revisados se ilustran en la figura 1 y fueron los siguientes:

1) Longitud hocico-cloaca (LHC): Distancia de la punta del hocico al margen distal de la cloaca.

2) Longitud de la tibia (LT): Distancia comprendida entre las articulaciones de la tibia con el fémur y con el astrágalo y calcáneo. Esta medida se registró solamente en la pierna derecha de los ejemplares.

3) Longitud de la pata (LP): La distancia desde el extremo proximal de los tubérculos metatarsales hasta la punta del tercer dígito.

4) Longitud de la cabeza (LC): Distancia de la punta del hocico al margen posterior de la membrana timpánica.

5) Anchura de la cabeza (AC): Distancia de lado a lado de la cabeza, medida al nivel de la región postorbital, donde se aprecia la máxima anchura.

6) Distancia del ojo al tímpano (DOT): Distancia comprendida del margen posterior del ojo al margen anterior del tímpano. La medida fue tomada en el lado derecho de cada ejemplar.

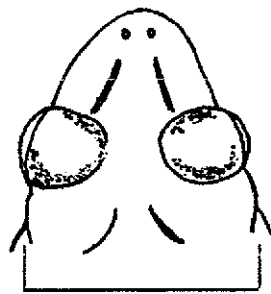
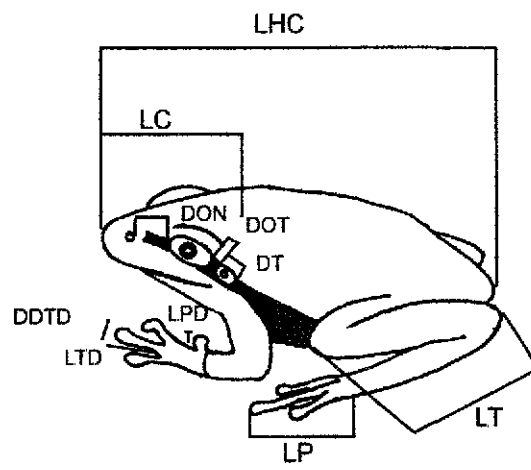
7) Distancia del ojo al nostrilo (DON): Distancia comprendida del margen posterior del nostrilo al margen anterior del ojo, por la línea del canto. Se consideró sólo el lado derecho de los especímenes.

8) Diámetro del tímpano (DT): Diámetro horizontal máximo de la membrana timpánica. La medida se tomó en el lado derecho de cada ejemplar.

9) Longitud del primer dedo (LPD): Esta medida abarcó desde el nacimiento hasta la punta del primer dedo de la mano derecha.

10) Longitud del tercer dedo (LTD): Esta medición se realizó del nacimiento a la punta del tercer dedo de la mano derecha.

11) Diámetro del disco del tercer dedo (DDTD): Diámetro del disco adhesivo



AC

Figura 1. Caracteres morfométricos usados en este estudio. Para las abreviaturas véase el texto.

transversal al eje longitudinal del tercer dedo de la mano derecha.

Las mediciones se realizaron con un vernier (Boker) con una precisión de 0.01 mm. Se consideraron 11 muestras únicamente. Las poblaciones con pocos ejemplares y cercanas geográficamente se agruparon formando una sola muestra. Así, ejemplares de Chihuahua y Durango se consideraron una muestra y ejemplares de Aguascalientes y San Luis Potosí otra, denominándolas Chihuahua y San Luis Potosí, respectivamente. Se realizó un análisis de varianza multivariado (MANOVA) para determinar la posible existencia de diferencias significativas en las medidas de las poblaciones que se agruparon en una sola muestra (Johnson y Wichern, 1999). No se observaron diferencias significativas entre Chihuahua y Durango ($F_{1/142} = 0.3713$, $p = 0.5433$) ni entre Aguascalientes y San Luis Potosí ($F_{1/230} = 1.87$, $p = 0.1726$). También se analizó el patrón de coloración mediante la prueba de X^2 (ji cuadrada) para probar la independencia de las muestras. No se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de Chihuahua y Durango ($X^2 = 2.81$, g.l. = 1, $p < 0.05$) ni entre Aguascalientes y San Luis Potosí ($X^2 = 2.69$, g.l. = 2, $p < 0.05$). Por tal razón, los agrupamientos antes mencionados no están contraindicados. En el caso del estado de Guerrero se consideraron dos muestras: una de aproximadamente 23 kilómetros al sur de Ixtapan de la Sal, Edo. de México, a la que se denominó Guerrero, y la otra de Omiltemi, a 15 km al oeste de Chilpancingo. Las muestras restantes fueron Edo. de México, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Puebla y Querétaro (Figura 2).

Por otra parte, el análisis de los caracteres se hizo mediante un análisis multivariado. Los datos de morfometría se sometieron a un análisis de componentes principales para conocer si las muestras se distinguen unas de otras y cuáles caracteres son de importancia para esa separación. Antes de realizar el análisis de componentes principales, los datos fueron estandarizados (Crisci y López Armengol, 1983) usando la siguiente fórmula:

$$y' = (y - \text{media}) / \text{desviación estándar}$$



Figura 2. Ubicación de las muestras examinadas en este trabajo. 1 = Chihuahua; 2 = San Luis Potosí; 3 = Nayarit; 4 = Jalisco; 5 = Michoacán; 6 = Edo. de México; 7 = Querétaro; 8 = Hidalgo; 9 = Puebla; 10 = Guerrero; 11 = Omitémi.

Ambos análisis se hicieron empleando el programa de cómputo NTSYS pc versión 1.8 (Rohlf, 1993).

2.1.2) **Caracteres cualitativos**

Se hizo un análisis preliminar usando las once muestras señaladas arriba para buscar y seleccionar caracteres que permitieran su diferenciación de manera objetiva. Para ello se examinaron cinco ejemplares de cada una de las distintas muestras consideradas en este trabajo. Con base en esta revisión preliminar, se seleccionaron sólo los siguientes caracteres: 1) membrana interdigital de las extremidades posteriores, 2) excrecencias nupciales, 3) patrón de coloración dorsal y 4) coloración del saco vocal.

En el caso de la extensión de la membrana interdigital de las patas posteriores, se elaboraron fórmulas de la extensión de la membrana de acuerdo con los lineamientos de Myers y Duellman (1982), a fin de determinar con mayor precisión las posibles diferencias en esta condición. Las extremidades anteriores no presentan membrana interdigital.

En cuanto a la excrecencia nupcial, se consideró su presencia o ausencia, revisando las extremidades anteriores.

El patrón de coloración dorsal se evaluó excluyendo las extremidades. Se pudieron distinguir tres patrones de coloración dorsal, los cuales se ilustran en la figura 3.

a) Patrón de coloración con bandas dorsolaterales. Se distingue por presentar una línea dorsolateral continua en cada lado del cuerpo de los animales. Dichas líneas surgen en la región de la nuca y se extienden hasta la ingle. Estas bandas se ubican más cerca de la región lateral que de la región vertebral. En el área comprendida entre las dos bandas dorsolaterales no existen manchas (fig. 3 a).

b) Patrón de coloración con manchas. En esta categoría se ubicaron aquellos ejemplares en los que se apreciaron manchas de forma irregular, grandes o pequeñas, a lo largo de todo el dorso, desde la nuca hasta el nivel de la cloaca. Dichas manchas pueden mostrar o no un arreglo definido. Algunas manchas se pueden fusionar; sin embargo, no llegan a formar líneas o bandas completas (fig. 3 b).

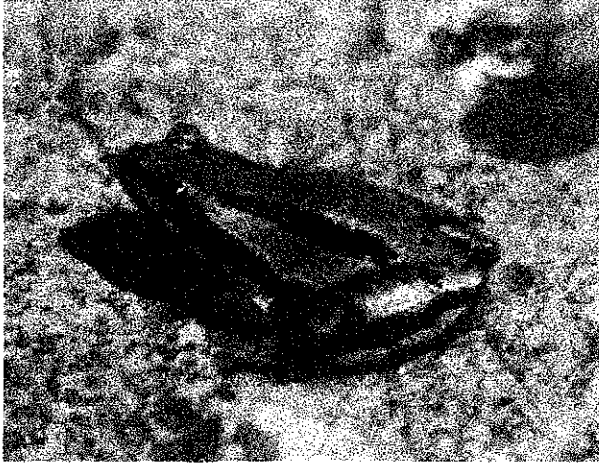
c) Patrón de coloración "lumbar". Este patrón se caracteriza porque los dos tercios anteriores del cuerpo no presentan ningún tipo de marca. Sólo el último tercio del cuerpo presenta manchas pequeñas o líneas cortas, que se originan cerca del nivel de la cloaca o en las proximidades de la ingle y se extienden anteriormente como máximo hasta el nivel del extremo proximal del urostilo (fig. 3 c).

Se evaluaron las frecuencias de los tipos de marcas dorsales que exhibía cada muestra y se compararon las frecuencias de las distintas muestras mediante una prueba de X^2 (ji cuadrada), para saber si había diferencias en ellas. En este análisis se consideraron tres categorías que corresponden a los patrones de coloración descritos en los párrafos anteriores y la prueba se realizó para cada posible par de muestras. Cabe aclarar que no todas las muestras tenían las tres categorías del patrón de coloración, por lo que los grados de libertad de estos pares cambiaron con respecto a los pares de muestras que presentaban las tres categorías.

Para la coloración del saco vocal, se consideró si la región gular presentaba pigmentación o no. Se evaluó la frecuencia de estas condiciones en cada muestra y se realizó un análisis de X^2 (ji cuadrada) para saber si había diferencias en las frecuencias.

2.2) OSTEOLOGIA

A fin de abarcar de manera representativa la distribución geográfica de *Hyla eximia*, y porque algunas de las poblaciones asignadas a este taxón se habían descrito



a



b



c

Figura 3. Patrón de coloración dorsal en *Hyla eximia*. a) Líneas dorsolaterales, b) manchas dorsales y c) coloración lumbar.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

como especies diferentes en el pasado, se seleccionó un macho de cada una de las siguientes muestras: Chihuahua, Jalisco, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Puebla y Omiltemi. Estos ejemplares se sometieron a un aclaramiento de los músculos y tinción diferencial del esqueleto con azul alcian 8X y rojo de alizarina s, de acuerdo con la técnica de Simmons y Van Horn (1971) y de Wassersug (1976).

Una vez que los ejemplares estuvieron aclarados y teñidos, se revisaron cuidadosamente con un microscopio estereoscópico, poniendo especial énfasis en la región craneal.

2.3) CANTOS NUPCIALES

La grabación de los cantos se hizo sólo en las siguientes muestras: Omiltemi, Guerrero; Alvarez, San Luis Potosí; Puebla, Puebla y Pátzcuaro, Michoacán. No fue posible hacer la grabación del canto nupcial de ejemplares de Hidalgo debido a que sufrieron estrés tanto en el campo como en el laboratorio.

El procedimiento fue el siguiente: 1) se grabaron los cantos nupciales emitidos por cada uno de al menos cinco machos en un audiocassette de 60 minutos, por medio de una grabadora Marantz modelo PMD 430 y un micrófono Audio-technica modelo AT 835A. El micrófono se colocaba a 0.5 m de distancia del organismo seleccionado, para obtener una mejor calidad en el sonido (Heyer, 1994). La grabación se hizo aislando al organismo elegido del resto de la población. El tiempo de grabación varió entre 2 y 5 minutos para cada ejemplar. El cassette se usó por un solo lado, para evitar una posible mezcla de sonidos. Se seleccionaron cinco machos por muestra para conocer si existía variación intrapoblacional en el canto nupcial. Una vez registrados los cantos, las ranas fueron transportadas vivas al laboratorio; 2) se registró el microhábitat donde se encontraban los machos en el momento del canto, para conocer si el canto nupcial está asociado a un microhábitat particular; 3) los cantos registrados en el campo se

analizaron empleando el programa de cómputo Sound Edit (Macintosh). Los parámetros acústicos que se consideraron fueron:

a) Duración del canto. Es el tiempo transcurrido desde el inicio de un canto individual hasta su finalización. En el sonograma se reconoce por la sombra que produce y por estar separado de otros por un intervalo apreciable de tiempo.

b) Número de notas por canto. Es el total de notas emitidas en un canto individual.

c) Duración de la nota. Es el tiempo transcurrido entre el inicio y fin de una nota individual.

d) Tasa de canto. Es el número de cantos individuales completos por minuto.

RESULTADOS

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Se examinaron 204 ejemplares machos asignados a *Hyla eximia*, de los cuales 130 procedieron de museos y colecciones biológicas y 74 de las recolectas realizadas.

El análisis de componentes principales, en general, nos indica relativamente poca diferenciación entre las 11 muestras de *H. eximia* consideradas en este trabajo. Los tres primeros componentes principales explican el 66% de la variación total dentro y entre las muestras (Cuadro 1). Por otra parte, la matriz de covarianza de las variables analizadas nos indica una baja correlación entre las mismas, por ello los tres primeros componentes principales explican menos del 70 % de la variación total.

El componente 1 explica el 42.0 % de la variación. Los valores positivos de los coeficientes de todas las variables de este componente nos indican que la variación dentro y entre las muestras es debida a diferencias en el tamaño de los ejemplares. Las variables con mayor contribución a este componente fueron LT, AC, LHC, LTD, LP y LC.

El componente 2 explica el 14.1 % de la variación total y muestra coeficientes positivos y negativos. Las variables DT y LC tienen los coeficientes positivos más altos, mientras que las variables DOT, DDTD y DON poseen los coeficientes negativos más grandes. Esto sugiere un contraste entre dichas variables. Cabe resaltar que las variables DT, LC, DOT, y DON corresponden a características de la cabeza, lo cual parece indicar una cierta diferenciación en la forma de ésta. Los organismos con valores altos para este componente presentan una cabeza más alargada, un tímpano más grande y distancias más cortas entre el ojo y el tímpano y el ojo y el nostrilo que los ejemplares con valores bajos. Las variables restantes parecen no afectar al componente 2 debido al bajo valor de sus respectivos coeficientes.

El componente 3 explica el 10.2 % de la variación total. Tiene coeficientes positivos y negativos. En este caso también existe contraste de las variables de la cabeza que tienen coeficientes negativos más grandes (DON y DT) con las variables asociadas a las manos que tienen coeficientes positivos más grandes (LPD y DDTD). Los organismos con valores altos para este componente presentan el primer dedo más largo, el diámetro del disco del tercer dedo de la mano más grande, el tímpano más pequeño y una distancia del ojo al nostrilo más corta que los ejemplares con valores bajos.

Cuadro 1. Resultados del análisis de componentes principales de las 11 variables examinadas. Se muestran sólo los tres primeros componentes. Las abreviaturas de las variables se explican en la sección de métodos.

Variable	Componente1	Componente 2	Componente3
LHC	0.845	-0.002	0.070
LT	0.879	-0.057	-0.090
LP	0.693	-0.297	-0.193
AC	0.871	0.166	0.005
DOT	0.308	-0.661	-0.0108
DON	0.455	-0.386	-0.324
DT	0.414	0.513	-0.246
LPD	0.343	0.270	0.614
LTD	0.662	0.083	0.218
DDTD	0.258	-0.447	0.597
LC	0.612	0.403	-0.126
% de la va- rianza explicada	42.03	14.13	10.27

La figura 4 muestra que no existe separación clara entre los organismos de las distintas muestras incluidas en este trabajo. Solamente los organismos de Chihuahua muestran cierta tendencia a formar una agrupación separada de los demás organismos (figura 4 a y b). Por lo demás, se observa un alto grado de superposición de las restantes muestras, por lo que no es posible una separación de las mismas, ni por regiones geográficas; es decir, no se forman grupos ni de localidades geográficamente cercanas.

Estos resultados demuestran que los caracteres morfométricos empleados no permiten hacer una discriminación de las muestras, por lo que se puede señalar que considerando únicamente este criterio todas pertenecen al mismo taxón; es decir, a *Hyla eximia*.

MORFOLOGIA EXTERNA.

De los caracteres morfológicos considerados, sólo tres muestran diferencias significativas entre las muestras que permiten hacer una separación de las mismas. Estos caracteres son: excrecencia nupcial, extensión de la membrana interdigital y pigmentación del saco vocal.

Membrana interdigital.

Los ejemplares procedentes de Omiltemi tuvieron la membrana interdigital de la pata posterior más desarrollada que los machos de las otras muestras. En los ejemplares de Omiltemi, la fórmula de la membrana interdigital es como sigue: I 2-2 II 1^{1/4}-3 III 1^{3/4}-3 IV 2^{1/2}-1^{1/2} V (figura 5 a). En las otras muestras se aprecia una membrana interdigital más reducida y su fórmula es la siguiente: I 2-2 II 2-3 III 2-3 IV 3^{1/2}-1^{3/4} V (figura 5 b).

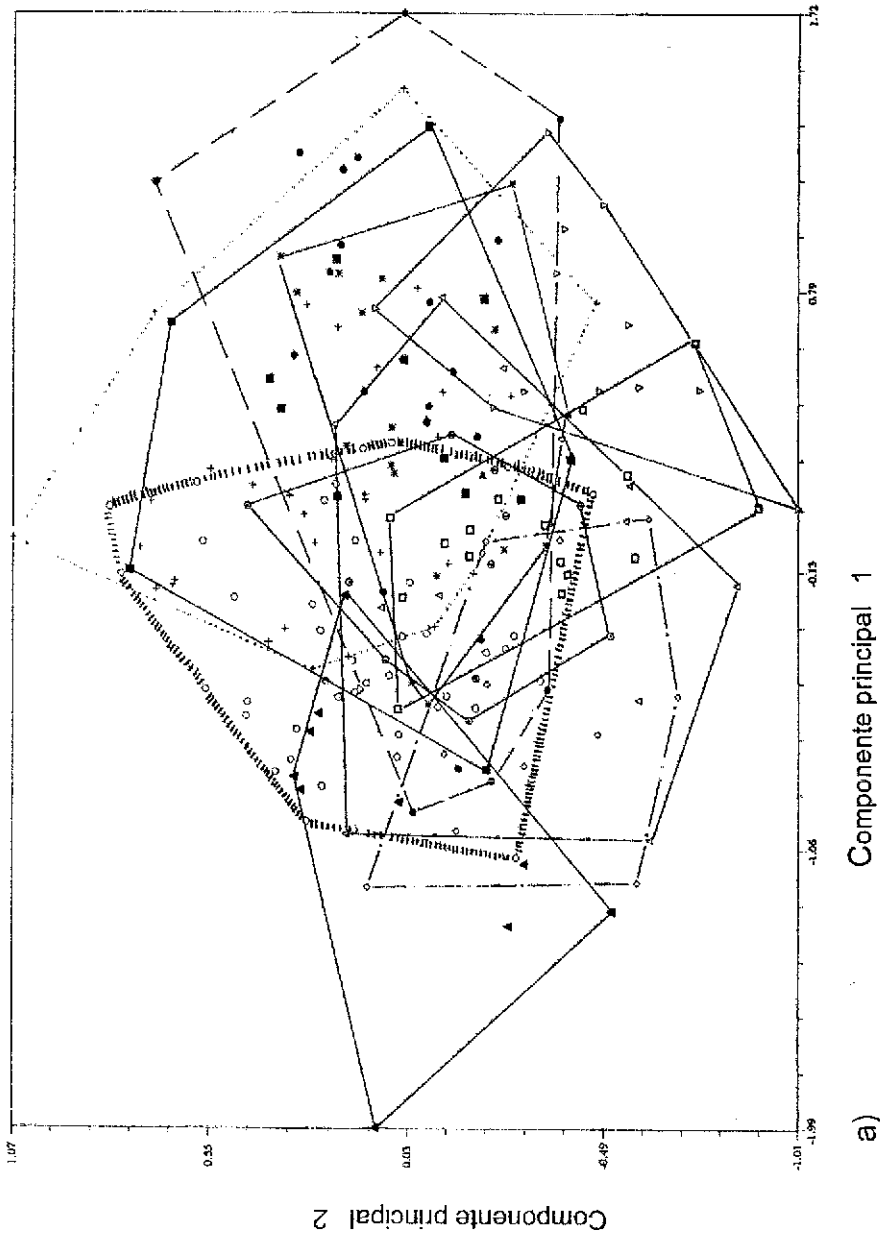
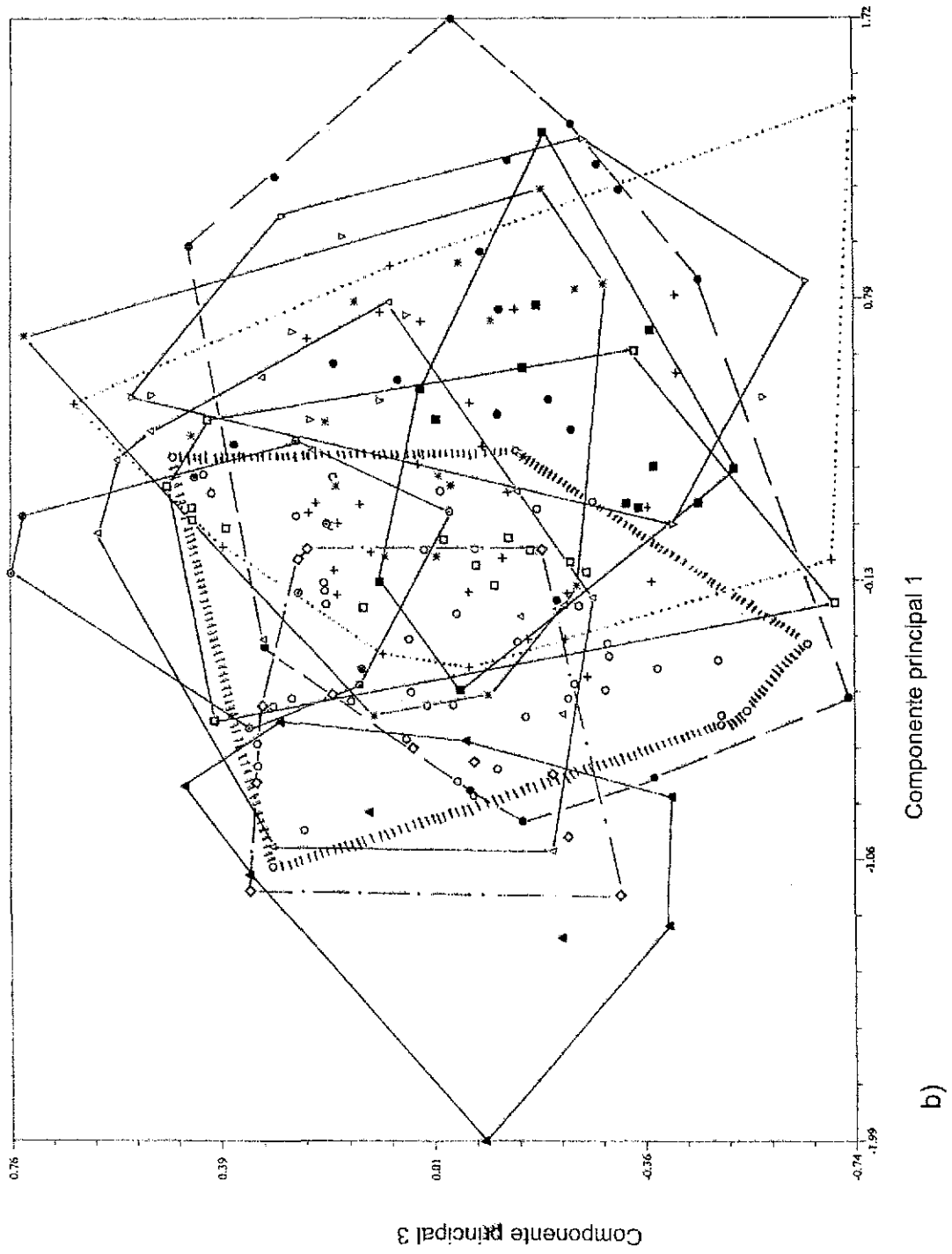
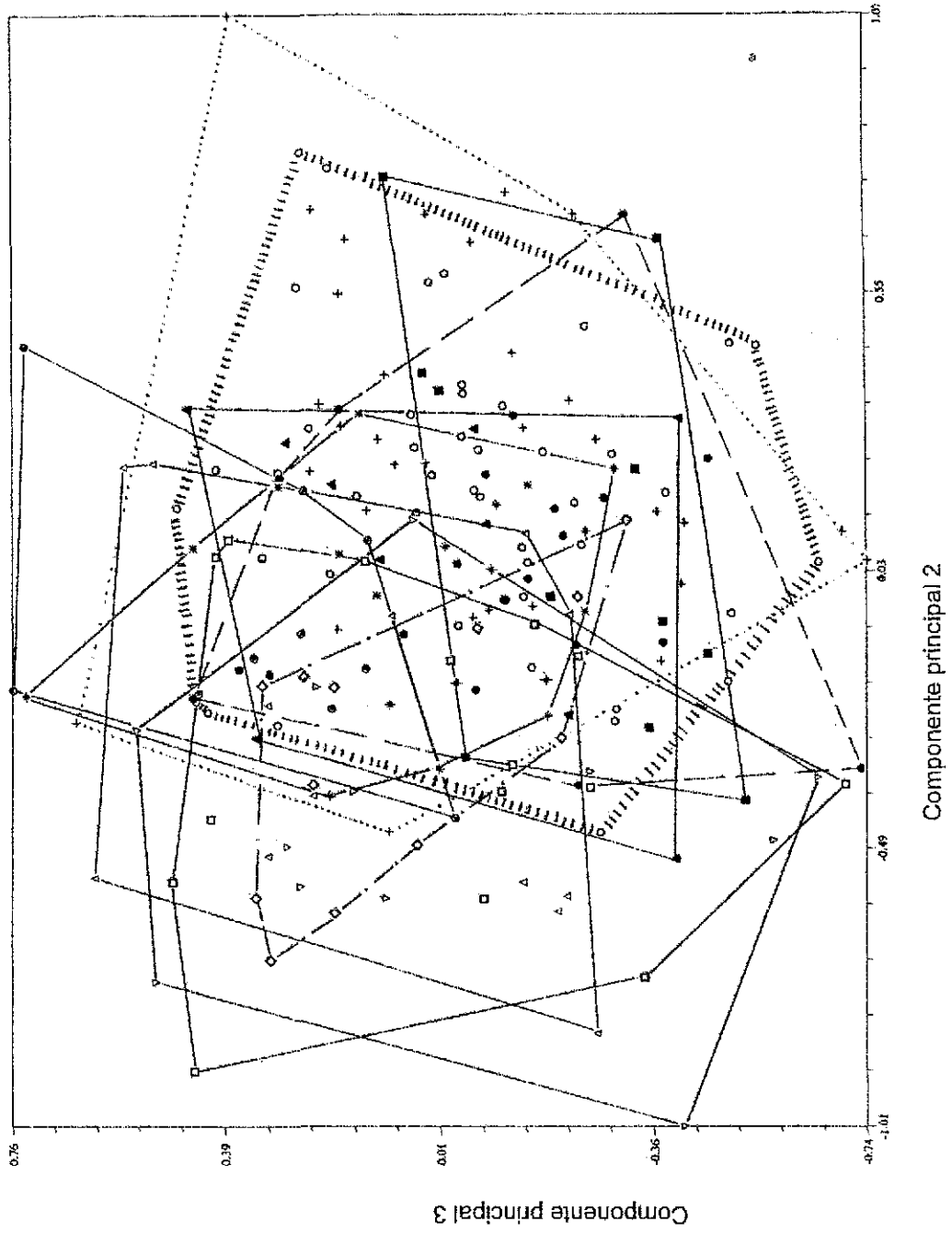


Figura 4. Relación de los componentes extraídos en el análisis de componentes principales de once muestras asignadas a *Hyla eximia*. a) Componente 1 contra componente 2, b) Componente 1 contra componente 3, c) Componente 2 contra componente 3.
 Chihuahua ▽ ; San Luis Potosí ● ; Nayarit ○ ; Jalisco ◇ ; Michoacán ◊ ; Edo. de México ▲ ; Querétaro △ ; Hidalgo ■ ; Puebla + ; Guerrero □ ; Omittemi *



b)

Figura 4. Continuación



c)

Figura 4. Continuación.

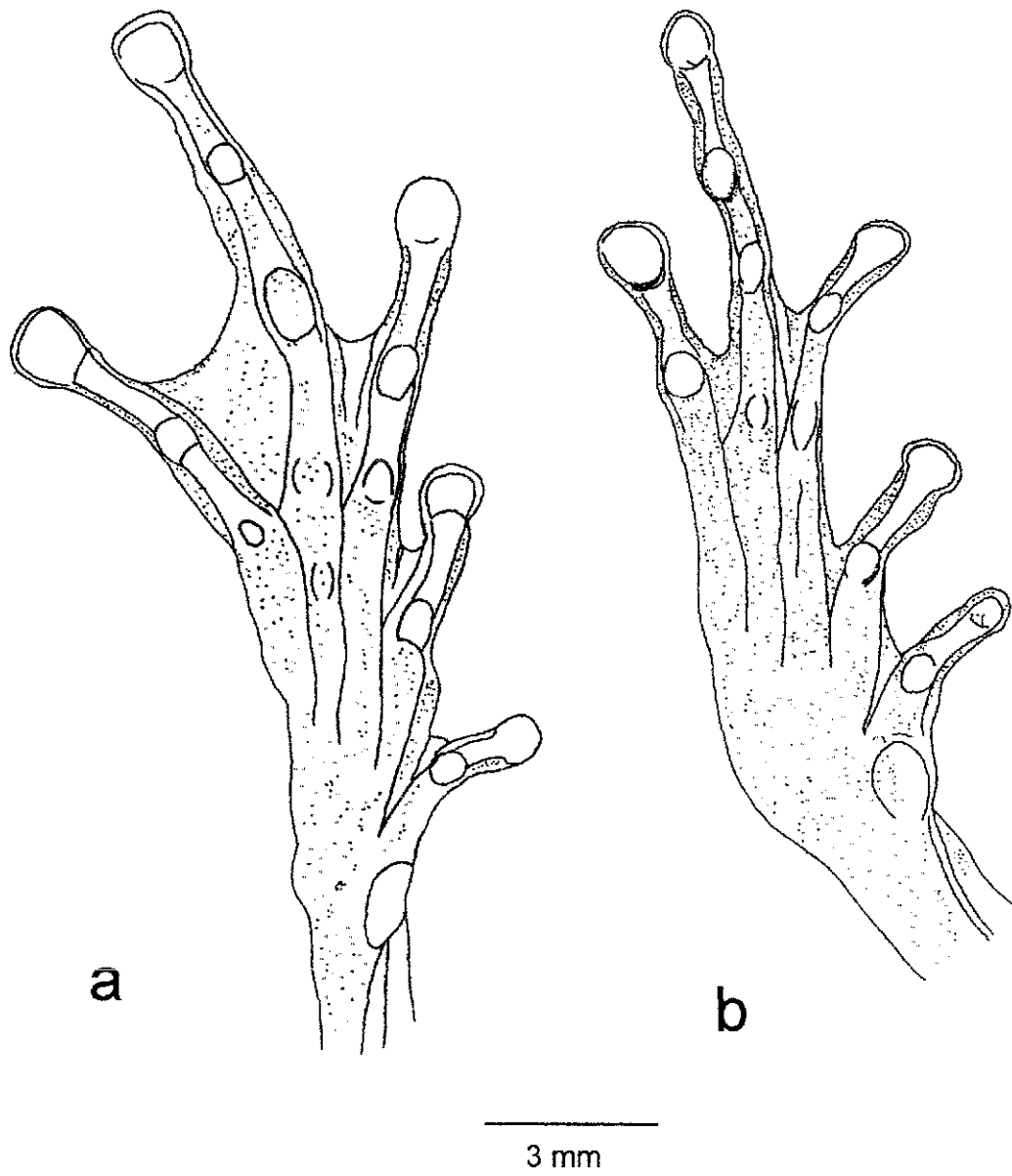


Figura 5. Membrana interdigital de las extremidades posteriores en muestras asignadas a *Hyla eximia*. a) Omiltemi, Guerrero; b) Presa Angeles, Hidalgo.

La comparación global de las dos fórmulas indica que la diferencia en la extensión de la membrana interdigital no involucra a todos los dedos. La membrana ubicada entre los dedos primero y segundo tiene la misma extensión en todas las muestras, pero la membrana presente entre los restantes pares de dedos, tiene un mayor desarrollo en los organismos de Omiltemi, especialmente entre los dedos cuarto y quinto. Sin embargo, se debe tener cuidado porque al realizar una observación superficial de esta estructura podría parecer que no existe diferencia entre los ejemplares de Omiltemi y los de las otras muestras, ya que la membrana en los machos de la primera muestra desciende entre cada par de dedos hasta cerca de los tubérculos subarticulares inmediatamente inferiores a su punto de inserción, en tanto que en las restantes muestras, la membrana no desciende de manera tan pronunciada entre los pares de dedos.

Excrecencia nupcial

La excrecencia nupcial estuvo presente sólo en los machos de la muestra de Omiltemi. Dicha excrecencia se ubica en la región lateral externa del pulgar en ambas manos. Se trata de una estructura queratinizada, pequeña, en forma de un óvalo alargado de color café, que contrasta claramente con el color verde del resto de la mano (figura 6).

Patrón de coloración

En los machos de seis muestras (Querétaro, Michoacán, Puebla, San Luis Potosí, México e Hidalgo) se observaron los tres patrones de coloración descritos en la sección de métodos. En los machos de las muestras de Guerrero, Omiltemi, Jalisco y Chihuahua, se presentaron únicamente dos patrones de coloración. En las dos primeras muestras se presentaron manchas dorsales y líneas dorsolaterales, en tanto que en las dos últimas se presentaron manchas dorsales y patrón "lumbar". En los ejemplares de

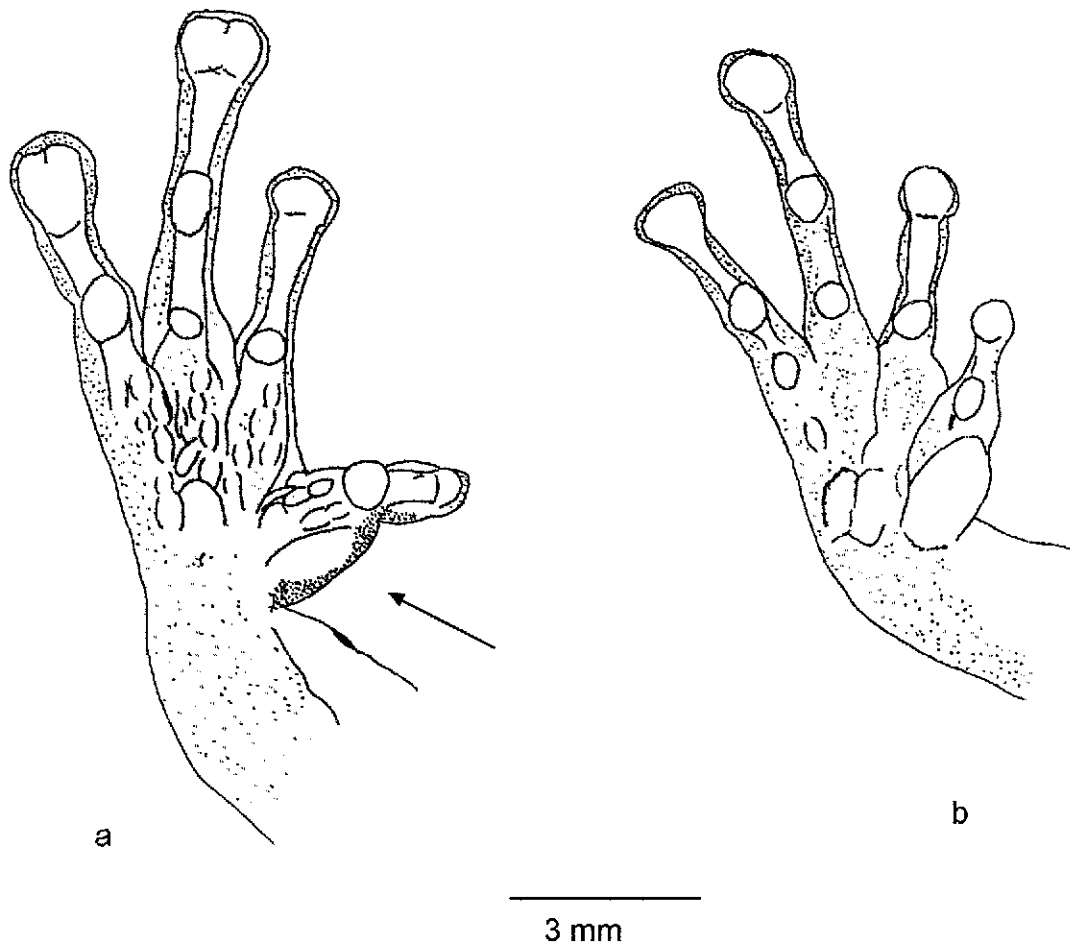


Figura 6. Mano derecha de dos organismos pertenecientes a diferentes muestras asignadas a *Hyla eximia*. a) Omiltemi, Guerrero; b) Presa Angeles, Hidalgo. La flecha indica la ubicación de la excrescencia nupcial.

Nayarit, se presentó un sólo patrón de coloración, consistente en líneas dorsolaterales.

El patrón de coloración con manchas dorsales fue el más común entre las muestras ya que se presentó en diez de ellas, seguido del patrón de líneas dorsolaterales, que estuvo presente en nueve muestras, en tanto que el patrón de coloración "lumbar" se encontró en ocho muestras. El cuadro 2 indica los valores de X^2 para cada par de muestras. Se puede apreciar que Nayarit presentó diferencias significativas con respecto a todas las demás muestras. Por otra parte, de las muestras restantes, Guerrero y Omiltemi tuvieron cada una diferencias significativas con las mismas muestras (Michoacán, San Luis Potosí, Edo. de México, Puebla, Hidalgo y Chihuahua), pero no se distinguieron de Querétaro ni de Jalisco y no fueron diferentes entre sí. Puebla, Jalisco y Michoacán tuvieron cada una diferencias significativas con más del 50% de las demás muestras analizadas, pero no difirieron de las mismas muestras y además sí presentaron diferencias significativas entre ellas. Querétaro, Hidalgo y Chihuahua presentaron cada una diferencias con el 50% de las demás muestras, en tanto que San Luis Potosí y Edo. de México difirieron significativamente con menos del 50% de las muestras. De hecho, el Edo. de México es la muestra que menos diferencias tuvo con las demás muestras analizadas.

En resumen, sólo la muestra de Nayarit resultó ser significativamente diferente de todas las demás, mientras que algunas muestras difirieron de varias otras, pero no con todas ni con las mismas muestras; y tampoco formaron grupos homogéneos que permitieran su posible separación.

Cuadro 2. Valores de X^2 para el patrón de coloración para cada par de muestras.

	Qro.	Mich.	Gro.	Omil.	Pue.	S.L.P.	Nay.	Méx.	Jal.	Hgo.	Chi.
Qro.	—										
Mich.	7.01*	—									
Gro.	1.23	11.92*	—								
Omil.	1.34	11.50*	0.10	—							
Pue.	7.34*	7.40*	11.66*	12.86*	—						
S.L.P.	4.26	0.51	8.18*	8.17*	3.74	—					
Nay.	17.14*	15.60*	18.97**	17.94*	33.62*	15.93*	—				
Méx.	2.63	0.60	6.20*	8.49*	2.19	0.05	13.32*	—			
Jal.	2.97	11.85*	2.89	3.64	8.38*	7.84*	23.02*	5.64	—		
Hgo.	9.01*	4.65	13.71*	14.93*	0.80	3.18	19.27*	2.34	10.44*	—	
Chi.	6.41*	5.33	10.15*	11.40*	0.85	3.50	23.02*	3.03	4.86**	2.08	—

* $X^2 = 5.99$; g.l. = 2; $p < 0.05$

** $X^2 = 3.84$; g.l. = 1; $p < 0.05$

Saco vocal

Los machos de la muestra de Omiltemí presentaron el saco vocal con una pigmentación clara, similar a la del vientre, en tanto que los machos de las muestras restantes tienen el saco vocal con una pigmentación que varió de gris claro a negro (fig. 7). La prueba de X^2 indica que existieron diferencias significativas en este carácter entre los ejemplares de Omiltemí y los de las muestras restantes (Cuadro 3), por lo que este carácter se puede considerar de utilidad para separar a los machos de la muestra de Omiltemí de las otras muestras.

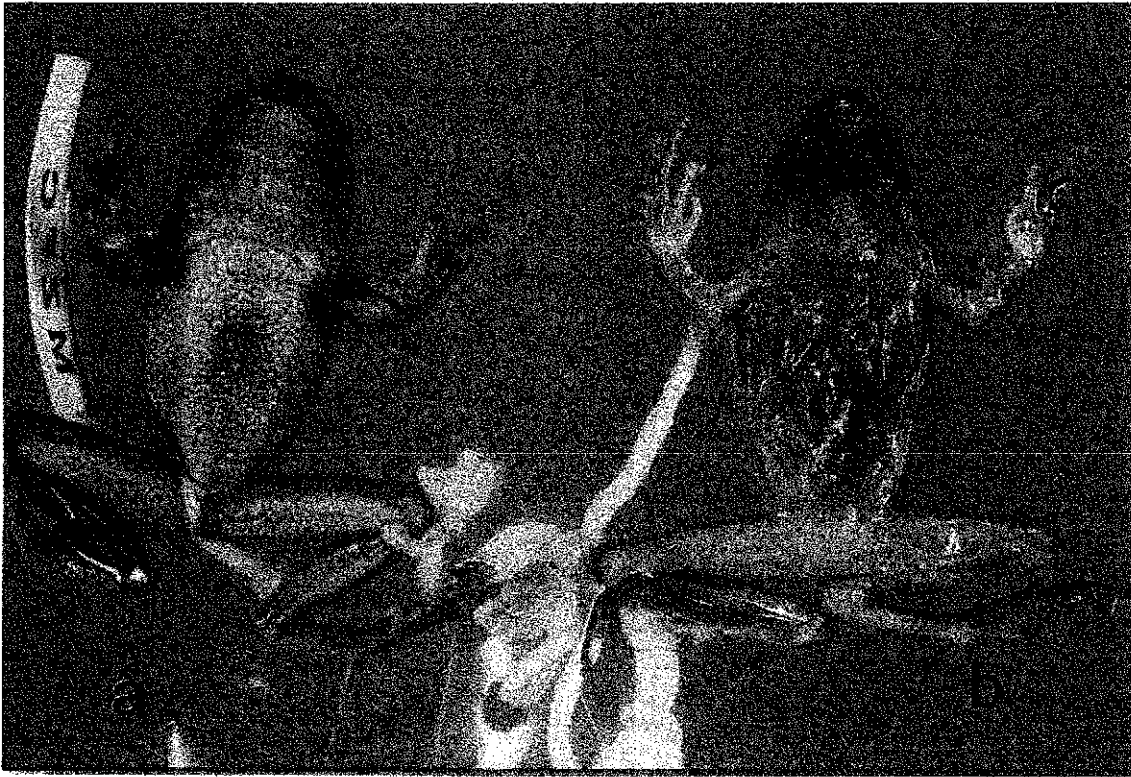


Figura 7. Coloración del saco vocal de machos asignados a *Hyla eximia*. a) Omiltemi, Guerrero; b) Puebla, Puebla.

Cuadro 3. Valores de X^2 para la coloración del saco vocal entre los machos de la muestra de Omiltemi y los machos de las otras muestras

	Qro.	Mich.	Gro.	Pue.	S.L.P.	Nay.	Méx.	Jal.	Hgo.	Chi.
Omiltemi	28.24*	55.33*	30.22*	46.74*	32.31*	24.09*	24.09*	27.41*	27.41*	27.41*

* $X^2 = 3.84$; g.l. = 1; $p < 0.05$

OSTEOLOGIA

El estudio del esqueleto en representantes de siete de las muestras asignadas a *Hyla eximia* no reveló diferencias entre ellas en los elementos que conforman las tres regiones básicas de estudio (cráneo, tronco y extremidades).

CANTOS NUPCIALES

Se grabaron cantos nupciales de cuatro muestras: Puebla, San Luis Potosí, Michoacán y Omiltemi. También se encontraron cantando los machos de la muestra de Hidalgo; sin embargo, no fue posible grabar el canto de estos animales porque una vez que fueron aislados dejaron de emitir sonidos, incluso en el laboratorio. Los sitios preferidos por los machos de las muestras examinadas para la emisión de los cantos nupciales fueron las charcas superficiales con pasto (piso y alrededor); de hecho, sólo en estos sitios se encontraron machos cantando.

De manera general, los cantos nupciales grabados son cortos y están formados por un sólo tipo de nota. Sin embargo, existe variación marcada entre las muestras.

En el cuadro 4 se puede observar que el canto de los machos de la muestra de Omiltemi es muy homogéneo en todos los parámetros acústicos analizados y apreciablemente distinto del canto de los machos de las otras muestras.

Cuadro 4. Características del canto nupcial en muestras asignadas a *Hyla eximia*. Se indica el intervalo de variación y entre paréntesis la media.

*Tomado de Duellman (1970).

Muestra	N	Notas/canto	Tasa de canto (min).	Duración de la nota (seg).	Duración del canto (seg).
Durango*	3			0.39-0.24 (0.40)	
Jalisco*	7			0.15-0.19 (0.17)	
Edo. de Méx.*	10			0.15-0.24 (0.20)	
Michoacán	3	10-56 (26.66)	2-6 (3.75)	0.10-0.17 (0.13)	(2.46)
Omiltemi	3	5-7 (5.8)	22-23 (22.37)	0.06-0.09 (0.08)	(0.67)
Puebla	2	23-50 (41.5)	2-3 (2.5)	0.22-0.26 (0.24)	(22.7)
S.L.P.	3	14-34 (22.66)	3-4 (3.66)	0.09-0.11 (0.10)	(6.18)

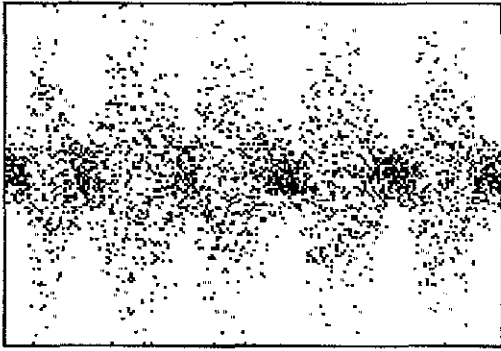
En la muestra de Omiltemi, el canto es muy corto (su duración promedio es de 0.67 seg.) y está formado por un sólo tipo de nota, que se repite de cinco a siete veces, siendo más común la repetición de la nota seis veces por canto. También se puede apreciar que para esta muestra la repetición del canto es muy frecuente (22-23 cantos por minuto). Asimismo, la duración de la nota es muy corta (0.08 seg), y el intervalo de tiempo entre una nota y otra es de sólo 0.03 seg, por lo que el canto no se puede considerar un "trill" *sensu* Duellman (1970), no obstante que en la mayoría de los cantos analizados se puede observar que las dos primeras notas están apenas separadas entre sí.

En las muestras de San Luis Potosí, Puebla y Michoacán, los cantos son más

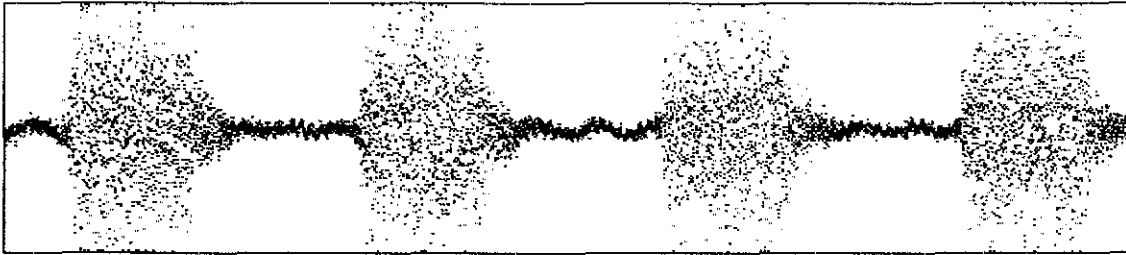
largos, con una duración promedio de 6.18 seg, 22.7 seg y 2.46 seg, respectivamente, y está formado por un sólo tipo de nota, que se repite de 14 a 34, 23 a 50 y 10 a 56 veces, respectivamente. Por otra parte, la frecuencia de repetición del canto por minuto es baja; su emisión varía de 3 a 4 veces por minuto en San Luis Potosí, 2 a 3 veces en Puebla y 2 a 6 veces en Michoacán. Esto indica que no existe regularidad entre los cantos nupciales de los machos de estas muestras.

Estos resultados indican una diferencia notable en el canto nupcial de los machos de Omiltemi con respecto a las otras muestras. Esto fue corroborado mediante un análisis de varianza de un factor (Daniel, 1977) usando como variable la duración de la nota. El resultado señala una diferencia significativa entre las muestras ($F_{3/41} = 263.2$, $p < 0.001$). Para conocer la diferencia entre medias de las muestras se realizó una prueba de Tukey. Los resultados indican diferencias entre la muestra de Omiltemi y las muestras restantes, así como entre Puebla y las otras muestras. No se observaron diferencias significativas entre San Luis Potosí y Michoacán. Además, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis (Siegel, 1982) empleando el número de notas por canto para saber si las muestras eran independientes. El resultado confirmó una diferencia significativa entre las muestras ($H = 20.56$, g.l. = 3, $p < 0.001$). En este caso, se presentaron diferencias entre la muestra de Omiltemi y las muestras restantes, así como entre la muestra de Puebla con las muestras de San Luis Potosí y Michoacán. Entre estas últimas no hubo diferencias.

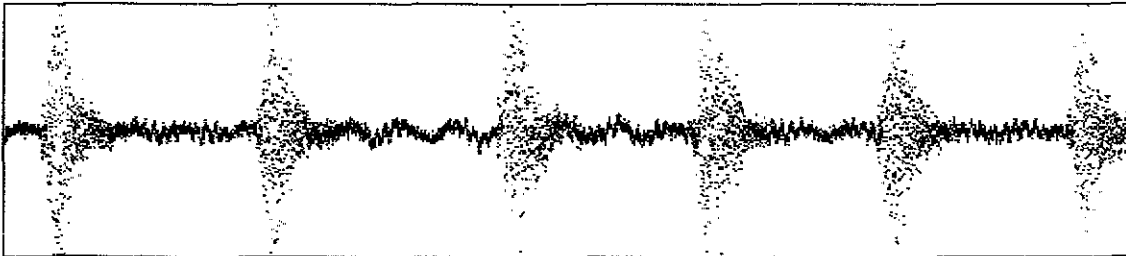
En la figura 8 se pueden apreciar los sonogramas del canto nupcial de los machos de algunas muestras asignadas a *Hyla eximia*, incluyendo la muestra de Omiltemi, Guerrero.



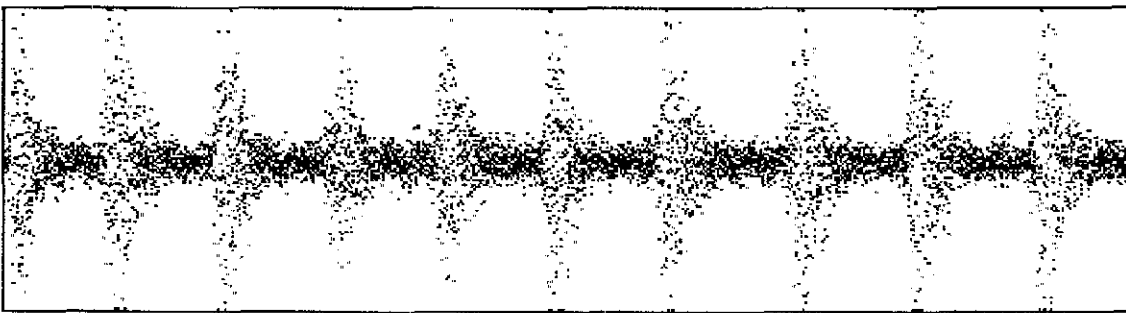
a)



b)



c)



d)

0

2.78

Figura 8. Sonograma de los cantos de muestras asignadas a *Hyla eximia*. a) Omiltemi, Gro., b) Puebla, Pue., c) Alvarez, S.L.P., d) Pátzcuaro, Mich. El canto nupcial de Omiltemi se muestra completo, el correspondiente a las otras muestras se indica parcialmente. Todos los sonogramas están a la misma escala. En la parte inferior se indica el tiempo en segundos.

DISCUSION

Las poblaciones de *Hyla eximia* exhiben una gran variación en sus caracteres morfológicos externos, como ya han documentado diversos autores con anterioridad (Taylor, 1938; 1941; Duellman, 1970).

Los resultados del análisis de caracteres morfométricos realizado en este trabajo no permitió separar a las muestras bajo estudio (fig. 4). Esto sugiere que todas estas muestras pueden pertenecer al taxón *Hyla eximia*, y que éste posee una gran variación morfológica tanto intrapoblacional como interpoblacional. Por tal razón, usando únicamente este criterio todas las muestras se considerarían como conespecíficas.

Por otra parte, el estudio de otros caracteres de la morfología externa reveló que los machos de la muestra de Omiltemi, Guerrero, tienen algunos rasgos exclusivos que los distinguen de las muestras restantes. Estos caracteres incluyen la presencia de una excrescencia nupcial de color café en la parte lateral del prepollex, una membrana interdigital de las patas más desarrollada, y la ausencia de pigmentación en el saco vocal. Además, se pudo apreciar que los organismos de Omiltemi tienen un canto nupcial claramente diferente al de los machos de las demás muestras.

En los anuros los caracteres sexuales secundarios más notables son los sacos vocales, la excrescencia nupcial y la coloración. Algunos persisten durante toda la vida y otros, al desarrollarse en respuesta a las hormonas gonadotrópicas, sólo se presentan durante el ciclo reproductivo (Duellman y Trueb, 1986). El factor externo que provee el mayor estímulo en la reproducción de los anfibios es la lluvia (Pough *et al.*, 1990). La excrescencia nupcial es influenciada por hormonas testiculares y su desarrollo está correlacionado con actividades reproductivas (Inger y Greenberg, 1956). La ausencia de excrescencia nupcial en todas las muestras analizadas asignadas a *Hyla eximia* (excepto Omiltemi, Gro.) es debida a que estas ranas no desarrollan dicha

característica, ya que los ejemplares examinados en este trabajo se recolectaron en época reproductiva y aquellos procedentes de colecciones también corresponden a la temporada de lluvias. Si estas poblaciones desarrollaran excrecencias nupciales, éstas deberían presentarse en esta época. Este resultado coincide con lo observado por Duellman (1970).

Por otra parte, en los machos de la muestra de Omiltemi el desarrollo de la excrecencia nupcial en sí ocurre en la temporada de lluvias. Dicha característica confirma la distinción entre dicha muestra y las demás.

La coloración del saco vocal es un caso similar al de la excrecencia nupcial, debido a que es una característica temporal. Así, la coloración clara del saco vocal en la muestra de Omiltemi contrasta con la pigmentación oscura de las muestras restantes, por lo que esta característica permite diferenciar a los ejemplares de Omiltemi de las demás muestras.

Los cantos nupciales registrados en este estudio en muestras de *H. eximia* (Michoacán, Puebla, San Luis Potosí y Omiltemi) y los obtenidos de la literatura (Jalisco, Durango y Edo. de México), indican que el patrón de canto de los machos de la muestra de Omiltemi es constante. Entre las otras muestras se aprecia una gran variación en el canto. Los anuros han desarrollado vocalizaciones que les permiten mantener una comunicación entre ellos. Entre las señales acústicas destaca el canto nupcial o de apareamiento, que parece ser característico de cada especie (Pough *et al.*, 1990), lo que lo convierte en un aspecto importante en los estudios taxonómicos y de especiación (Martin, 1972). Además, es un carácter conservativo; por esta razón, las diferencias acústicas en los cantos de especies que tienen afinidades sistemáticas estrechas son particularmente importantes en el mantenimiento de su identidad (Penna y Veloso, 1990; Matsui *et al.*, 1996). Duellman y Pyles (1983) sugieren que especies estrechamente relacionadas filogenéticamente tienen cantos similares debido al parecido estructural de

sus sacos vocales, por lo que no habitan en simpatria, en tanto que aquellas que tienen cantos diferentes habitan las mismas zonas. Con base en esta información, se puede señalar que el canto nupcial es de gran importancia taxonómica porque permite separar a la población de Omiltemi de las poblaciones restantes. Asimismo, éste carácter sugiere que la muestra de Puebla puede ser un taxón diferente de *H. eximia*; sin embargo, al no presentar otros caracteres que la distingan de las otras muestras y porque este tipo de canto entra en la variante de canto lento reconocido por Blair (1960) para *H. eximia*, los ejemplares de Puebla deben ser asignados a este taxón. El análisis de otros parámetros del canto nupcial no empleados en este trabajo, pueden servir en estudios futuros para clarificar esta situación.

Podemos considerar los cuatro caracteres mencionados arriba como diagnósticos para la muestra de Omiltemi, por lo que al usar el concepto filogenético de especie (Cracraft, 1983), dicha muestra se puede considerar como una especie diferente a las demás, debido a que cumple con uno de los criterios prácticos sugeridos por Sites y Crandall (1997) que permiten el reconocimiento de especies en grupos con problemas de límites de especies y que fue propuesto por Davis y Nixon (1992). Este criterio es el análisis de agregación de poblaciones (PAA), el cual nos indica que cuando dos poblaciones son distintas en al menos un carácter, son candidatas a ser especies separadas. Por tal razón, se puede afirmar que la muestra de Omiltemi representa una especie distinta de las demás muestras asignadas a *Hyla eximia*. Toda esta información permite concluir que la población de Omiltemi corresponde a *H. arboricola* por lo que se rescata de la sinonimia de *H. eximia*. La presencia de *H. eximia* en el estado de Guerrero está limitada a áreas colindantes con el Estado de México, en las inmediaciones de Ixtapan de la Sal. El reconocimiento de *H. eximia* en el resto del país prácticamente no ha sufrido modificación, permaneciendo como señala Duellman (1970), excepto por las poblaciones de Chihuahua (Duellman, 2001) y Sonora (Tod Reeder, com. pers.) las cuales han sido trasferidas a *H. wrightorum*.

Con relación a *Hyla arboricola*, se puede decir que su distribución geográfica se restringe a Omiltemi y sus alrededores, por lo que se puede considerar como una especie endémica de esta localidad.

Omiltemi forma parte del sistema orográfico meridional constituido por la Sierra Madre del Sur. Es un valle alto protegido y rodeado de montañas, con una topografía muy accidentada y variación meso y microclimática. En términos generales, en Omiltemi se presentan cuatro tipos de vegetación: bosque de pinos, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y bosque de encinos (Navarro y Muñoz, 1990; Luna, 1993).

Todas estas características permiten que Omiltemi tenga una gran riqueza biológica, pues se han registrado más de 1200 especies de plantas, hongos, insectos y vertebrados; además, varios géneros de plantas y animales de la Sierra Madre del Sur tienen representantes endémicos en esta unidad fisiográfica (Luna y Llorente, 1993).

En efecto, el endemismo en la biota de esta área no es raro, como queda demostrado por la gran riqueza de endemitas en diversos grupos como fanerógamas, mariposas, aves, anfibios y reptiles (Luna y Llorente, 1993; Adler, 1996). En el caso de la herpetofauna, Navarro y Muñoz (1990), Muñoz (1988) y Flores-Villela y Muñoz (1993) señalan la presencia de cinco especies de anfibios como endemitas de la zona: *Thorius sp.*, *Eleutherodactylus sp.*, *E. omiltemanus*, *E. saltator* y *Rana omiltemana*. Con la resurrección de *Hyla arboricola*, el endemismo de anfibios se incrementa a seis especies en el área, lo que representa el 60% de las especies de anfibios. El alto porcentaje de endemismo existente en Omiltemi se debe probablemente al menos en parte a que dicha localidad se ubica en la Sierra Madre del Sur, la cual es una unidad morfotectónica compleja, bastante antigua y extensa. Tal antigüedad puede garantizar la presencia de taxones muy diferenciados, a los cuales se les puede considerar como paleoendémicos (Luna y Llorente, 1993), y que como *Hyla arboricola* se han diferenciado en esta "isla montana". Adler (1996) describió cinco especies de salamandras pletodóntidas del

género *Pseudoeurycea* endémicas a diversos cerros de Guerrero ubicados a pocos kilómetros al oeste de Omiltemi, lo cual confirma que la Sierra Madre del Sur favorece el aislamiento y diferenciación de especies.

VARIACION EN *Hyla arboricola*.

Hyla arboricola Taylor, Kansas Univ. Sci. Bull. 27 (7): 105-139. 1941.

Hyla eximia (en parte) Duellman: 1970. Monogr. Mus Nat. Hist. Univ. Kansas, 1:499.

Hyla arboricola fue descrita por Taylor en 1941, empleando como holotipo al ejemplar F.M.N.H 100131 (inicialmente E.H.T.-H.M.S. 24556) y como paratipos a los ejemplares E.H.T.-H.M.S. 24557-24588, todos procedentes de aproximadamente 9 kilómetros al este de Omiltemi, Guerrero, México.

Taylor realizó una breve descripción del holotipo y no documentó la variación existente en los ejemplares restantes, por ello, en esta sección se indica la variación morfológica y además se describen los caracteres que no fueron considerados originalmente por Taylor (1941). Cabe aclarar que no fue posible examinar el material tipo.

Variación. Se consideraron 17 machos y 4 hembras. Las medidas corporales más usuales se presentan en el cuadro 5. Se puede apreciar que las hembras son más grandes que los machos.

Cabeza ligeramente más ancha que larga (más larga que ancha en 17% de los machos), usualmente (machos, 65%; hembras, 75%) tan ancha como el cuerpo (menos ancha que el cuerpo en ejemplares restantes); superficie dorsal ligeramente convexa; hocico redondeado en vista dorsal (ocasionalmente truncado o ligeramente puntiagudo) y lateral; ojos moderadamente grandes (3.0–3.5 mm); nostrilos grandes, ovalados, ligeramente elevados; canto redondeado; región loreal ligeramente cóncava; tímpano

redondo con un anillo muy notorio, más pequeño que el ojo (1.3 a 2.2 mm) y apenas separado de éste (0.65 a 1.2 mm); lengua redondeada en 70% y 75% de machos y hembras, respectivamente, cordiforme, en ejemplares restantes; dientes vomerinos en cada lado 3–7 en machos (usualmente 4–5), 4–6 (usualmente 5) en hembras; coanas anchas, ubicadas en la parte media del paladar, ligeramente separadas entre sí; saco vocal único, medio, subgular muy desarrollado en machos.

Piel dorsal de la cabeza, cuerpo y extremidades lisa, ocasionalmente con gránulos muy pequeños (sólo visibles con el microscopio) dispersos sobre el tronco; garganta ligeramente granular; vientre y lados del cuerpo densamente granulares. Cuerpo ovalado, sin membrana axilar; región pectoral con un pliegue transversal bien definido. Brazos cortos y delgados; parte inferior del antebrazo con gránulos poco desarrollados alineados longitudinalmente. Manos cortas, sin membrana interdigital; dedos delgados, cortos, con discos digitales redondeados bien desarrollados; longitud relativa de los dedos $I < II < IV < III$; 2–3 tubérculos palmares proximales bien desarrollados; tubérculos subarticulares redondeados, elevados; tubérculos supernumerarios variables en tamaño en palmas y dedos; cojín lateral bien desarrollado (prepollex) en primer dedo; machos en condición reproductiva con excrecencia café, queratinizada, ovalada en partes lateral y dorsal externas del primer dedo. Extremidades posteriores delgadas, largas; parte ventral y proximal del fémur con gránulos muy desarrollados; con pliegue tarsal; tubérculo metatarsal interno ovalado, elevado; tubérculo metatarsal externo redondeado, poco elevado, más pequeño que el interno; dedos largos, delgados, longitud relativa $I < II < V < III < IV$; fórmula de la membrana interdigital $I 2-2 II 1^{1/4}-3 III 1^{3/4}-3 IV 2^{1/2}-1^{1/2} V$; superficie ventral de la pata con 1–2 tubérculos plantares redondeados, elevados, tubérculos subarticulares redondeados, bien desarrollados; tubérculos supernumerarios escasos, dispersos en los dedos y superficie plantar.

Cuadro 5. Medidas corporales (mm) de machos y hembras adultos de *Hyla arboricola*. Se indica el promedio, valor mínimo y máximo y desviación estándar. Para las abreviaturas de las variables vease la sección de métodos. MZFC = Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM, IBH = Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología UNAM, HEL = Hector Eliosa León.

No. ejemplar	LHC	LT	LP	AC	DOT	DON	DT	LPD	LTD	DDTD	LC
MACHOS											
MZFC 02962	29.00	15.00	13.00	10.25	1.10	2.00	1.30	2.50	5.00	1.00	9.55
MZFC 02963	28.65	15.40	13.30	10.30	1.20	3.45	1.85	2.60	5.00	0.85	10.25
MZFC 02966	26.80	14.00	13.00	9.90	0.70	2.60	1.30	2.60	4.00	1.00	9.50
MZFC 02967	30.50	14.40	11.60	11.20	0.70	2.40	1.70	2.50	5.20	1.40	10.30
MZFC 02968	31.55	14.30	11.40	10.70	1.00	2.00	1.80	2.30	4.70	0.90	10.00
MZFC 02969	28.30	14.45	13.30	10.10	0.95	2.80	1.50	1.85	4.40	1.00	10.00
MZFC 02970	30.40	16.20	14.70	11.25	1.00	2.50	2.20	2.00	5.40	1.00	10.45
MZFC 02971	27.70	13.45	12.00	8.95	0.70	2.80	1.60	1.60	4.60	0.90	9.90
MZFC 02972	28.50	14.70	13.20	10.00	1.50	3.45	1.85	2.50	6.00	1.00	10.00
MZFC 02973	29.80	13.20	11.00	10.00	1.00	2.70	2.10	2.00	4.80	1.00	9.23
MZFC 02974	25.50	13.35	11.50	8.90	0.85	2.40	1.80	1.70	4.00	1.00	8.50
MZFC 02975	26.00	13.40	11.70	8.80	0.75	2.25	1.85	2.00	4.20	1.00	7.50
MZFC 02977	27.00	13.65	12.00	9.80	1.00	2.00	2.00	2.10	4.75	0.85	9.15
IBH 06871-3	31.20	15.25	14.00	10.80	0.80	3.10	1.60	2.10	4.70	1.00	9.30
IBH 06871-4	28.20	14.00	12.40	10.00	1.00	2.70	1.90	2.00	5.00	1.00	8.80
IBH 06871-6	27.20	13.30	12.40	9.00	0.80	2.90	2.00	3.00	4.50	0.80	8.30
HEL 163	31.70	13.70	11.50	9.70	0.90	2.65	2.10	1.95	4.00	1.30	8.85
HEL 168	28.70	15.50	12.55	11.50	1.90	2.90	2.20	2.50	4.20	0.90	9.70
Promedio	28.70	14.29	12.17	10.06	0.99	2.64	1.81	2.21	4.69	0.99	9.40
Valor mínimo	25.50	13.20	11.00	8.80	0.70	2.00	1.30	1.60	4.00	0.80	7.50
Valor máximo	31.70	16.20	14.70	11.50	1.90	3.45	2.20	3.00	6.00	1.40	10.45
Desviación estándar	1.85	0.88	0.99	0.81	0.30	0.43	0.27	0.36	0.53	0.44	0.78

Cuadro 5. Continuación.

No. ejemplar	LHC	LT	LP	AC	DOT	DON	DT	LPD	LTD	DDTD	LC
HEMBRAS											
MZFC 02961	34.80	18.60	16.00	12.10	0.65	3.40	2.20	2.30	5.00	1.00	9.20
MZFC 02964	31.60	16.20	14.70	10.80	1.00	3.55	1.80	2.90	5.50	1.25	10.50
MZFC 02965	35.40	17.40	15.60	12.40	1.70	3.60	1.45	2.60	6.00	1.40	10.50
MZFC 02976	31.30	16.10	17.25	11.20	1.25	3.40	2.20	2.60	6.00	1.40	11.10
Promedio	33.27	17.07	15.88	11.62	1.15	3.48	1.91	2.60	5.62	1.26	10.32
Valor mínimo	31.30	16.10	14.70	10.80	0.65	3.40	1.45	2.30	5.00	1.00	2.20
Valor máximo	35.40	18.60	17.25	12.40	1.70	3.60	2.20	2.90	6.00	1.40	11.10
Desviación estándar	2.41	1.17	1.05	0.75	0.44	0.10	0.36	0.24	0.47	0.18	0.80

Coloración en vida. Dorso verde amarillento con manchas ovaladas café oscuro. Vientre crema.

Coloración en líquido conservador. El patrón de coloración de machos y hembras fue similar, por lo que sólo se describe para el caso de los machos. Dorso verde, gris o café, o una combinación de dos de estos colores. Patrón de coloración dorsal en 88% de machos consistente en manchas generalmente ovaladas, moderadamente más largas que anchas, usualmente dispuestas en cuatro pares a lo largo del dorso; primer par ubicado en región interorbital (excepto en MZFC 02967); segundo, tercer y cuarto pares ubicados al nivel de los brazos, mitad del cuerpo y región sacra, respectivamente; pequeños puntos oscuros ocasionalmente entre cada par de manchas, principalmente en la región sacra. Patrón dorsal en machos restantes con manchas alargadas longitudinalmente, fusionadas parcial o totalmente formando una línea dorsolateral de cada lado. Superficie ventral color crema. Banda transversal oscura en la muñeca; ocasionalmente manchas pequeñas en la parte lateral externa del brazo. Extremidades posteriores usualmente con una o dos manchas tanto en el fémur como en la tibia, las cuales forman barras continuas cuando las piernas están flexionadas (marcas ocasionalmente ausentes).

Variación geográfica en *Hyla eximia*.

Al realizar un análisis de varianza de la longitud hocico-cloaca (LHC) con las diez muestras asignadas aquí a *Hyla eximia*, se encontró una diferencia significativa en esta variable ($F_{1/9} = 14.96$, $p < 0.001$) y al aplicar la prueba de Tukey se observó que la LHC es significativamente menor en los machos de la muestra de Jalisco comparados con ocho muestras (Chihuahua, San Luis Potosí, Nayarit, Puebla, Michoacán, Guerrero, Querétaro e Hidalgo). Solamente las muestras de Jalisco y Edo. de México no tuvieron diferencias significativas en el tamaño. La muestra del Edo. de México difirió significativamente en tamaño de las muestras de Chihuahua, Guerrero, Nayarit, Puebla,

Querétaro y San Luis Potosí. El menor tamaño en ejemplares de la muestra de Jalisco coincide con lo obtenido por Maslin (1957) y que lo llevó a describir a *Hyla microeximia*; sin embargo, el uso de este único criterio no es suficiente para validar a dicho taxón debido a que un gran número de organismos de otras muestras tienen tamaños similares a los de la muestra de Jalisco. Por eso en este punto se coincide con Duellman (1961) en considerar a *Hyla microeximia* como sinónimo de *Hyla eximia*. Por otra parte, los machos de la muestra de Chihuahua tuvieron la LHC más grande, mostrando diferencias significativas con el Edo. de México, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Puebla y Querétaro, esto se puede deber en parte a que la población de Chihuahua ha sido transferida a *H. wrightorum* (Duellman, 2001) y porque en este trabajo se analizaron como una sola muestra ejemplares de Chihuahua y Durango.

De manera general, se puede señalar que las muestras de la región centro-occidental del área de distribución de *Hyla eximia* tienen el menor tamaño (Jalisco, Edo. de México, Michoacán y Nayarit). Las muestras de las regiones centro-oriental y sur tienen tamaño mediano (Puebla, Hidalgo, Querétaro y Guerrero); en tanto que las muestras de la región norte alcanzan el mayor tamaño (Chihuahua y San Luis Potosí). Las diferencias en el tamaño corporal (LHC) entre las muestras de *Hyla eximia* no son de naturaleza clinal, sino más bien la LHC parece variar en mosaico, lo cual coincide con lo observado por Duellman (1970). La variación en el tamaño corporal en *Hyla eximia* tampoco parece estar correlacionada con el hábitat ni la altitud. En el primer caso, poblaciones de tamaño pequeño, mediano y grande habitan tanto bosques de pino como bosques de pino-encino, es decir, un tamaño corporal particular no se asocia exclusivamente con algún tipo de hábitat. En el segundo caso, poblaciones de tamaño pequeño (Michoacán y Nayarit) habitan altitudes diferentes, en tanto que poblaciones de distinto tamaño (Michoacán y Puebla) se ubican en una altitud similar.

El patrón de coloración es otro carácter sujeto a una gran variación en este taxón, por lo que Taylor (1938), empleando principalmente este criterio, reconoció a *Hyla*

cardenasi de Puebla, Puebla, como diferente de *H. eximia*, debido a que los ejemplares examinados por dicho autor no presentaban el patrón de manchas dorsales descrito aquí, sino más bien un patrón de coloración "lumbar" como se describe aquí (fig. 3). Los resultados de este trabajo coinciden parcialmente con las observaciones de Taylor (1938), ya que la mayor parte de los organismos de Puebla presentan un patrón de coloración "lumbar"; sin embargo, algunos ejemplares de Puebla sí presentan manchas dorsales y, además, hay aproximadamente una tercera parte de ranas de varias muestras (Querétaro, Michoacán, San Luis Potosí, Chihuahua, Jalisco, Hidalgo y Edo. de México) que presentan el patrón de coloración "lumbar", por lo que esta condición no es exclusiva de la muestra de Puebla. Por tal razón, se concuerda con Duellman (1970) en asignar a la muestra de Puebla a *H. eximia*.

Acerca del patrón de coloración, llama la atención el hecho de que todos los ejemplares examinados procedentes de Nayarit presenten sólo líneas dorsolaterales. Taylor (1938) hizo notar que en la zona occidental del área de distribución de *H. eximia*, el patrón de coloración consistía de líneas dorsolaterales. La coincidencia en estos resultados tentativamente indica que dicho patrón de coloración puede estar fijo en la zona occidental del área de distribución geográfica de *H. eximia*. Para confirmar esta observación es necesario incrementar el tamaño de la muestra y examinar otras poblaciones de la zona.

Comentario sobre el grupo *H. eximia*.

Duellman (2001) redefinió al grupo *eximia* debido a un cambio en su composición de especies. Los caracteres que actualmente definen al grupo son los siguientes: especies de tamaño moderado; los machos alcanzan una longitud hocico-cloaca máxima de 51 mm, y las hembras de 57 mm. El dorso en la mayoría de las especies es verde con o sin manchas o bandas cafés, excepto *H. bocourti*, la cual es de color canela con marcas longitudinales cafés y *H. arenicolor* que es café o gris, usualmente con

manchas oscuras. Presentan una máscara oscura en el rostro, excepto por *H. arenicolor*; la superficie posterior de los muslos está uniformemente coloreada, excepto por manchas amarillo pálido en *H. euphorbiacea*. La membrana palpebral es clara. Las manos tienen membrana interdigital vestigial; en las patas, la membrana interdigital se extiende no más allá de 2/3 de la longitud de los dedos. Las extremidades posteriores no tienen olores dérmicos ni apéndices. Existe un pliegue tarsal; la membrana axilar está ausente. Los machos tienen un saco vocal único, medio y subgular; no hay excrecencia nupcial, excepto en *H. bocourti* e *H. plicata*.

Los huesos del cráneo están débilmente osificados y hay una gran fontanela frontoparietal. Los huesos nasales son moderadamente pequeños y no están en contacto con el esfenotmoides, el cual no está osificado anteriormente entre los nasales. El cuadratojugal está presente y en contacto con el maxilar. El escamoso no está en contacto con la cresta parótica, y la parte anterior del escamoso se extiende sólo aproximadamente un tercio de la distancia al maxilar. La columela está expandida distalmente. Los vómeres están ligeramente osificados y los procesos dentígeros tienen dientes. El neopalatino es delgado y la rama media del pterigoides no se articula con el proótico.

Los renacuajos tienen membranas caudales profundas y boca anteroventral pequeña, con dos hileras superiores y tres inferiores de dientes. El canto nupcial consiste en una serie de notas cortas o una serie de notas "rattling". El número haploide de cromosomas es de 12.

Con base en esta información y en las características que posee *H. arboricola*, se le puede considerar como integrante del grupo *eximia*, debido a que es de tamaño mediano; su dorso es verde con manchas o bandas cafés; posee una máscara oscura en la cara; la superficie posterior de los muslos está coloreada uniformemente; presenta una membrana palpebral clara; la membrana interdigital en las manos es vestigial, en

tanto que en las patas se extiende un poco más allá de 2/3 de la longitud de los dedos; las extremidades posteriores no poseen olanes dérmicos ni apéndices; presenta un pliegue tarsal y no tiene membrana axilar; los machos tienen un saco vocal único, medio y subgular y desarrollan una excrescencia nupcial, por lo que están en una situación similar a otros integrantes del grupo como *H. bocourti* e *H. plicata*. Los elementos del cráneo están poco osificados. Se presenta una gran fontanela frontoparietal y en general las mismas características distintivas del grupo *eximia*. No se conoce el renacuajo de *H. arboricola*. El canto nupcial es corto, formado por un solo tipo de nota que se repite de 5 a 7 veces. No se conoce el número haploide de cromosomas.

Por tanto, el grupo *eximia* queda integrado por ocho especies: *Hyla arboricola*, *H. arenicolor*, *H. bocourti*, *H. eximia*, *H. euphorbiacea*, *H. plicata*, *H. walkeri* e *H. wrightorum*.

CONCLUSIONES

El análisis morfométrico de los once caracteres empleados en este trabajo, refleja una ligera diferenciación entre las once muestras estudiadas, la cual no es suficiente para el reconocimiento de más de un taxón.

La excrecencia nupcial, la coloración del saco vocal, la extensión de la membrana interdigital de las patas y el canto nupcial, permiten diferenciar a los machos de la muestra de Omiltemi de los machos de las demás muestras. Por tal razón, la población de Omiltemi pasa a ser nuevamente *H. arboricola* y se rescata de la sinonimia con *H. eximia*.

La variación en LHC y en el patrón de coloración en *H. eximia*, no es clinal y no está correlacionada con la altitud ni los tipos de vegetación.

LITERATURA CITADA

Adler, K. 1996. The salamanders of Guerrero, Mexico, with descriptions of five new species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae). Occas. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas, no. 177: 1-28.

Avise, J.C. and R.M. Ball Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. Oxford Surveys in Evolutionary Biology 7: 45-67.

Blair, W. F. 1960. Mating call as evidence of relations in the *H. eximia* group. Southwest Nat. 3: 129-135.

Caldwell, J. 1974. A re-evaluation of the *Hyla bistincta* species group, with descriptions of three new species (Anura: Hylidae). Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, no. 28: 1-37.

Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Curr. Ornithol. 1: 159-187.

Crisci, J. V. y M. F. López Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la OEA. Serie de Biología. Monografía 26. 129 pp.

Daniel, W. W. 1983. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. Limusa. México. 485 pp.

Davis, J. I., and K. C. Nixon. 1992. Populations, genetic variation and the delimitation of phylogenetic species. Syst. Biol. 41: 421-435.

Dobzhansky, T. 1976. Organismic and Molecular Aspects of Species Formation. In F. J. Ayala (ed.). **Molecular Evolution**. Sunderland, Mass. Sinauer. pp 95-105.

Duellman, W. E. 1961. The amphibians and reptiles of Michoacán, México. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. vol. 15: 1-148.

Duellman, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, no. 1, 753 pp. Plates 1-72 (2 volúmenes).

Duellman, W. E. 2001. The hylid frogs of Middle America. Society for the study of amphibians and reptiles. **Contributions to Herpetology**. Vol. 18. 1159 pp. Plates 1-92 (2 volúmenes).

Duellman, W. E y R. A. Pyles. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 1983: 639- 649.

Duellman, W. E y L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill 670 pp.

Eldredge, N. 1995. Species, selection and Paterson's concepts of the specific-mate recognition system. In Lambert, D.H. and H.G. Spencer (eds.). **Speciation and Recognition Concept. Theory and Application**. The John Hopkins University Press. Baltimore. pp. 464-477.

Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna Mexicana. *Spec. Pub. Carnegie. Mus. Nat. Hist.*, 17: 1-73.

Flores-Villela, O. y J. A. Henández. 1992. Las colecciones herpetológicas mexicanas. *Publicaciones especiales del Museo de Zoología, UNAM*. No. 4. 1-24.

Flores-Villela, O. y L.A. Muñoz. 1993. Anfibios y reptiles. En Luna-Vega, I. y J. Llorente (eds.). **Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México**. UNAM-CONABIO. pp 411- 442.

Flores-Villela, O. y A. Nieto. 1989. La taxonomía herpetológica en México: un análisis breve. *Ciencias. Número especial 3*: 103-112.

Frost, D. R. y D. M. Hillis. 1990. Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica*, vol. 46: 87-104.

Hedges, S.B. 1986. An electrophoretic analysis of holartic hylid frog evolution. *Syst. Zool.*, vol. 35: 1-21.

Heyer, W.R. 1994. Recording frogs calls. In W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A.C. Hayek & M.S. Foster (eds). **Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians**. Smithsonian Institution Press. Apendice 3: 285-287.

Inger, R. F. and B. Greenberg. 1956. Morphology and seasonal development of sex characteres in two sympatric African toads. *J. Morph.* 99: 549-574.

Johnson R. A. y D. W. Wichern. 1999. *Applied Multivariate Statical Analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall. New Jersey. 816 pp.

Korky, J. K. y R. G. Webb. 1991. Geographic variation in larvae of mountain treefrogs of the *Hyla eximia* group (Anura: Hylidae). *Bull. N. J. Acad. Sci.*, vol. 36: 7-12.

Leviton, A. E., H. Gibbs y C. E. Dawson. 1985. Standards in herpetology and ichthyology: Part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia*, 1985: 802-832.

Llorente-Bousquets, J. 1989. Algunas ideas de la Teoría Sistemática contemporánea: conceptos en cladismo. *Ciencias*. Número especial 3: 26-39.

Luna, I. 1993. Generalidades geográficas. En Luna-Vega, I. y J. Llorente (eds.). **Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México**. UNAM-CONABIO. pp 9-12.

Luna, I. 1994. Los conceptos de especie evolutiva y filogenética. En Llorente, J. y Luna, I (eds). **Taxonomía Biológica**. Fondo de Cultura Económica. Cap. 5: 83-94.

Luna, I. y J. Llorente. 1993. Biogeografía y biodiversidad. En Luna-Vega, I. y J. Llorente (eds.). **Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México**. UNAM-CONABIO. pp 553-557.

Maslin, T. P. 1957. *Hyla microeximia* sp. n., Hylidae, Amphibia, from Jalisco México. *Herpetologica*. vol. 13: 81-86.

Martin, W.F. 1972. Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. In Blair W.F. (ed.). **Evolution in the genus *Bufo***. Univ. Texas. Austin. p. 279-309.

Matsui, M., H.S. Yong, K. Araya & A.A. Hamid. 1996. Acoustic characteristics and systematic relationships of arboreal microhylid frog of the Genus *Metaphrynella* from Malaysia. *J. Herpetol.* Vol. 30: 424- 427

May, R. 1992. How many species inhabit the earth?. *Scientific American*. October 1992. pp 42-48.

Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press. New York.

_____. 1969. Principles of Systematic Zoology. Mc Graw Hill. New York.

Mendelson, J. R. y J. A. Campbell. 1994. Two new species of the *Hyla sumichrasti* group (Amphibia: Anura: Hylidae) from Mexico. *Proc. Biol. Soc. Wash.* vol. 107: 398-409.

Mendelson, J. R. y J. A. Campbell. 1999. The taxonomic status of populations referred to *Hyla chaneque* in southern Mexico, with the description of a new treefrog from Oaxaca. *J. Herpetol.* Vol. 33: 80-86.

Mendelson, J. R. y K. R. Toal 1996 A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from

Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México, with comments on *Hyla chryses* and *Hyla mykter*. J. Herpetol., vol. 30: 326-333.

Muñoz, L.A. 1988. Estudio herpetofaunístico del Parque Ecológico Estatal de Omiltemi, Municipio de Chilpancingo, Guerrero. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.

Myers, C.W. & W.E. Duellman. 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. Amer. Mus. Novitates no. 2752: 1-25.

Navarro, A. y L.A. Muñoz. 1990. Aves, reptiles y anfibios del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero. En Camarillo, J.L. y F. Rivera (comps.). **Áreas Naturales protegidas de México y especies en extinción**. ENEP. Iztacala, UNAM. México. pp 247-258.

Nixon, K.C. and Q.D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. Cladistics. 6: 211-223.

Paterson, H.E.H. 1985. The recognition concept of species. In Vrba, E.S. (ed.) **Species and speciation**. Transvaal Museum, Pretoria. South Africa. pp. 21- 29

Penna, M. & A. Veloso. 1990. Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. J. Herpetol., 24: 23-33.

Pisani, G. R. and J. Villa. 1974. Guía de técnicas de preservación de anfibios y reptiles. Society for the study of amphibians and reptiles. Herpetological circulars. pp 1-24.

Pough, F. H., J. B. Heiser and W. N. McFarland. 1990. Vertebrate Life. Third edition. Maxwell Macmillan International Editions. 904 pp.

Ridley, M. 1989. The cladistic solution to the species problem. Biol. Phil. 4: 1-16.

_____ 1993. Evolution. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 670 pp.

Rojas, M. 1992. The species problem and conservation: what are we protecting? Conservation Biology. 6: 170- 178.

Rohlf, F.J. 1993. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Versión 1.80. Applied Biostatistics Inc. New York.

Siegel, S. 1982. Estadística no paramétrica, aplicada a las ciencias de la conducta. Trillas. México. 344 pp.

Simmons, E. V. and J. R. Van Horn. 1971. A new procedure for whole-mount alcian blue staining of the cartilaginous skeleton of the chicken embryos, adapted to the clearing procedure in potassium hydroxide. *Acta Morphol. Neerl.-Scan.* 8: 281-292.

Simpson, G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press. Nueva York. 247 pp.

Sites, J.W. and K.A. Crandall. 1997. Testing species boundaries in biodiversity studies. *Conservation Biology*. 11 (6): 1289-1297.

Sullivan, B. K. 1986. Advertisement call variation in the Arizona tree frog, *Hyla wrightorum* Taylor, 1938. *Great Basin Nat.*, vol. 46: 378-381.

Taylor, E. H. 1938. Frogs of the *Hyla eximia* group in Mexico, with descriptions of two new species. *Univ. Kansas. Sci. Bull.* 25: 421-445.

_____ 1941. Herpetological miscellany No. II. *Kansas Univ. Sci. Bull.* 27 (7): 105-139.

Templeton, A. R. 1981. Mechanisms of speciation- a population genetic approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 23-48.

_____ 1994. The role of molecular genetics in speciation studies. In B. Schierwater, B. Streit, G. P. Wagner and R. DeSalle (eds.). **Molecular ecology and evolution: approaches and applications**. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. 455-477 pp.

Toal, K. R. y J. R. Mendelson. 1995. A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from cloud forest in Oaxaca, Mexico, with comments of the status of the *Hyla bistincta* group. *Occas. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, no. 174: 1-20.

Toledo, V.M. y M. Ordoñez. 1998. El panorama de la biodiversidad en México: Una revisión de los hábitats terrestres. En Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). **Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución**. Instituto de Biología. UNAM. México pp 739-757.

Valencia-Avalos, S. 1991. El problema de la especie. *Ciencias*. Octubre de 1991. (24): 13-22.

Wassersug, R. J, 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formaline-fixed vertebrates. *Stain Technology*. 5 (2): 131-134

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: The theory and practice of Phylogenetic Systematics. Wiley-Interscience. New York. 439 pp.

ANEXO 1

Ejemplares examinados.

Para las colecciones nacionales se usaron los acrónimos sugeridos por Flores-Villela y Hernández (1992): **UAA** (Universidad Autónoma de Aguascalientes), **IBH** (Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología UNAM), **EBUAP** (Colección Herpetológica de la Escuela de Biología de la Universidad Autónoma de Puebla), y **MZFC** (Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM). Para la Universidad de Kansas (**KU**), se emplearon las siglas propuestas por Leviton *et al.*, (1985). **HEL** (Hector Elosa León), **EPR** (Edmundo Pérez Ramos). * = especímenes depositados en **EBUAP**; ** = especímenes depositados en **MZFC**. El tamaño de muestra se indica entre corchetes.

Hyla arboricola: Guerrero [18]: Omiltemi (MZFC 02962, MZFC 02963, MZFC 02967, MZFC 02968, MZFC 02969, MZFC 029670, MZFC 029671, MZFC 02972, MZFC 02973, MZFC 02974, MZFC 02975, MZFC 02977, IBH 06871-3, IBH 06871-4, IBH 06871-6); Ejido Xocomanatlán (HEL 163*, HEL 168*, EPR 1239**).

Hyla eximia: Aguascalientes [6]: Aguascalientes (UAA 123-1, UAA 123-2, UAA 123-3, UAA 157-1, UAA 157-3, UAA 157-4); Chihuahua [10]: 23 mi S & 1.5 mi E Creel, N Rim of Barranca del Cobre (KU 044448, KU 044449, KU 044452, KU 044453, KU 044455, KU 044456, KU 044457, KU 044458, KU 044459, KU 044460); Durango [3]: 12 mi W Las Adjuntas (KU 044571, KU 044572, KU 044573); Guerrero [16]: 14 mi S Ixtapan de la Sal (KU 67835, KU 67836, KU 67837, KU 67839, KU 67840, KU 67841, KU 67842, KU 67843, KU 67844, KU 67845, KU 67846, KU 67847, KU 67848, KU 67849, KU 67850, KU 67851); Hidalgo [13]: Presa Angeles al S de Atotonilco el Grande (MZFC 11005, MZFC 11006, MZFC 11007, MZFC 11009, MZFC 11010, MZFC 11011, MZFC 11012, MZFC 11013, MZFC 11014, MZFC 11015, HEL 006**, HEL 007**, EPR 1042**); Jalisco [13]: 6 mi N & 4 mi E Tepatlán (KU 027690, KU 027691, KU 027692, KU 027694, KU 027695, KU 027696, KU 027697, KU 027698, KU 027700, KU 027701, KU 027702, KU 027703, KU 027704); Edo. de México [10]: Zumpango de la Laguna (IBH 5086); San Cayetano (IBH 6273, IBH 6273-2, IBH 7033); W Chapa de Mota (IBH 3814); Amomohilco (IBH 3746-2, IBH 3746-3, IBH 3746-6, IBH 3746-8, IBH 3746-9); Michoacán



ESTA TESIS NO CALIFICA
DE LA BIBLIOTECA

[42]: 1 mi NE Zinapécuaro (KU 38125, KU 38126, KU 38127, KU 38128, KU 38129, KU 38130, KU 38131, KU 38132, KU 38133, KU 38134); Pátzcuaro (IBH 04507-3, IBH 04507-4, IBH 04507-5, IBH 04507-6, IBH 04507-9, IBH 04507-10, IBH 04507-11, IBH 04507-13, IBH 04507-15, IBH 04507-16, IBH 04507-19, IBH 04507-20, IBH 04507-24, IBH 04507-25, IBH 04507-26, IBH 04507-30, IBH 04507-34, IBH 04507-39, IBH 04507-49, HEL 144**, HEL 145**, HEL 146**, HEL 147**, HEL 148**, HEL 149**, HEL 150**, HEL 151**, HEL 152**, HEL 153**, HEL 154**, HEL 155**, HEL 156**); Nayarit [10]: San Pedro Lagunillas (IBH 5911-2, IBH 5911-3, IBH 5911-4, IBH 5911-5, IBH 5911-6, IBH 5911-8, IBH 5911-10, IBH 5911-12, IBH 5911-13); Tepic (IBH 0244); Puebla [33]: Amozoc (EBUAP 077, EBUAP 079, EBUAP 071, EBUAP 173); Puebla (HEL 113*, HEL 114*, HEL 115*, HEL 116*, HEL 117*, HEL 118*, HEL 119*, HEL 120*, HEL 121*, HEL 122*, HEL 123*, HEL 124*, HEL 125*, HEL 126*, HEL 127*, HEL 128*, HEL 129*, HEL 130*, HEL 131*, HEL 132*, HEL 133*, HEL 134*, HEL 135*, HEL 136*, HEL 139**, HEL 140**, HEL 141**, HEL 142**, HEL 143**); Querétaro [14]: 8 km NW de Querétaro (KU 105532, KU 105533, KU 105534, KU 105535, KU 105537, KU 105539, KU 105540, KU 105541, KU 105542, KU 105543, KU 105544, KU 105545, KU 105546, KU 105547); San Luis Potosí [16]: Alvarez (MZFC 11018, MZFC 11019, MZFC 11020, MZFC 11024, MZFC 11026, MZFC 11027, MZFC 11033, MZFC 11034, MZFC 11041, MZFC 11042, MZFC 11044, MZFC 11045, MZFC 11050, MZFC 11054, MZFC 11055, MZFC 11056)