



UNIVERSIDAD AUTONOMA DE QUERETARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
DOCTORADO REGIONAL EN RECURSOS BIOTICOS

**BIOGEOGRAFÍA Y SISTEMÁTICA DE LAS RATAS
ARBORÍCOLAS DEL GÉNERO *Tylomys* EN MÉXICO Y
CENTROAMÉRICA.**

TESIS

**Que como parte de los requisitos para obtener el Título de
Doctor en Ciencias Recursos Bióticos**

PRESENTA

Eduardo Estanislao Espinoza Medinilla

**Santiago de Querétaro, Querétaro
noviembre de 2002**

Nº Adq H67331

Clas Ts

599.35

E 776

Ej. 1



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Recursos Bióticos

Biogeografía y sistemática de las ratas arborícolas del género *Tylomys* en México y Centroamérica

TESIS

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Recursos Bióticos

Presenta:

Eduardo Estanislao Espinoza Medinilla

Dirigido por:

Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas

SINODALES

Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas
Presidente

Firma

Dr. José Luis Blasco Cabal
Secretario

Firma

Dr. Carlos López González
Vocal

Firma

Dra. Ella Vázquez Domínguez
Vocal

Firma

Dr. Luis Hernández Sandoval
Vocal

Firma

Dr. Gerardo Ceballos González
Suplente

Firma

Dr. Edmundo Díaz Pardo
Suplente

Firma

M. en C. Rubén Pineda López
Director de la Facultad

Dr. Sergio Quesada Aldana
Director de Investigación y
Posgrado

Centro Universitario Santiago de Querétaro, Querétaro.
6 de noviembre de 2002
México

DEDICATORIA

A mis padres

Gloria Medinilla de Espinoza

Estanislao Espinoza Saldivar †

...I am a firm believer that without speculation there is no good and original observation...

Charles Darwin in his letter to Alfred
Roussel Wallace, Dec. 22, 1857

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero y profundo agradecimiento para mi comité tutorial Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas, Dr, Ricardo López Wilchis, Dr. Gerardo Ceballos González, Dr. Francisco González Cozátl y Dr. José Luis Blasco por su amistad, apoyo y valiosos consejos durante el desarrollo de esta tesis.

Al Dr. Luis Hernández por su profunda amistad, consejos, revisor de este manuscrito y promotor de este doctorado.

Dr. Fernando Cervantes del Instituto de Biología de la UNAM, Dra, Consuelo Lorenzo y Anna Horvath del Colegio de la Frontera Sur, Biol. Gustavo Rivera de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. M. En C. Alvar González del Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad de Veracruz. Dr. Alfred Gardner y Dr. Don Wilson del Museo Smithsonian, Dr. José Ramírez-Pulido de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. Al Maestro Ticul Álvarez (Q.E.P.D) del Instituto Politécnico Nacional y al Instituto de Historia Natural del estado de Chiapas por permitirme la revisión y préstamo de ejemplares de las colecciones científicas a su cargo.

A la Dra. Ella Vázquez por la revisión del texto y sus invaluable sugerencias al contenido, Cuauhtemoc Chávez por su colaboración en los análisis, comentarios a este manuscrito y su amistad, a Antonio Muñoz por su colaboración. A la familia Malda Béjar (Doña Lupita, Don Manolo y Paco) deseo darles las gracias por su desinteresado e invaluable apoyo durante mi estancia en la ciudad Querétaro, sin su ayuda y apoyo moral, hubiera sido imposible este doctorado. A Ofelia Ocampo Jaramillo por su amistad y elaboración de los dibujos. A mis profesores y amigos Dr. Juan Malda, Dr. Marco A. Sánchez, Dr. Raúl Pineda, Dra. Guadalupe Malda y Dr. Humberto Suzán por su apoyo y comprensión en la invasión de sus respectivos laboratorios.

Dr. Francisco F. Pedroche y Miguel A. León por su desinteresada colaboración. Mi familia Helda Kramsky, Juan Manuel y Eduardo Andrés por haber soportado todo este tiempo, el cual espero recuperar. También a mi

BIOGEOGRAFÍA Y SISTEMÁTICA DE LAS RATAS ARBORÍCOLAS DEL GÉNERO *TYLOMYS*, EN MÉXICO Y CENTROAMÉRICA.

RESUMEN

El género *Tylomys* (Rodentia:Muridae) comprende siete especies, cuatro de las cuales son endémicas (dos en México y dos a Panamá) y se conocen de una sola localidad. Las tres especies restantes se encuentran distribuidas en México, Centroamérica y norte de Colombia y Ecuador. Las siete especies que comprende no han sido tratadas de manera sistemática desde su descripción original en 1866, y no es hasta 1916 en que se describe la última especie. Actualmente existen graves problemas para la determinación de estas especies. Las claves existentes reconocen seis especies para Norteamérica, y se basan en los límites geográficos y longitud de los molares, sin embargo, el patrón de coloración de las especies varía hasta en ejemplares de la misma localidad. Además, la longitud de los molares está relacionada muy estrechamente con la edad de los individuos, por lo que no es un carácter claro; este hecho se refleja en que de las especies *T. bullaris* y *T. tumbalensis* sólo se conoce a los ejemplares tipo. En general esta falta de información hace que se encuentren clasificadas como raras dentro de la Norma Oficial Mexicana. El presente trabajo tiene como objetivo establecer (bajo un esquema sistemático) taxonómicamente a cada una de las especies. Se analizaron 103 ejemplares del género *Tylomys*, tanto de trabajo de campo como de colecciones científicas y se observaron las principales características morfológicas. Se midieron 16 variables craneales para análisis morfométrico; de 17 individuos se extrajo ADN de muestras de piel e hígado, se amplificó el gen codificante para citocromo *b* (706 pares de bases) y se realizaron análisis filogenéticos con parsimonia e índice de máxima verosimilitud (likelihood). El análisis morfométrico demuestra que no existe una diferencia estadística significativa entre las especies mexicanas y una a *T. watsoni* (Costa Rica) con *T. nudicaudus*, *T. bullaris* y *T. tumbalensis*. En cuanto a la morfología se distinguen dos especies para Panamá y Colombia de las tres descritas originalmente, uniendo a *T. fulviventris* con *T. mirae*. Los análisis filogenéticos también demuestran que no existe una diferencia significativa entre las especies mexicanas. Se propone un arreglo taxonómico del género *Tylomys* para México y Centroamérica con tres especies *T. mirae*, *T. nudicaudus* y *T. panamensis*.

BIOGEOGRAPHY AND SYTEMATICS OF CLIMBING RATS, GENUS *TYLOMYS* IN MEXICO AND CENTRAL AMERICA

ABSTRACT

The genus *Tylomys* (Rodentia : Muridae) has seven species, four of them are endemic species (two in Mexico and two in Panama) and only known from the type locality. The other three species are distributed in Mexico, Central America and north of Colombia and Ecuador. There are not works about systematics of the seven species since the original description issue in 1866, and the last species was described in 1916. At present they are many problems for the species determination. The taxonomic key recognizes six species in North America, based on geographical limits and tooth's length; however, the color pattern of the species varies even in specimens of the same locality. Moreover, the tooth's length has direct relation with the age of the individual, leaving this characteristic as not important. This fact is observed in two species, *T. bullaris* and *T. tumbalensis*, which are classified as "rare" in the Mexican Official Norm red list. The objective of the present work is to review the taxonomic status of the a species (with systematic scheme). The morphological analysis was made with 103 specimens some from the field and others from museums. A total of 16 cranial measurements were used in the morphological analysis. DNA was extracted from 17 specimens using skin and liver, to amplify the cytochrome b (706 bp) and for phylogenetic analyses using parsimonia and likelihood. The morphometric analyses did not show a significant statistical difference between the Mexican species and joined a *T. watsoni* (Costa Rica) with *T. nudicaudus*, *T. bullaris* y *T. tumbalensis*. As for the morphologic results, we found there are two species for Panamá and Colombia out of the three original descriptions, (*T. fulviventer* was joined with *T. mirae*). The phylogenetic analysis did not show too a significant statistical difference between the Mexican species. We propose a taxonomic arrangement of the genus *Tylomys* in Mexico and Central America with three species, *T. mirae*, *T. nudicaudus* and *T. panamensis*.

CONTENIDO

	NÚMERO
Resumen	
Introducción	1
Antecedentes	3
Hipótesis	9
Objetivos	9
Metodología general	11
Capítulo I. Estudio morfológico.....	15
Método	15
Resultados	17
Conclusiones	24
Capítulo II. Estudio morfométrico	26
Método	26
Resultados	27
Conclusiones	36
Capítulo III. Análisis de ADN	38
Método	38
Resultados	42
Conclusiones	48
Capítulo IV. Discusión general	50
Literatura citada	60
Anexos.	
Anexo 1.1 Edad, fecha de colecta y colección a la que pertenecen los ejemplares.	
Anexo 1.2 Medidas corporales y craneales de ejemplares.	
Anexo 1.3 Clave de localidades asignadas a cada uno de los ejemplares.	
Anexo 1.4 Descripción y ubicación geográfica de las localidades.	
Anexo 1.5 Dendrogramas resultado del análisis de agrupamiento en los grupos de edades y sexos.	

INTRODUCCION

El orden Rodentia es el más abundante dentro de los mamíferos. Se encuentra distribuido en todo el mundo, con cerca de 2,015 especies e incluye el 43.5 % de todas las especies de mamíferos (Wilson y Reeder, 1993). Las características más importantes que presentan es la ausencia de caninos, quedando un hueco entre los molares y los incisivos denominado diastema. Los incisivos son de crecimiento continuo, por lo que requieren gastarlos continuamente siendo una característica que apareció desde muy temprano en el desarrollo evolutivo del grupo y que determinó el llevar una dieta principalmente herbívora, y como respuesta a la competencia entre los roedores y su rápida diversificación, las musculaturas (hacia finales del Eoceno) se modificaron para ofrecer una mayor eficacia funcional (Vaughan, 1978).

Los roedores son un grupo muy antiguo que se remonta a finales del Paleoceno en Norteamérica. El éxito de este grupo se corrobora dada su abundancia en Eurasia y Norteamérica en el Eoceno, así como por su rápida radiación a mediados del Oligoceno en el que aparecen más de la mitad de las familias actuales. La presencia de grandes pastizales o sabanas durante el Mioceno, se tradujo en una nueva variedad de ambientes para los roedores, de modo que la evolución de las ratas canguro, ratones de abazones (Heteromyidae), y de los gerbos (Dipodidae) se vio influenciada por la condición de aridez, a finales del Mioceno y la formación de desiertos durante el Plioceno.

Se distribuyen en todo el mundo a excepción de la Antártica y Australia (los que existen han sido introducidos por el hombre). Se encuentran en gran variedad de hábitat, por lo que presentan varias formas de adaptación al ambiente, los hay terrestres, fosoriales, saltadores, arborícolas y semiacuáticos. Su tamaño varía de pequeños a grandes, pues existen algunos que llegan a pesar solo unos cuantos

gramos como los géneros *Baiomys*, *Reithrodontomys* y *Mus*, hasta el más grande roedor viviente como el capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), que llega a pesar hasta unos 50 Kg.

Los fósiles de roedores más primitivos que se conocen pertenecen a la familia extinta Paramyidae (Flynn, 1994) del Paleoceno en Norte América y en el Oligoceno en Eurasia, aunque algunas formas de roedor se reconocen desde finales del Cretácico, es decir, aproximadamente 65 millones de años (ma). En Sudamérica se tienen registros fósiles desde el Oligoceno (38 a 23 ma). La radiación de las familias de roedores se presenta entre el Oligoceno tardío y el Mioceno (23 ma) (Nowak, 1991) reconociéndose ya las 30 familias actuales a inicios del Plioceno (5 ma) .

El orden Rodentia agrupa a tres subórdenes: Myomorpha, Sciuromorpha, e Hytricomorpha, donde el primero es el más numeroso en familias, géneros y especies. Dentro de este orden se encuentra la subfamilia Sigmodontine, que a su vez es la más dominante en el trópico de América Central (Ferrusquía-Villafranca, 1978). En esta subfamilia están incluidos géneros complejos desde el punto de vista sistemático, como son: *Peromyscus*, *Reithrodontomys*, *Oryzomys* y *Tylomys* (Braun, 1993; Carleton y Musser, 1984; Voss, 1988). Los tres primeros géneros se encuentran continuamente en estudios sobre revisiones taxonómicas y filogenéticas, sin embargo, el género *Tylomys* no ha sido suficientemente estudiado, pues ninguna de las siete especies que comprende el género, han sido estudiadas desde su descripción original (Cabrera, 1961, Emmons y Ferr, 1997, Hall, 1981; Honacki, *et al.*, 1982, Nowak, 1991 y Reid, 1997).

ANTECEDENTES

Un grupo tan numeroso y complejo como los roedores ha tenido continuos cambios en su clasificación. Las técnicas que se han utilizado para determinar familias, géneros y especies ha variado; en sus inicios las especies se diferenciaban con base a caracteres morfológicos como la coloración del cuerpo, tipo de pelo, tamaño del animal y principales características de formas craneales. Sin embargo, en algunos grupos de roedores, existían numerosas especies crípticas, por lo que fue necesario llevar a cabo análisis de tipo morfométrico, en donde las medidas craneales son el principal argumento para determinar algunas especies.

Estos esfuerzos resultaron insuficientes dado que no lograban resolver problemas taxonómicos particulares, por lo que se utilizaron técnicas más modernas como el análisis de cromosomas, para reconocer el número fundamental y la tinción de bandas de eucromatina y heterocromatina. Otra herramienta utilizada es la electroforesis para el análisis de isoenzimas y finalmente se han aplicado exitosamente los análisis moleculares, que permiten determinar especies mediante el reconocimiento de la secuencia de algunos genes del ácido desoxiribonucleico (ADN).

Conforme se fueron aplicando las técnicas genéticas para el estudio taxonómico de los roedores, éstos fueron divididos en un mayor número de subórdenes, familias, géneros y especies. Se propusieron nuevos arreglos en el orden filogenético basados también en registros fósiles. Un ejemplo lo constituye la familia Muridae, la más numerosa dentro de los mamíferos. El suborden Myomorpha agrupaba a toda la familia y hasta 1944 contaba con cinco subfamilias, en 1945 fue dividida en cinco familias y en 1977 en 25 subfamilias (Nowak, 1991).

El nombre de la familia ha cambiado en tres ocasiones Muridae, Cricetidae y Sigmodontidae. Actualmente se reconoce que el nombre correcto es Muridae, familia

integrada por 20 subfamilias y 267 géneros con alrededor de 1,138 especies (Wilson y Reeder 1995), número no preciso pues continua modificándose.

En México se encuentran un total de 228 especies de roedores (Arita y Ceballos, 1997), de las cuales el 47% (109) son endémicas. Sin embargo, en los últimos 100 años se han extinguido tres especies de roedores endémicos para nuestro país (*Neotoma anthony*, *Oryzomys nelsoni* y *Peromyscus pembertonii*). Las principales causas de la extinción de estas especies, y que posiblemente estén influyendo para colocar algunas especies en riesgo, son probablemente la destrucción del hábitat y la introducción de especies exóticas (Ceballos, 1993).

El género *Tylomys* se encuentra dentro de la familia Muridae y en la subfamilia Tylominae, junto con otros géneros arborícolas como *Nyctomys*, *Otonyctomys* y *Otodylomys*. Estos tres son monotípicos. La clasificación actual es de la siguiente forma:

Clase Mammalia

Orden Rodentia

Suborden Myomorpha

Superfamilia Muroidea

Familia Muridae

Subfamilia Arvicolidae

Sufamilia Cricetinae

Subfamilia Neotominae

Sufamilia Sigmodontinae

Subfamilia Tylomyinae

Género *Nyctomys*

Género *Otonyctomys*

Género *Otodylomys*

Género *Tylomys*

El género *Tylomys* comprende siete especies, cuatro de las cuales son endémicas (dos en México y dos en Panamá) y cada una se conoce de una sola

localidad. Las tres especies restantes se encuentran distribuidas en México, Centroamérica y norte de Colombia y Ecuador (Figura 1).

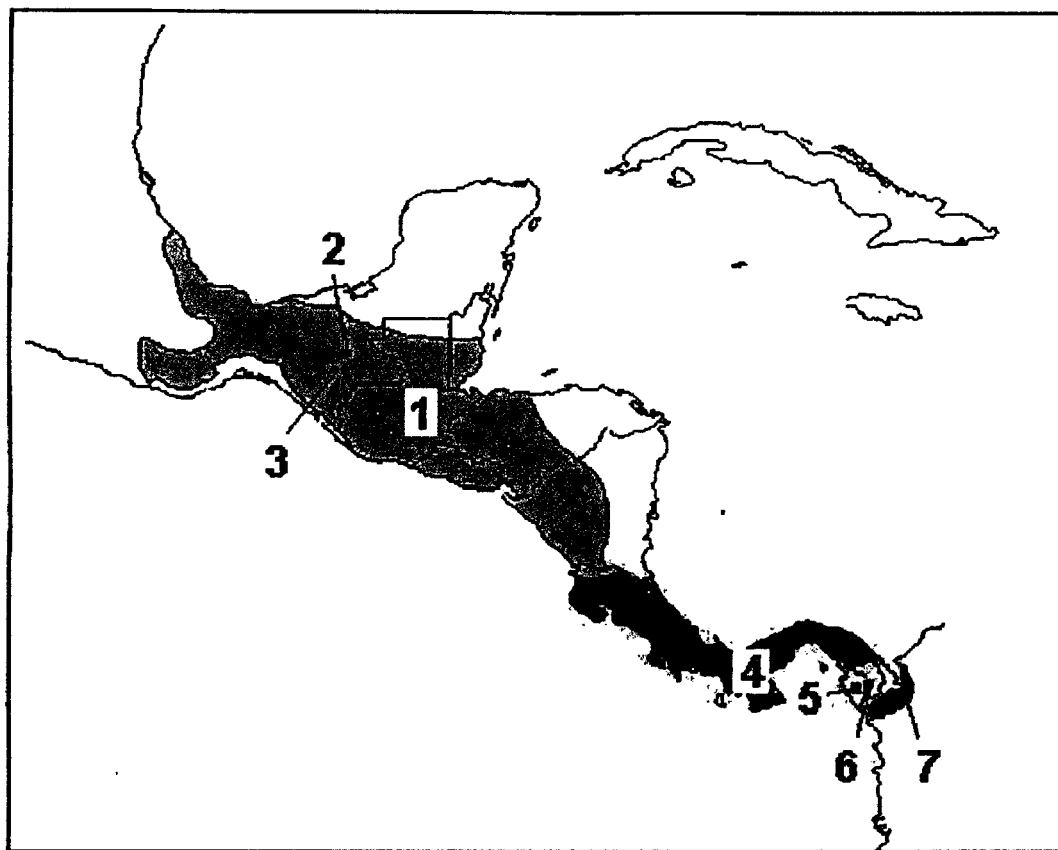


Figura 1. Distribución actual de las especies del género *Tylomys*. (1) *T. nudicaudus* (Peters, 1866), México, Guatemala, Belice, Honduras, El Salvador y Nicaragua; (2) *T. tumbalensis** (Merriam, 1901), México: Tumbalá, Chiapas; (3) *T. bullaris** Merriam, 1901; México: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas; (4) *T. watsoni* Thomas, 1899, Costa Rica y Panamá; (5) *T. panamensis** (Gray, 1873), Panamá: Boca de Río Paya; (6) *T. fulviventer* Anthony, 1916; Panamá: Laguna Tacarcuna; (7) *T. mirae* Thomas, 1899, Colombia y Ecuador. * Conocidas solo en la localidad tipo.

La clasificación más reciente del género se basa en los límites geográficos, el patrón de coloración y la medida de algunas características craneales como el tamaño de la bulla timpánica y la longitud de los molares en línea. Sin embargo, el patrón de

coloración de las especies varía hasta en ejemplares de la misma localidad, además, la longitud de los molares y la bulla timpánica está estrechamente relacionada con la edad de los individuos, lo que hace prácticamente imposible determinar con eficiencia las especies. Por ejemplo, en México las colecciones presentan una sola especie, siendo que en realidad se reconocen tres especies (Arita y Ceballos, 1997; Hall, 1981; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1990; Ramírez-Pulido, *et al.*, 1983).

Para definir el problema taxonómico se muestra a continuación la descripción de las especies, considerando la revisión del género por Trouessart en 1897 (en Nowak, 1991), y no el nombre de *Hesperomys* (Peters, 1866), ni de *Neomys* (Gray, 1873). El orden en que se describen corresponde al año de publicación:

Tylomys nudicaudus (Peters, 1866).

El género fue descrito por Peters en 1866, como *Hesperomys nudicaudus*, bajo las siguientes características "...superficialmente parecida a ejemplares más grandes que *Rattus rattus*; orejas muy largas, cola larga, algunas veces desnuda. Cráneo alargado; bóveda craneana aplanada; cresta supraorbital grandemente desarrollada, foramen palatino anterior amplio y ancho; región occipital baja, con crestas prominentes; primer molar superior (M1) eventualmente rectangular, crestas subsidiarias y en general otros pliegues exteriores de los molares no se extienden por fuera del borde de la corona. Se encuentra en todas las cadenas montañosas de Sudamérica. Estudios de material adecuado puede mostrar que algunas de estas especies son solamente subespecies..."

En la descripción del género queda implícito a su vez la primera especie determinada tiempo después como *Tylomys nudicaudus*.

Tylomys panamensis (Gray, 1873).

En 1873, Gray describe a *Neomys panamensis*, de Panamá. "...ratón colorado; lomo gris oscuro lavado (blackish-washed) con pelos largos; los costados de cabeza y cuerpo bastante pálidos; garganta, pecho, parte inferior del cuerpo e interior de las piernas

blancas; patas cafés con pelos blancos sobre las uñas; cola delgada, desnuda, negro lustroso, blanca al final. Tamaño de una rata común (*Rattus norvegicus*)...”.

Tylomys watsoni Thomas, 1899.

Con base en un ejemplar adulto hembra, proveniente del Volcán Chiquiní, en Chiquirí, Panamá, Thomas en 1899 describe una nueva especie, *T. watsoni*, con los siguientes caracteres diagnósticos: “...partes superiores ocre amarillentas “cinnamon buff” con una pronunciada mezcla de café; partes inferiores blanquecinas; patas traseras cafés con dedos blancos; cola café claro en la base y blanca distalmente; cráneo alargado, bóveda craneana aplanada, deprimida hacia la región interorbital; el premaxilar se extiende posterior y ligeramente mas allá de los nasales...”.

Tylomys mirae Thomas, 1899.

En la misma publicación describe una nueva especie proveniente de Colombia con las siguientes características diagnósticas “...partes superiores grises con una pronunciada mezcla de café; partes inferiores blanquecinas; patas traseras café con dedos blancos; cola café claro en la base y blanca distalmente; cráneo no tan alargado como *T. watsoni*, bóveda craneana aplanada, deprimida hacia la región interorbital; el premaxilar no se extiende posterior y ligeramente mas allá de los nasales...”.

Tylomys tumbalensis Merriam, 1901.

Merriam en 1901, describe a *Tylomys tumbalensis* por la localidad de recolecta en Tumbalá, Chiapas, México. El ejemplar tipo es un macho adulto joven con las siguientes características: “...partes superiores gris oscuro hasta un negro hacia la región media; costados café claro; mentón, pecho y parte de la región inguinal blancas; vientre gris plomizo claro con café claro “plumbeous washed with buff”; patas traseras café oscuro; la mitad de la cola proximal negruzca, y parte distal amarilla. Cráneo alargado, largo aplanado...” En comparación con el cráneo de *T. nudicaudus*, Merriam refiere: “...menos masivo y más delgado; rostro y nasales decididamente más delgados; bulla ligeramente

larga; incisivos superiores débiles y mas delgados; la serie de molares largos y pesados (medida 9.5 mm)..."

Tylomys bullaris Merriam, 1901.

De la segunda especie descrita por Merriam, sólo se conoce el ejemplar tipo, mismo que es un inmaduro (longitud total 324 mm), proveniente de Tuxtla Gutierréz, Chiapas en México. "...Las partes superiores son grisáceo plumizo; labio superior y parche al lado de la nariz blancos; partes inferiores blancas; patas traseras café hasta los dedos los cuales son blancos. Interparietal ancho; arco zigomático muy extendido; bulla auditiva marcadamente inflada, globosa algo punteada anteriormente..."

Tylomys fulviventis Anthony, 1916.

En 1916 se describe la última especie centroamericana del género, proveniente de Laguna de Tarcuna en Panamá, con los siguientes caracteres diagnósticos: "...partes superiores café oscuro, más oscuro hacia la región media; lados pálidos; partes inferiores con una línea media color ocre café "russet" que se extiende desde la región pectoral hasta la base de la cola, café claro ocre en los dos lados de la línea media del dorso; cola basalmente obscura, por debajo gris, distalmente color carne; patas oscuras. Foramen palatino anterior largo, posteriormente alcanza el nivel del primer molar, los nasales se extienden mas allá del premaxilar..." .

Otro aspecto importante del género, es el patrón endémico de las especies, ya que dos de ellas (*T. bullaris* y *T. tumbalensis*), son las únicas endémicas al estado de Chiapas en México (Ceballos y Rodríguez, 1993). Esto es debido, en gran parte, a que el género *Tylomys* no ha recibido la atención necesaria en cuanto a estudios taxonómicos, sistemáticos y biogeográficos, esto puede ser debido a sus hábitos nocturnos y arborícolas, lo que hace muy difícil su recolecta dentro de las trampas de

uso común (Sherman y Tomahawk), con los métodos convencionales usados por la mayoría de los mastozoólogos.

En términos generales las especies del género son poco conocidas; en México sólo se cuenta con un total de 42 ejemplares en diferentes colecciones científicas, en los Estados Unidos se encuentran 59 ejemplares, además que los ejemplares tipo, de cinco especies, se encuentran en Europa. Tomando en cuenta que la descripción fue realizada en 1866, se cuenta con muy pocos especímenes, además que de dos especies sólo se conoce el ejemplar tipo.

Son varias las incógnitas que se presentan alrededor de las especies del género. La primera de ellas, es el hecho que han sido clasificadas dentro de una subfamilia de arborícolas, y la segunda es la validez de la clasificación actual en siete especies.

No se ha registrado en la literatura un trabajo sistemático para el género *Tylomys*. Los trabajos sobre su taxonomía sólo han determinado cuatro subespecies de *T. nudicaudus* (Goodwin, 1969; Hall, 1981). Otros trabajos determinan su distribución y son repeticiones de otros autores que describen su colecta en puntos específicos. Se ha descrito un poco sobre su biología reproductiva comparada con otras especies (Helm, 1975), quien observa diferencias en patrones reproductivos entre *Ototylomys* y *Tylomys*, (Baker y Petersen, 1965) y estudios aun más aislados sobre otros géneros como *Neotoma*, en donde *Tylomys* solo se utiliza como grupo comparativo (Hooper, 1960).

Por último, la falta de conocimientos en México de las especies *T. bullaris* y *T. tumbalensis*, pueden ser motivo que se encuentren clasificadas como raras dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-094 (SEDESOL, 1994).

HIPOTESIS

Evaluar las relaciones de parentesco con el patrón de distribución actual. Se esperaría que el género fuera de origen centroamericano y su dispersión en México haya ocurrido en el Pleistoceno tardío. En este sentido, es posible que las especies y subespecies del género presentes en la periferia norte del área de distribución (i.e. México) estén más emparentadas con las del norte de Centroamérica, y estas con las de Costa Rica y Panamá.

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la sistemática y biogeografía de las especies del género *Tylomys* (Rodentia: Muridae).

Objetivos particulares

1. Llevar a cabo una revisión taxonómica del género, evaluando la existencia de las siete especies descritas a la fecha.
2. Evaluar las relaciones filogenéticas, y con base en éstas, proponer un patrón biogeográfico. Alternativamente, evaluar las relaciones de parentesco con el patrón de distribución actual.
3. Analizar y resumir la información sobre la historia natural y ecología del género.
4. Evaluar las implicaciones de los resultados para la conservación del género en México y Centroamérica.

METODOLOGÍA GENERAL

Para llevar a cabo la revisión del género, se plantearon tres tipos de análisis: el primero de ellos se basa en las características morfológicas de las especies, pues son básicamente las características que distinguen a las especies desde su descripción original. El segundo, se refiere a la morfometría, es decir, un tratamiento estadístico de variables craneales, y el tercero, un análisis genético con ácido dexosiribonucleico (ADN) con el gen codificante para citocromo b. Estos tres estudios se presentan a manera de capítulos, en donde el método específico es tratado en particular.

Se colectaron ejemplares en campo y se hicieron visitas a museos que presentaran en su acervos ejemplares del género *Tylomys*. Dadas las características del hábitat en que se encuentran las especies del género, se visitaron las áreas naturales protegidas como primera instancia y todos aquellos sitios que pudieran presentar las condiciones adecuadas. Se utilizaron trampas tipo Tomahawk y Havahard de 12 x 30 x 12 para los individuos adultos. En el caso de los individuos inmaduros (más pequeños) fueron utilizadas trampas Sherman de 8 x 15 x 8.

Se utilizó también un rifle calibre .22 mm. Con balas de mostacilla, dado que durante los recorridos nocturnos fue posible localizarlas en los árboles mediante el uso de lámpara sorda de alta intensidad, lo que permite observar un pequeño reflejo de las pupilas y permite colectarlas.

Se solicitó la información de colecciones mastozoológicas del país que pudieran tener en su acervo ejemplares del género *Tylomys*; sólo siete tienen ejemplares pertenecientes a este género. De entre las colecciones extranjeras, el Museo Smithsoniano en Washington D.C. tiene el mayor número de ejemplares. En total se visitaron las siguientes colecciones:

1. Colección Nacional de Mamíferos. Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM).
2. Colección Zoológica Regional del Instituto de Historia Natural del estado de Chiapas (IHNMASTO).
3. Museo de Zoología de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH)
4. Colección de Mamíferos de El Colegio de la Frontera Sur (COMASERN)
5. Colección de Mamíferos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (CB)
6. Colección de Mamíferos del Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma de Veracruz. (IBUV)
7. Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa (UAMI).
8. Museo Nacional de los Estados Unidos. Mammals División. (USNM) Washington D.C.

Se obtuvieron las medidas corporales y craneales de cada uno de los ejemplares (cuadro 1). A cada ejemplar se le asignó un número progresivo y cuatro letras, en donde las dos primeras corresponden al estado, o al país, y las dos segundas a la localidad específica.

Cuadro 1. Formato utilizado para la toma de datos de cada uno de los ejemplares.

**SISTEMATICA Y BIOGEOGRAFÍA DE LAS RATAS ARBORICOLAS DEL GENERO *TYLOMYS*
EN MEXICO Y CENTROAMERICA**

COLECCIÓN _____
 ACRONIMO _____ No. CATÁLOGO _____
 COLECTOR _____
 LOCALIDAD _____
 FECHA DE COLECTA _____ TIPO VEGET. _____
 CORDENADAS _____ SEXO _____ CARC. REPROD _____

Variable	Clave	Medida
Longitud total	LOTO	
Longitud cola	COLA	
Longitud de la pata	PATA	
Longitud de la Oreja	OREJA	
Peso	PESO	
Longitud máxima del cráneo	LOCR	
Longitud del foramen incisivo	LOFI	
Longitud de los molares mandibulares en línea	MOLAM	
Longitud de la mandíbula	LOMA	
Anchura interorbital	ANIN	
Anchura cigomática	ANCI	
Anchura de caja craneana	ANCC	
Longitud de bulla timpánica	LOBU	
Longitud del paladar	LOPA	
Longitud de los molares maxilares en línea	MOLAX	
Longitud de los nasales	LONA	
Anchura a través de los molares (M3)	M3M3	
Anchura del rostro	ANRO	
Altura del cráneo	ALCR	
Altura mandíbula	ALMA	
Puente supraorbital	SUOR	

GRADO DE MADUREZ DENTINA _____
 GRADO DE MADUREZ POR PELAJE _____

COMENTARIOS _____

Se anotaron todo tipo de comentarios sobre cada uno de los ejemplares. Las características distintivas sobre coloración, formas y tamaño del pelo, así como anotaciones individuales sobre lo observado y anotaciones especiales en etiquetas, y en general información que pudiera ayudar a determinar las especies.

CAPITULO I. ESTUDIO MORFOLOGICO.

METODO

El total de ejemplares fue de 103 individuos, de los cuales ocho fueron colectados en campo, dos más fueron sacrificados dado que éstos estaban en cautiverio en el Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad de Veracruz. En campo, los especies del género muestran una marcada preferencia por sitios con vegetación en buen estado de conservación, de preferencia en selvas altas perennifolias, selvas medianas y bosque mesófilo de montaña. Además, deben ser lugares que presenten grandes rocas que forman pequeñas cuevas o huecos con longitud de por lo menos 50 o 60 cm. Otra característica importante, es que, en los sitios de colecta la presencia de agua, ya sea en forma de arroyos, ríos o charcas perennes, lo que fue fundamental para encontrar ejemplares. De manera general, se puede afirmar que sin éstas características, es prácticamente imposible encontrar algún ejemplar de *Tylomys*.

Los 93 ejemplares restantes fueron registros de colecciones científicas. ECOSUR (6 ejemplares); IBUNAM (23 ejemplares); IHNMASTO (8 ejemplares); IIBUV (4 ejemplares); IPNCB (2 ejemplares) UAM-I (1 ejemplar); UNICACH (4 ejemplares); USNM (54 ejemplares). Cuatro ejemplares sólo tienen datos de colecta (dos provenientes de Costa Rica y dos más de El Triunfo en Chiapas), ya que fueron donados por investigadores para el análisis de ADN (hígado conservado en etanol). Los ejemplares correspondieron a las siguientes especies: *T. bullaris* (1); *T. fulviventor* (16); *T. nudicaudus* (61); *T. mirae* (13); *T. tumbalensis* (1); *T. panamensis* (6) y *T. watsoni* (5).

La información sobre las localidades de colecta de los ejemplares se pueden observar en los anexos 1.1 y 1.2. Los 103 ejemplares fueron colectados en 39 sitios (Figura 2), lo que concuerda con la distribución del género (Hall, 1981).

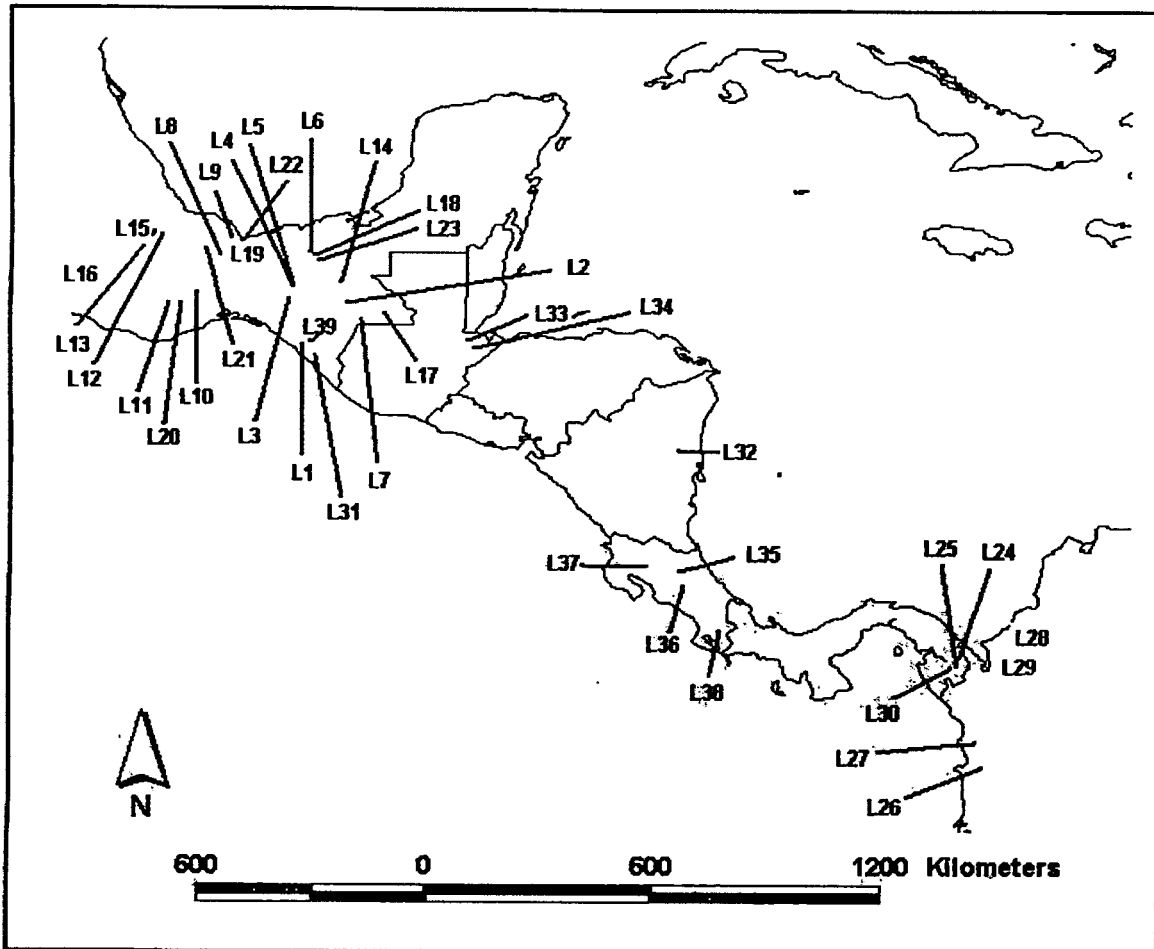


Figura 2. Localidades de colecta de ejemplares del género *Tylomys*.

Se tienen los datos generales de localidad y fecha de colecta, sexo, estado reproductivo y la colección en que están depositados los ejemplares (Anexo 1.3). Durante la revisión de los 103 ejemplares se llevaron a cabo anotaciones especiales de cada uno de ellos sobre los siguientes parámetros: Patrón de coloración dorsal, lateral y ventral en cada uno de los estadios de inmaduros, maduro y adulto; tamaño, forma y coloración de

la cola; largo del pelo, sedosidad y abundancia. En el cráneo se observó su estructura, densidad de acuerdo con la edad (grado de calcificación); posición de estructuras; forma y características de los molares con respecto a la dentina.

RESULTADOS

Entre las especies del género se encuentra un patrón de coloración poco definido, algunos ejemplares son gris oxford oscuro hasta un color canela amarillento (figura 3). El color varía en los tres estadios de edad observados en el análisis morfométrico del presente trabajo. En seis de las siete descripciones, los autores establecen el patrón "rojizo" del pelo en la región dorsal, en *T. bullaris* no se aprecia este patrón porque se trata de un individuo juvenil. El pecho blanco es otro carácter que se hace distinción en las siete descripciones. En cuanto a características craneales, las descripciones son imprecisas y poco definidas para establecer una verdadera identidad en las especies (figura 4).

A continuación se define cada uno de los estadios desde el punto de vista morfológico para el género:

Características de juveniles:

Todos los juveniles de *Tylomys* son muy similares en su coloración, el pelaje es denso de color gris oxford oscuro, pecho muy blanco, el patrón bicolor de la cola es poco notable, aunque sí llega a diferenciarse bien el blanco y el gris oscuro lustroso. El cráneo es frágil (poco osificado) y el puente supraorbital es muy pequeño o en algunos casos no se distingue con facilidad (0.5 a 1.1 mm). Los molares presentan la dentina bien desarrollada en forma de cúspides, el tercer molar se encuentra saliendo o a la mitad de su salida en la mandíbula. La bulla timpánica es muy frágil, observándola a contra luz es opaca claro.



Figura 3. Patrón de coloración en *Tylomys* de algunas localidades de Puebla, Oaxaca y Chiapas en la República Mexicana.

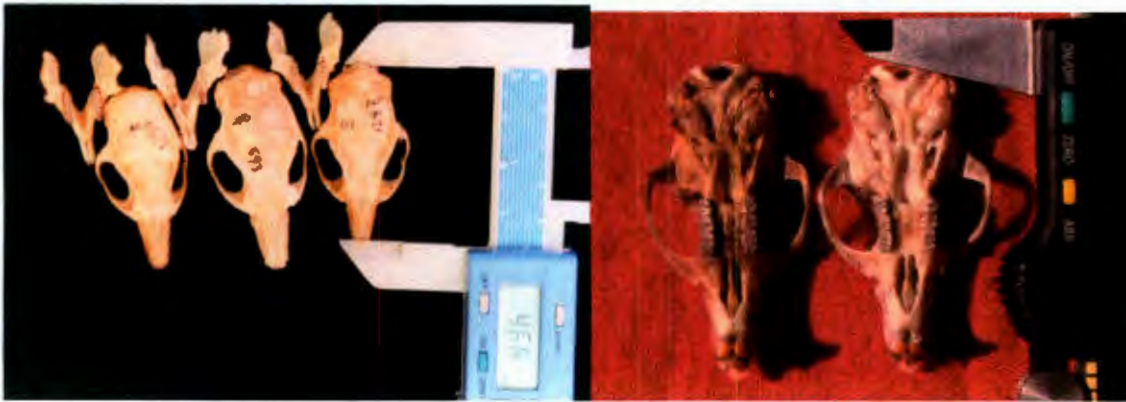


Figura 4. Vista dorsal y ventral de cráneos de *Tylomys*.

Características de maduros:

Los ejemplares maduros dejan de tener el pelo gris para ser invadidos por pelos un poco más largos y que hacia la región distal cambian de tonalidad hacia color ocre canela. Estos se concentran en la línea media dorsal, este cambio define la coloración adulta, pues entre mayor edad, aumenta la cantidad de pelos y estos se toman aún más amarillentos. Esto se relaciona directamente con el grado de madurez, haciendo fácil distinguir el cambio de inmaduro hacia adulto. La cola se toma más bicolor, los colores

son más intensos entre el blanco y el gris oscuro lustroso. El cráneo es más fuerte y sólido, el puente supraorbital se desarrolla desde 1.2 hasta 1.9 mm de ancho. El tercer molar está completamente fuera; la dentina empieza a demostrar desgaste, que se observa porque las cúspides no presentan ángulos piramidales. La bulla timpánica es fuerte y osificada a contraluz, por lo que ya no ofrece un color opaco, sino que tiende al color crema característico de los huesos.

Características en adultos:

Los ejemplares adultos y seniles se caracterizan por tener el pelo ocre amarillento, que le da un aspecto general canela rojizo, hasta un tono amarillento; los pelos grises son de menor tamaño y las puntas de muchos de éstos se toman canela amarillento; aumentando el ancho de la banda de color en la línea media, incluso este llega a invadir toda la región dorsal. El patrón bicolor de la cola se mantiene, pero el blanco disminuye en intensidad hasta un color crema grisáceo. El cráneo es bastante osificado, con suturas muy bien osificadas, lo que Hall (1981) denota como "omamentado". La bulla timpánica es fuertemente osificada, los molares presentan un desgaste amplio en donde la dentina no presenta ningún tipo de cúspide, por el contrario, el esmalte se observa en forma de pequeñas islas. En ejemplares mayores, estas islas ya no existen, mostrando desgaste total; el puente supraorbital es muy grande (1.9 a 3.7 mm), lo que ofrece también ese carácter "omamentado".

Con estos patrones de coloración, aunado a que la estructura del cráneo cambia de acuerdo con la edad de los individuos, además del gran tamaño que presenta el cuerpo para un roedor de la familia Muridae, es comprensible que existieran confusiones para su determinación como especies. Cabe también señalar que algunas especies fueron determinadas por investigadores europeos y otros americanos, lo que hace que los ejemplares tipo de las otras especies no estuvieran disponibles para la época en que se describieron.

En las especies con distribución en México (*T. bullaris*, *T. nudicaudus*, y *T. tumbalensis*) no existe una diferencia entre las especies desde el punto de vista morfológico y el problema de identidad se basa en su patrón de coloración. *T. bullaris* (Figura 5) se describió con base en un solo ejemplar inmaduro, el cual se determinó como una edad dos, es decir, que presentaba el desarrollo de los tres molares, dentina sin desgaste, pero con una longitud total del cuerpo de 324 mm, factores importantes por ser un roedor murido y poder ser considerado un adulto joven. Ello fue la razón por la que se le consideró una especie. Este ejemplar fue colectado por Nelson y Goldman en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas en septiembre de 1895, volviendo a colectar otro ejemplar en Tumbalá Chiapas en octubre de 1896. Este segundo ejemplar, fue considerado dentro de la edad 3 (figura 6), es decir, un individuo maduro joven con la coloración descrita anteriormente, con una longitud total de 448 mm (124 mm más que *T. bullaris*), características que lo hacen diferente de los inmaduros y los adultos de *T. nudicaudus* que seguramente utilizó Merriam (1901) para sus descripciones.



Figura 5. Vista dorsal del ejemplar tipo de *T. bullaris* (NMNH 76058).



Figura 6. Vista dorsal del ejemplar tipo de *T. tumbalensis* (NMNH 76059).

El caso de *T. watsoni* es muy similar, en la revisión de ejemplares no se encontró una diferencia significativa en los patrones de coloración. La única característica que podría ser un carácter distintivo es el color de la piel a la altura del metacarpo en las patas traseras, en donde el color blanco de las patas que caracteriza a las demás especies de *Tylomys*, es un poco más oscuro y llega en algunos casos hasta el inicio de los dedos. Esta característica es también observada en algunos ejemplares de Chiapas, por lo que es muy difícil distinguir por esa característica a una especie. Este carácter puede ser atribuible a la separación geográfica de las poblaciones en Costa Rica y Panamá con respecto a las de México, Guatemala y Nicaragua.

En los ejemplares de *T. panamensis*, se encontró que el patrón de coloración es muy parecido a las especies *T. bullaris*, *T. nudicaudus*, *T. tumbalensis* y *T. watsoni*, sin embargo, las características craneales son notablemente diferentes, pues el tamaño de la bóveda craneana (figura 7) es más elevada, ofreciendo una forma "globosa", debido a que los huesos parietales son más curvos y elevados. Este carácter es notorio en comparación con el de las demás especies, las cuales presentan el carácter aplanado a que hacen referencia en las descripciones originales.

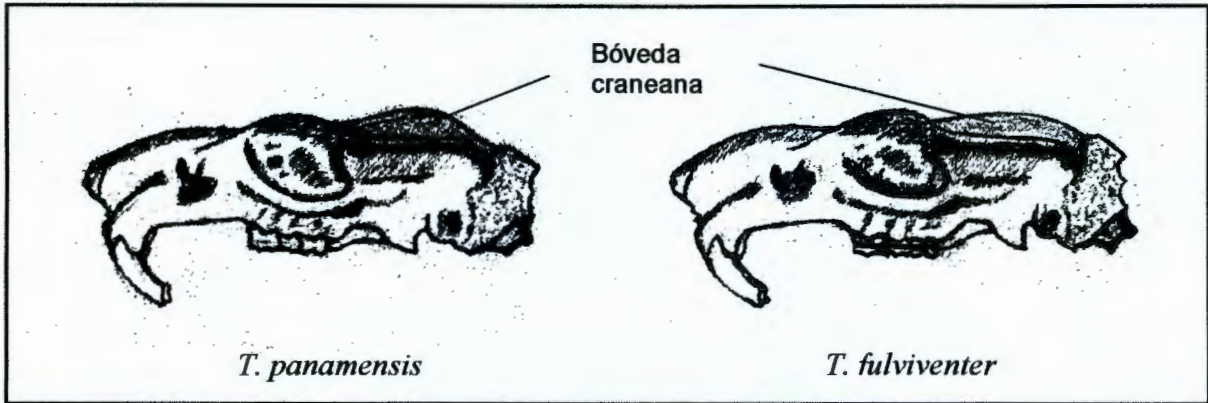


Figura 7. Vista lateral de los cráneos de *T. panamensis* y *T. fulviventor*.

Entre *T. mirae* y *T. fulviventor* no existen diferencias craneales, el patrón de coloración es muy similar; estas dos especies son las más “ocre – rojizo” respecto al resto (figura 8). A diferencia de las demás especies, estas dos sí tienen una característica distintiva importante, pues ambas presentan una mancha ocre en el vientre, muy notoria (figura 9), hecho que las hace ver idénticas y entre ellas no se encuentran distinciones especiales. Esta idea es también apoyada por Cabrera (1961), Emmons y Feer (1997) y Reid (1997).



Figura 8. Coloración de *T. fulviventor* (NMNH 310601)



Figura 9. Vista ventral de *T. fulviventor* (A) y *T. mirae* (B). Nótese como el color gris del dorso invade la región ventral blanca, además se muestra la línea color canela en la región media ventral. Ejemplares de NMNH.

Otra diferencia significativa es que *T. fulviventor* y *T. mirae*, presentan en la línea distal de los molares superiores e inferiores una línea oscura dispuesta a manera de banda, incluso en los individuos juveniles (Figura 10).

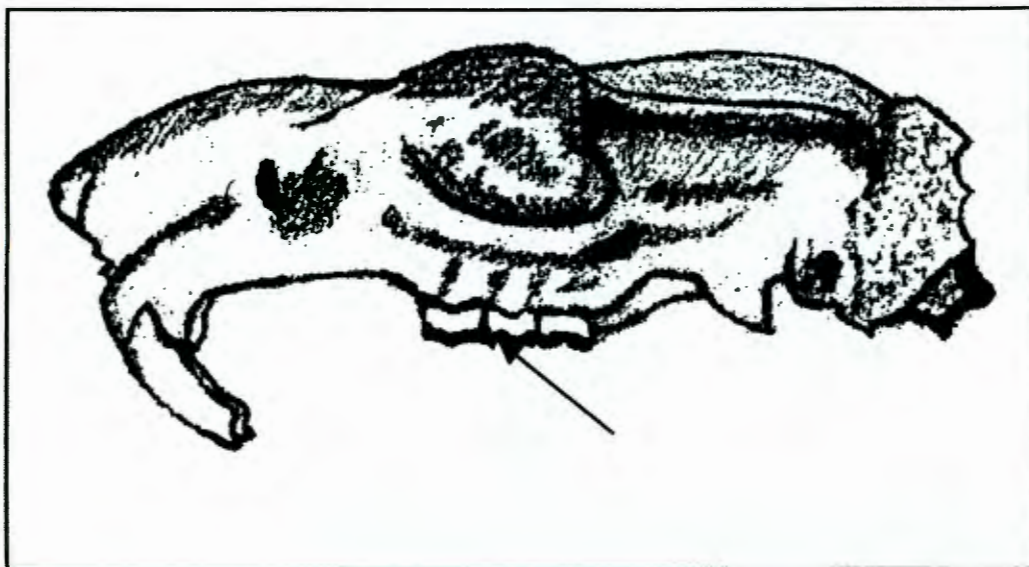


Figura 10. Vista dorsal de cráneo de *T. fulviventer* donde la flecha muestra la línea oscura dorsal en región distal de los molares.

CONCLUSIONES

En general, los patrones morfológicos del género son muy similares entre sí, al igual que las características craneales, sin embargo, se pueden establecer con severidad diferencias significativas e importantes para distinguir a las especies desde el punto de vista morfológico. Con la finalidad de ofrecer un mejor panorama, se han agrupado las especies de acuerdo con sus características generales de la siguiente manera:

Grupo 1

T. nudicaudus

T. bullaris

T. tumbalensis

T. watsoni

Grupo 2

T. panamensis

Grupo 3

T. fulviventer

T. mirae

Tomando en cuenta la coloración, tamaño de los individuos y características craneales, no es posible establecer de manera significativa una diferencia entre las especies del grupo 1, por lo que se propone unir a *T. bullaris*, *T. nudicaudus*, *T. tumbalensis* y *T. watsoni* en una sola especie, que de acuerdo con el artículo 23 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, correspondería a *T. nudicaudus*, por ser la primera descrita.

El grupo 2, estaría conformado por *T. panamensis*, la cual se considera con características únicas desde el punto de vista morfológico, por lo que esta especie se encuentra bien definida.

En el grupo 3, *T. fulviventor* y *T. mirae* comparten características morfológicas únicas que las diferencian de las otras especies, pero se sugiere sean tratadas como una sola especie y se denomine como *T. mirae*, de acuerdo al artículo 23 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Tomando en consideración los actuales parámetros para definir especies, es necesario llevar a cabo análisis más profundos que apoyen esta separación morfológica, por lo que es necesario un análisis morfométrico.

CAPITULO II. ESTUDIO MORFOMETRICO.

METODO

Los ejemplares fueron obtenidos como se explicó en la metodología general y en el capítulo 1 de morfología. Para las medidas craneales se utilizó un vernier digital marca Mitutoyo con aproximación de 0.01 mm. Para las medidas bilaterales siempre se midió el lado izquierdo para evitar efectos de asimetría. Cada ejemplar se ubicó en alguna categoría de edad, con base al desgaste de los molares, bajo el método propuesto por Hoffmeister (1951) y Cervantes, *et al.*, (1993). (En la figura 11 puede observarse cómo fueron tomadas las medidas).

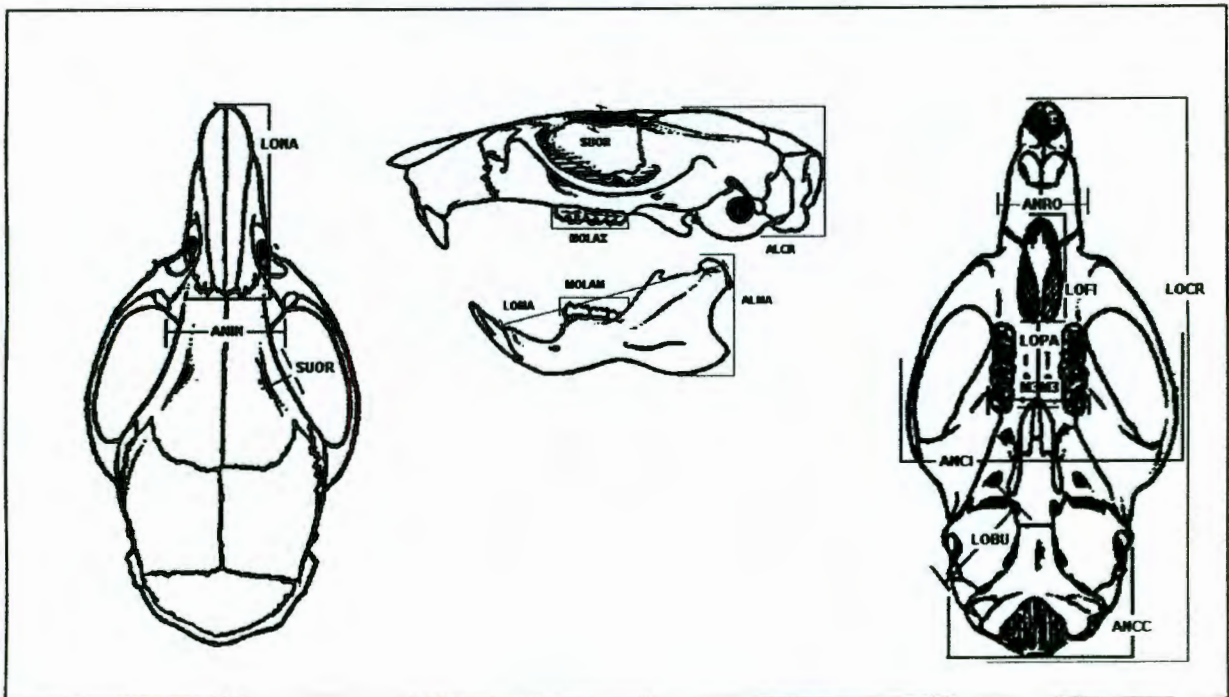


Figura 11. Forma en que fueron obtenidas las medidas craneales con vernier digital.

Se analizó la normalidad y probabilidad de que las 16 variables craneales fueron tomadas bajo las mismas condiciones de error, con el programa estadístico JUMP Ver. 4.2.2. De las especies *T. bullaris* y *T. tumbalensis* sólo se tienen las medidas del

ejemplar tipo, pues no existe ningún otro ejemplar en colecciones, por lo que no fue posible realizar un análisis de varianza. Sin embargo, se llevó a cabo un análisis de agrupamiento (cluster) por promedio con todos los ejemplares, sin importar edad ni sexo, para observar la tendencia del grupo en conjunto.

Posteriormente se realizaron análisis de componentes principales: 1) a todo el conjunto sin importar sexo ni categoría de edad, 2) considerando sólo los machos, 3) sólo hembras y 4) uno por cada grupo de edades. Esto se hizo con la finalidad de elegir aquellas variables que ofrecieran una separación significativa entre las especies, y después aplicar otro análisis de agrupamiento (Cluster) para determinar así el grado de afinidad entre los ejemplares de distintas localidades.

RESULTADOS

Las medidas tanto corporales como craneales pueden ser observadas en el anexo 2.1, los signos de interrogación denotan que no fue posible medir esos parámetros, ya sea por las malas condiciones de los cráneos (fragmentados), o porque sólo se tenía la piel en colección. Se pudo determinar el sexo únicamente de 47 machos y 35 hembras, de los restantes no fue posible determinar el sexo, debido a que la etiqueta, no contaba con esa anotación, porque se trataba de especímenes con sólo el cráneo, o bien que carecían de alguna característica sexual morfológica notoria.

En cuanto a las edades, fueron divididas en las cinco categorías propuestas, sin embargo, en la categoría cinco solo se encontró un individuo y se fusionó con los de categoría cuatro. Además, al eliminar aquellos ejemplares con el cráneo dañado y que solo tenían algunas medidas craneales. Se agrupó a los individuos de edad uno y dos como inmaduros, los que correspondieron a la edad tres como maduros, y el grupo de adultos mayores, conformándose tres categorías de edades en la siguiente manera:

Edades	1 y 2	20 individuos.	Inmaduros
Edad	3	48 individuos.	Maduros
Edades	4 y 5	17 individuos.	Adultos
Total		85 individuos.	

Los valores obtenidos para los análisis de normalidad y la probabilidad de cada una de las variables, demuestran que todas las medidas en su conjunto son estadísticamente confiables para su análisis (cuadro 2), dado que los valores de probabilidad (t W -Shapiro – Wilk- donde el valor de $P < 0.05$) ofrecen un 95 % de confianza para 85 ejemplares.

Cuadro 2. Medidas promedio, normalidad y probabilidad de los datos obtenidos para todos los ejemplares.

Tipo medida	Media	Desv. Estand.	Error Estand.	Coef. de Var.	Normalidad (W)	Probabilidad (<W)
LOCR	47.09	5.53	0.59638	11.74	0.95	0.0082
LOFI	8.36	1.04	0.11	12.4	0.94	0.0016
MOLAM	8.87	0.58	0.06	6.5	0.95	0.0242
LOMA	23.65	3.60	0.38	15.23	0.91	< 0.0001
ANIN	9.04	1.10	0.11	12.22	0.92	< 0.0001
ANCC	16.19	1.33	0.14	8.26	0.97	0.2645
LOBU	6.66	0.72	0.07	10.85	0.95	0.0369
LOPA	7.8	0.92	0.10	11.89	0.94	0.0010
MOLAX	8.46	0.52	0.05	6.14	0.94	0.0025
LONA	16.18	2.50	0.27	15.48	0.96	0.1242
M3M3	8.63	0.69	0.07	8.08	0.94	0.0028
ANRO	8.55	1.00	0.10	11.79	0.96	0.0692
ALCR	11.54	0.93	0.10	8.06	0.93	0.0006
ALMA	12.75	2.04	0.22	16.00	0.95	0.0275
SUOR	1.82	0.71	0.07	39.29	0.97	0.1913

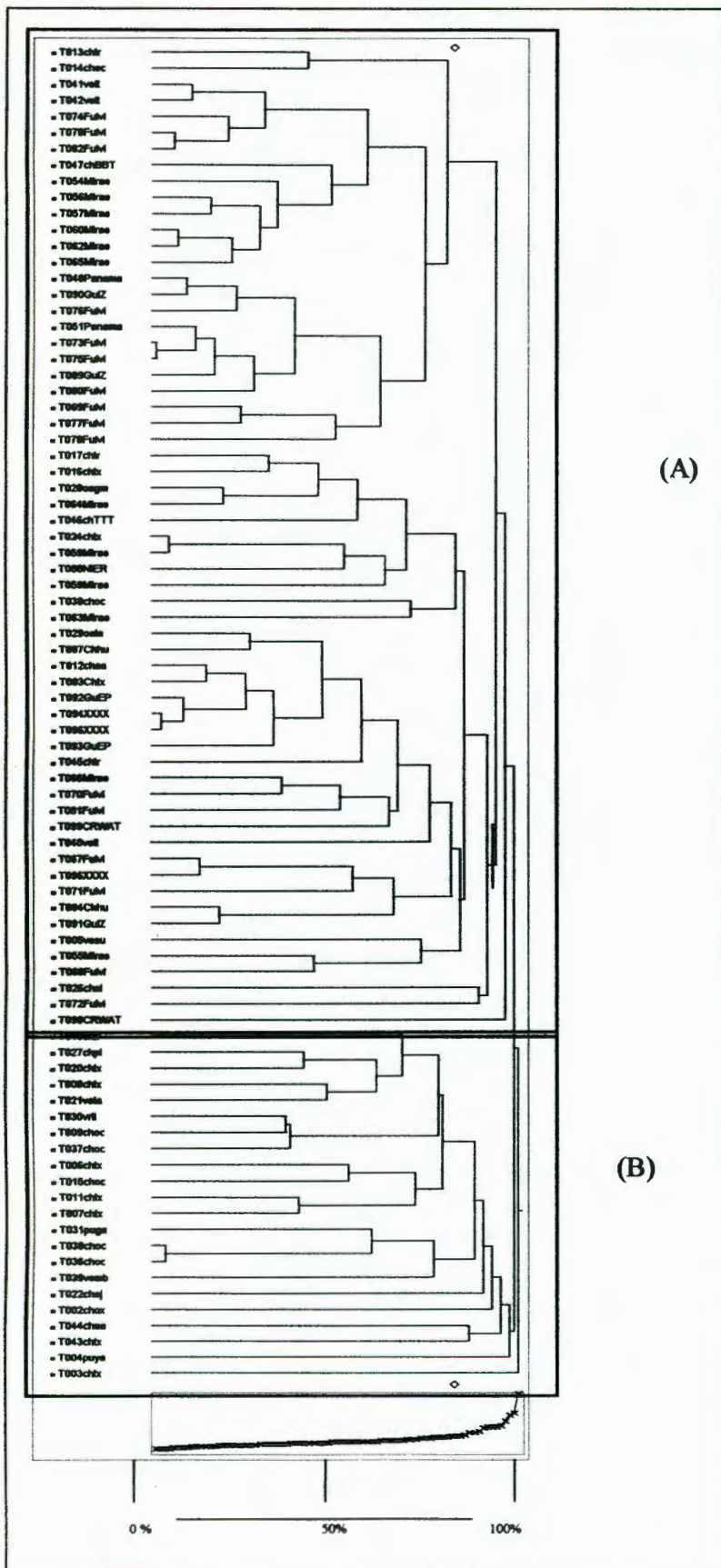
Se utilizaron 81 ejemplares, porque no fue posible obtener las medidas del total de ejemplares, para los análisis de agrupamiento (con 16 variables) con todos los individuos (sin considerar sexo y edad). El dendrograma resultante (figura 12), muestra

tres grupos en una proporción del 95%, el primero es solamente un ejemplar (T003 ChTx), el segundo (figura 12B) representa por 22 ejemplares, todos correspondientes a México de la especie *T. nudicaudus* de los estados de Chiapas, Oaxaca, Puebla y Veracruz.

El grupo de la figura 12A, presenta 61 individuos, de los cuales 31 son de Colombia, Ecuador y Panamá con las especies *T. fulviventor*, *T. mirae*, *T. panamensis* y *T. watsoni* que representa un 52.5%. Los 28 restantes (47.5%) son de Guatemala, México (estados de Chiapas y Veracruz) y Nicaragua, cuatro corresponden a *T. nudicaudus* y los ejemplares tipo de *T. bullaris* y *T. tumbalensis*.

Los dendrogramas resultantes de cada una de las categorías de edad y de ambos sexos pueden ser observados en el anexo 2.2.

Para tener mayor objetividad se realizaron los análisis de componentes principales. En todos los casos la toma del factor uno y dos explican en un 95% la separación de por lo menos una variable. El primero de ellos, donde se toma en cuenta a todos los especímenes como una sola muestra, sin importar edad y sexo. Esto se hizo dado que el número de ejemplares para las siete especies es muy bajo, además de que se debió considerar que de dos especies (*T. bullaris* y *T. tumbalensis*) sólo existen los ejemplares tipo (figura 13). De este análisis se desprende que el parámetro MOLAM es uno de los componentes que pudieran ofrecer distancias significativas entre las especies.



(A)

(B)

Figura 12. Dendrograma del análisis de agrupamiento para todos los ejemplares sin considerar edad ni sexo.

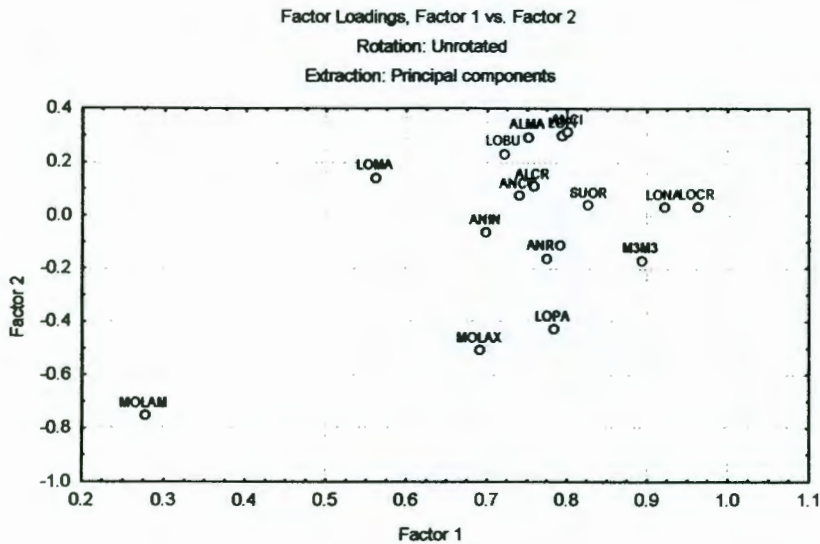


Figura 13. Componentes principales de todas las medidas craneales sin importar sexos.

El resultado del grupo de hembras puede observarse en la figura 14, en donde el parámetro MOLAM , nuevamente se separa, hasta en un 80 % con respecto a las demás variables .

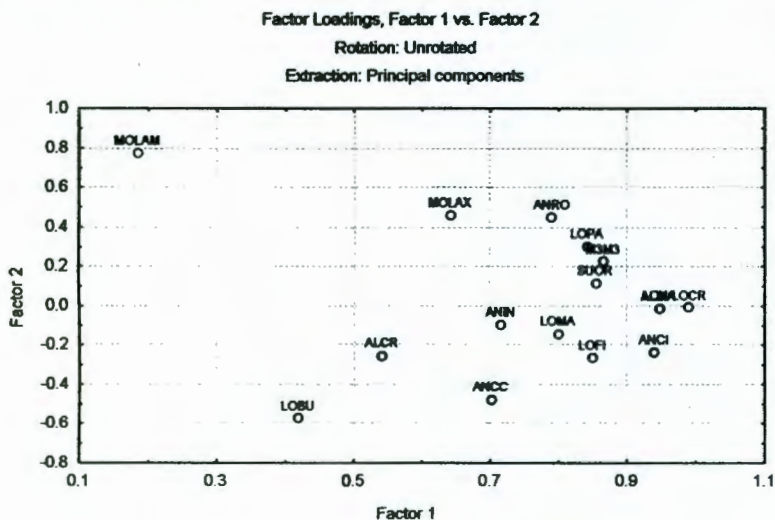


Figura 14. Componentes principales de medidas craneales de hembras.

Los resultados obtenidos de las medidas craneales de los machos, se observa en la figura 15. En este caso se separan los parámetros de MOLAM, MOLAX y ANCC hasta en un 80% con respecto a las demás variables.

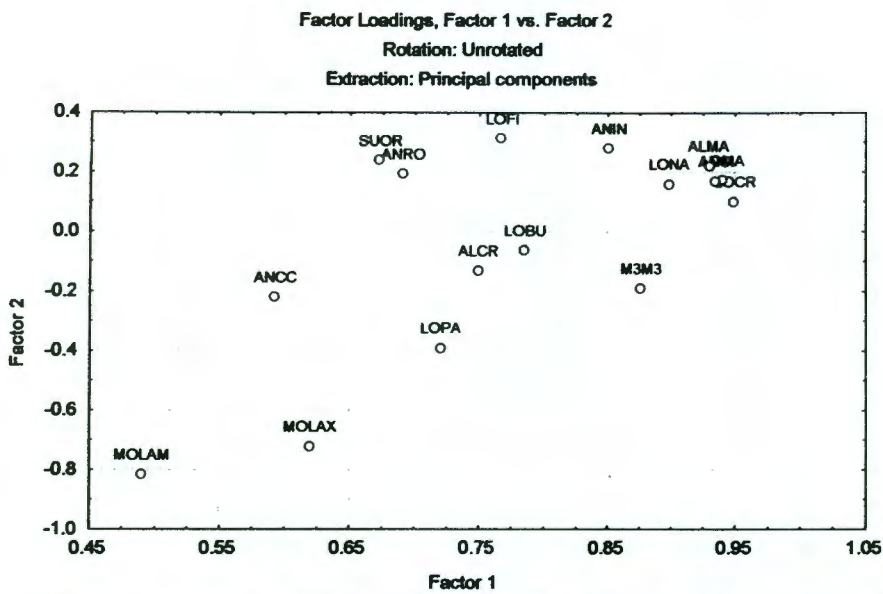


Figura 15. Componentes principales de medidas craneales solo machos.

Los componentes principales de los grupos de edades en juveniles, maduros y seniles se muestran en las figuras 16, 17 y 18 respectivamente. De estos destacan LOPA, ANCC, LOFI, ALCR, SUOR, ALMA y ANIN.

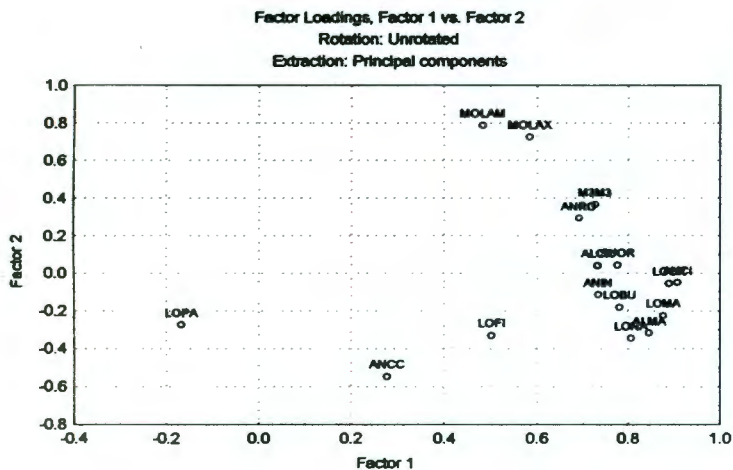


Figura 16. Componentes principales de los ejemplares del grupo juveniles.

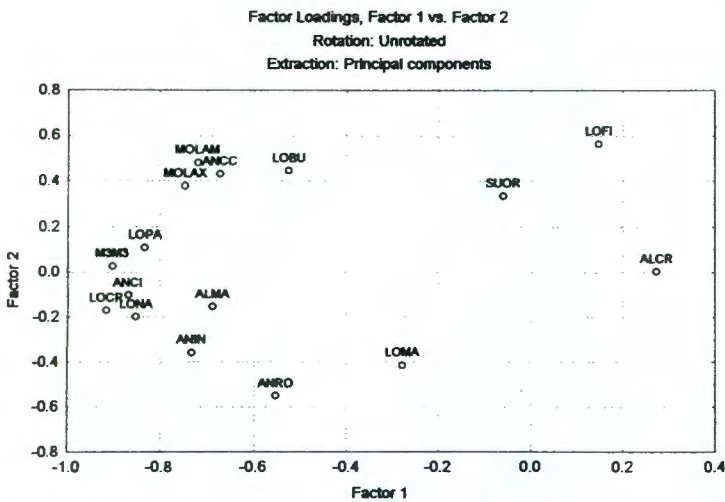


Figura 17. Componentes principales de los ejemplares del grupo maduros.

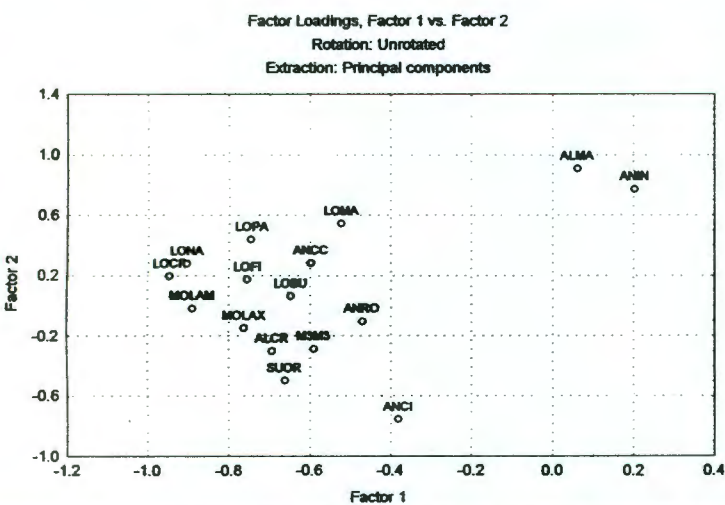


Figura 18. Componentes principales de los ejemplares del grupo seniles.

El resultado general del análisis de componentes principales es la distinción de MOLAM (Longitud de los molares mandibulares en línea), MOLAX (Longitud de los molares maxilares en línea) y ANCC (Anchura de caja craneal), LOPA (Longitud del paladar), LOFI (Longitud del foramen incisivo), ALCR (Altura caja craneana), SUOR (Anchura del puente supraorbital), ALMA (Altura de la mandíbula) y ANIN (Anchura interorbital).

Con estas nueve variables se realizó un nuevo análisis de agrupamiento que se observa en la figura 19, éste se compone de 83 ejemplares formando cinco grupos en una proporción del 95%. El primero y el segundo (figura 19 D) presenta dos ejemplares, uno de Costa Rica (*T. watsoni*) y otro de México (*T. nudicaudus*). El tercer grupo (figura

19C) lo conforman 28 ejemplares, 25 de ellos pertenecientes a la especie *T. nudicaudus* (89.2%) y tres individuos de *T. mirae* (10.2%). El cuarto agrupamiento (figura 19B) conformado por dos ejemplares uno correspondiente a *T. fulviverter* y otro a *T. nudicaudus*. El quinto y último presenta 51 individuos (figura 19A) conformado por las siguientes especies: *T. nudicaudus* (22; 43.3%); *T. bullaris* (1; 1.9%); *T. tumbalensis* (1; 1.9%); *T. watsoni* (1; 1.9%); *T. panamensis* (2; 3.8%); *T. fulviverter* (15; 29.5%); *T. mirae* (9; 17.7%).

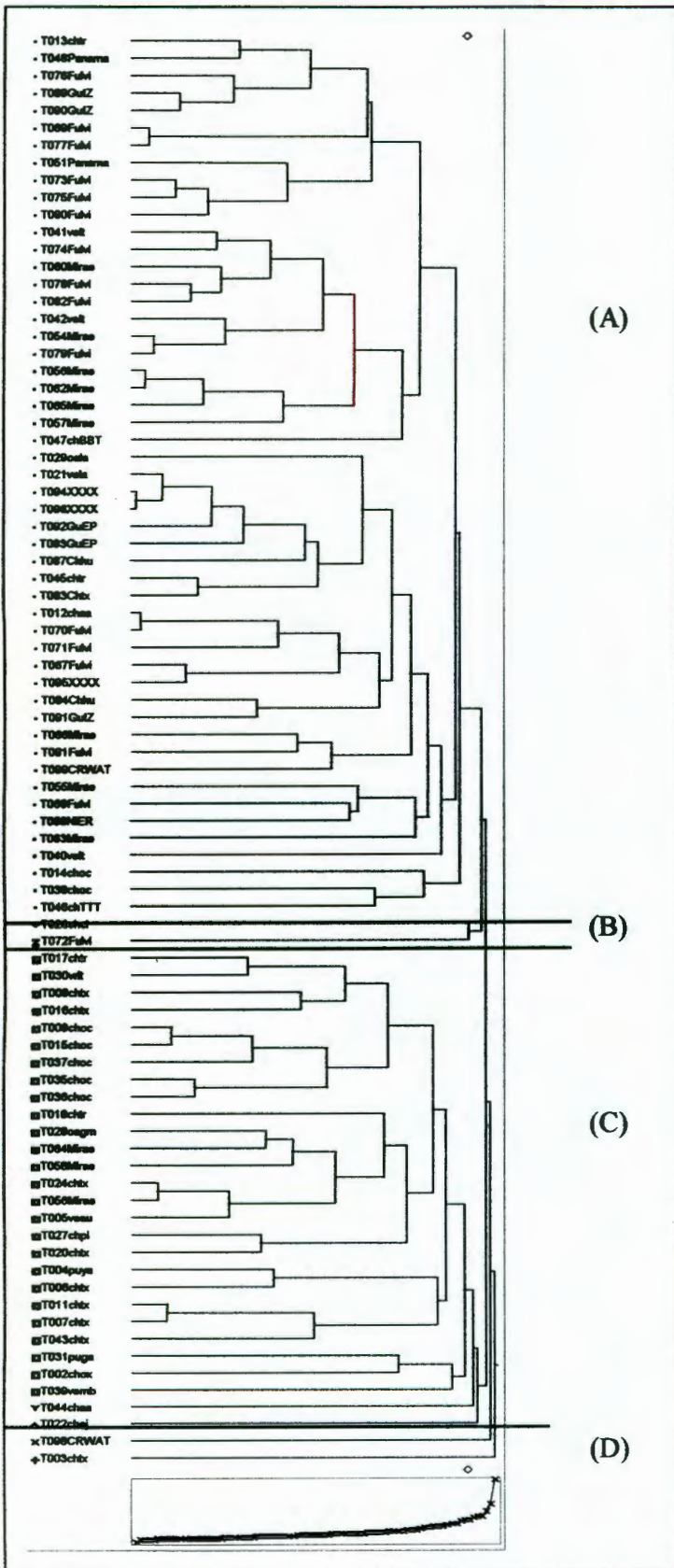


Figura 19. Dendrograma mostrando el resultado con nueve variables MOLAM, LOBU, MOLAX, ANCC, LOPA, ALCR, LOFI, AI.MA ANTN

CONCLUSIÓN

Se llevaron a cabo dos análisis de agrupamiento, considerando todas las posibles variantes entre las diferentes edades y sexos, así como de las variables obtenidas de los componentes principales. Para observar los resultados de los dendrogramas (figura 12 y 19) se hicieron gráficas con el número de individuos de cada grupo y las especies acomodadas en orden de Norte a Sur como se observa en la figura 20.

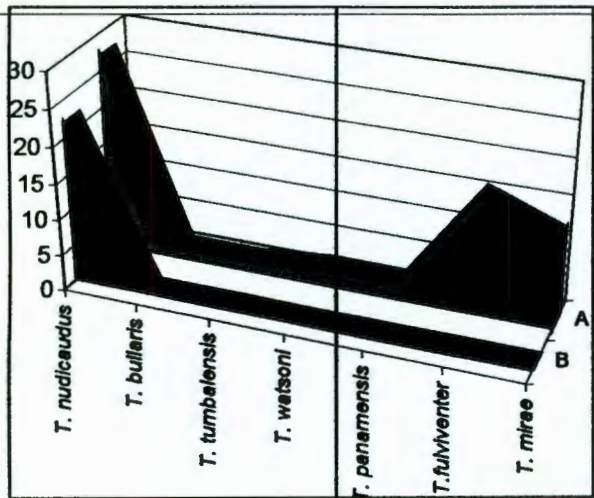


Figura 5

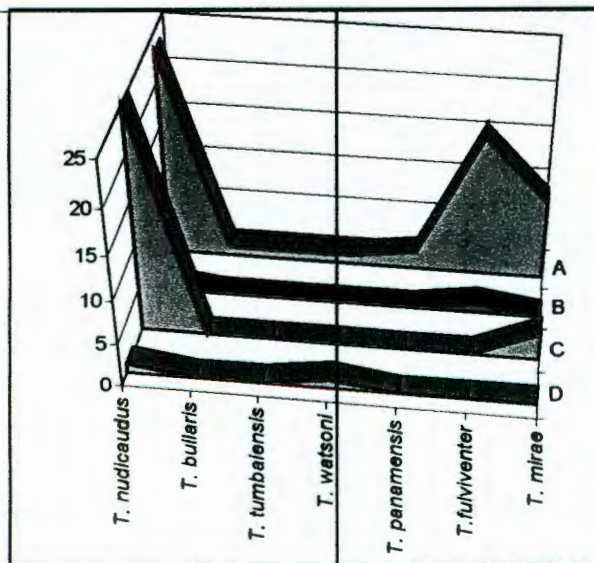


Figura 12

Figura 20. Gráficos de los resultados de los dendrogramas de las figuras 5 y 12.

En las dos gráficas se observa una tendencia a formar dos grandes grupos. El primero de ellos compuesto por las especies de *T. nudicaudus*, *T. bullaris*, *T. tumbalensis* y *T. watsoni* y el segundo por las especies *T. panamensis*, *T. fulviventis* y *T. mirae*, formando dos regiones para el género como se puede observar en la figura 21.

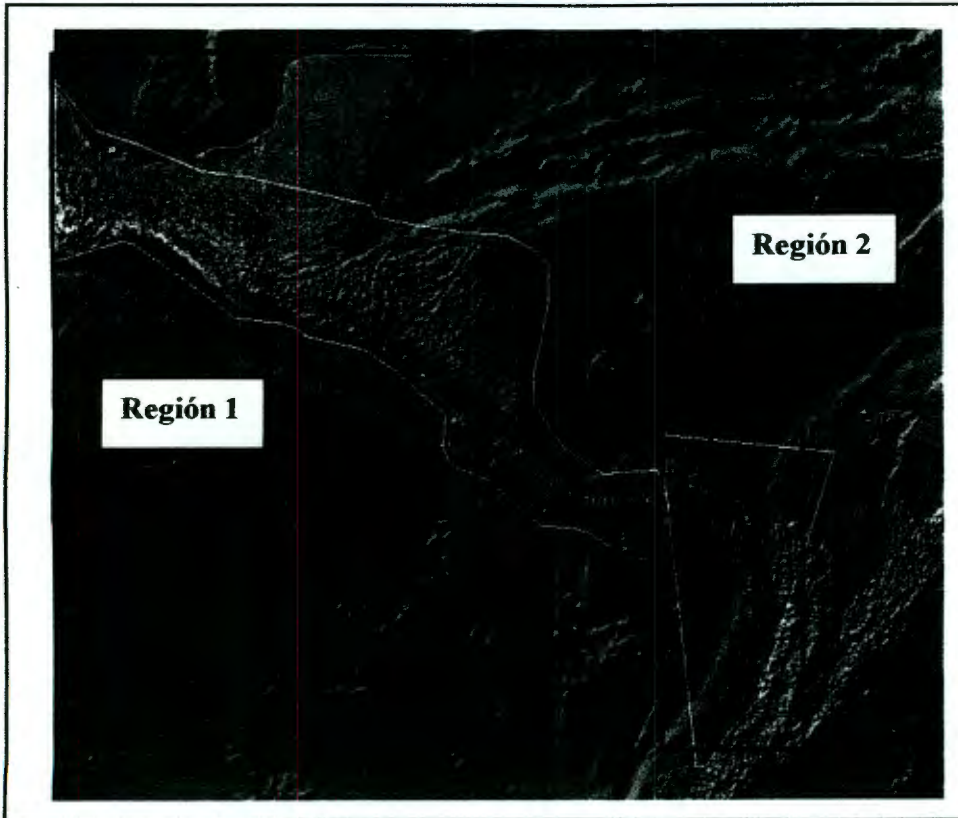


Figura 21. Ubicación geográfica de las regiones resultado del análisis de agrupamiento.

CAPITULO III. ANÁLISIS DE ADN

METODO

El ácido desoxirribonucleico (ADN) genómico, fue extraído de hígado de los ejemplares recolectados en campo, en el caso de los ejemplares de museo se cortó un pedazo de piel (de 45 a 79 mg) de la costura media ventral, donde se encuentra mayor cantidad de piel, esto sólo se llevó a cabo en seis ejemplares. Todos los ejemplares fueron costurados de nuevo para no denotar la extracción. En el caso de los hígados, fueron puestos en etanol al 70% (v/v) y después cambiados a una concentración del 96%. En ambos casos, la extracción del ADN se efectuó siguiendo el procedimiento de lisis celular (Fetzner, 1999). Sólo en el caso de las pieles, se utilizó hasta 50 mg, partiendo la piel en pedazos lo más pequeño posible y con hígado 30 mg.

La visualización de la integridad del ADN genómico, se efectuó con cámaras horizontales de electroforesis en gel de agarosa al 0.8% (p/v) en medio TAE 1X (Tris – acetato 40 mM, EDTA 1 mM ph 8), con tampón de carga de 3µl de muestra y 3µl de colorante (glicerol 50%, azul de bromofenol y agua v/v). El corrimiento fué constante a 80 watts durante 60 minutos y teñidos con bromuro de etidio (10 mg/1ml en TAE 1X), observadas mediante luz ultravioleta y fotografiadas por medio de la cámara digital y el programa de análisis de imagen para geles EDAS 290. El ADN genómico fue cuantificado mediante espectrofotómetro, midiendo a 260 nm, de una solución diluida 1:500 y 1:1000, asumiendo que $1U A_{260} = 50 \mu\text{g/ml}$.

Los datos de ADN son derivados de la secuenciación del gene Citocromo b, proveniente del ADN mitocondrial, que se presenta en una doble hélice de forma circular de aproximadamente 16,569 pares de bases (pb), que está compuesto por una región codificante para 37 genes. Uno de estos genes es el codificante del Citocromo b, que presenta alrededor de 1,140 pares de bases (Higuchi, *et al.*, 1988). Este gene ha sido

utilizado exitosamente para inferir relaciones filogenéticas entre miembros de distintos grupos de roedores (Arbogast, 1999; Bradley, *et al.*, 2000; Harris, *et al.*, 2000; Irwin *et al.*, 1991; Sullivan *et al.*, 1997). Este gene tiene una tasa de evolución considerablemente alta, sin embargo, dado que las mitocondrias son herencia exclusiva de las hembras, sólo permite evaluar relaciones de parentesco entre taxa cercanos.

Para la amplificación de este gene se utilizaron oligonucleótidos señuelo "primers", (Gibco BRL Life Technologies), con posición conocida dentro de la secuencia del citocromo b, siendo éstos los siguientes:

Nombre Primer	Secuencia	Posición	Número
MVZ-05-M	CTT GAT ATG AAA AAC CAT CGT TG	L-14115	1
MVZ-45-M	GTH ATA GCH ACA GCA TTY ATA GG	L-14527	2
L-15162-M	TGC YCT YCC ATG AGG RCA RAT ATC	L-14554	3
MVZ-41	CAC CCT TAY TAY ACM AYY AAA GA	L-14821	4
MVZ-17	ACC TCC TAG GAG AYC CAG AHA AYT	L-14904	5
MVZ47	CCA GACAAT TWY ACH CCA GCA AAY C	L-14947	6
MVZ-04-M	CCT CAR AAK GAT ATT TGB CCT C	H-14542	7
MVZ-16	TAG GAA RTA TCA YTC TGG TTT RAT	H14940	8
MVZ-14-M	TCT TCA TCT YHG GYT TAC AAG AC	H-15309	9

Estos oligonucleótidos fueron seleccionados de acuerdo con Smith y Patton (1993), siguiendo los procedimientos convencionales de la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) bajo el protocolo de Erlich (1989). Se realizó con tubos "Ready to Go PCR Veda's" de Amersham Pharmacia Biotech, los que contienen la enzima Taq ADN polimerasa, medio de amplificación (Cloruro de magnesio y Cloruro de potasio en tampón Tris-HCl), así como los Deoxinucleotidotriposfosatos (dNTP's) en perla liofilizada para un volumen final de 25 µl de la manera siguiente:

Oligonucleótido	1 μ l [1 μ mol]
Oligonucleótido	1 μ l [1 μ mol]
Muestra de ADN	1 μ l (130 ng/ μ l)
Agua bidestilada	22 μ l
Volumen de reacción	25 μ l

Las temperaturas de reacción fueron las siguientes: 94° (4'); 94° (1'); 50° (1'); 70° (1') 36 ciclos y 72° (4') de acuerdo con Irwin *et al.*, 1991; Sullivan *et al.*, 1997. Para la visualización de las bandas se utilizó gel de agarosa al 1.5 % (p/v), siguiendo el procedimiento del ADN genómico pero con tiempo de corrimiento de 80 minutos. El tamaño del fragmento se observó por comparación directa con el marcador de tamaños (Gibco BRL Ladder 100 bp).

Se llevaron a cabo varias pruebas para ver qué combinación de oligonucleótidos presentaba mejores resultados como 1- 9; 1-8; 2-6; 2-9; 2-8; 2-7; 3-8; 3-9; 4-8 y 4-9 y con ADN extraído de piel y de hígado.

El fragmento obtenido en la PCR se purificó para eliminar todos los residuos de enzima, sales y nucleótidos no incorporados a la amplificación provenientes de los productos de la PCR. Se utilizó solución amortiguadora de captura de acuerdo a los lineamientos del fabricante (Amersham Pharmacia Biotech GFX™ PCR and Gel Band).

En la reacción de PCR para secuenciación se utilizaron los Oligonucleótidos en una concentración 3 p moles y con 60 ng de ADN con 25 ciclos de 96 ° (10"); 50 ° (5") y 60 ° (4'). El volumen total fue secado y rehidratado con 8 μ l en "Thermo Sequenase Big Dye" y desnaturalizado a 90° por 2', éste fue utilizado como tampón de carga para el gel de acrilamida utilizado por el secuenciador automático (ABI PRISM 377 PERKIN ELMER).

Para confirmar la veracidad de las secuencias generadas, la cadena complementaria fue secuenciada con una combinación de oligonucleótidos externos e internos. Finalmente, las secuencias se alinearon para que la comparación se realizara entre posiciones homólogas de las bases (Mindell, 1991), y se editaron utilizando el programa Sequencher (version 3.1; Gene Codes Corporation). Todas las secuencias fueron comparadas vía internet con el Gen Bank NCBI Blast (National Resource for Molecular Biology information <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>) para observar la similitud con otras especies así como la veracidad de la secuenciación. Para el análisis filogenético, cada posición de los nucleótidos fue considerada como un carácter discreto con cuatro estados (G, A, T, C), y como grupo externo fue utilizado la secuencia del gen codificador del citocromo b de *Neotoma mexicana* por ser uno de los géneros más cercanos y polarizar los caracteres y determinar cuáles son ancestrales y cuáles derivados.

Para los análisis filogenéticos, primeramente se evaluó qué modelo se utilizaría de parsimonia y máxima verosimilitud "likelihood" (Modeltest computer Posada y Crandall, 1998) y posteriormente se llevó a cabo el análisis filogenético con el programa PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, 4.0b 8-Swofford 2001). El objeto de emplear ambos enfoques fue evaluar la consistencia en la topología de los cladogramas bajo diferentes suposiciones en relación con la evolución de los caracteres. La congruencia entre distintos métodos se considera como un elemento de confiabilidad de los árboles filogenéticos (Kim, 1993; Miyamoto y Fitch, 1995). Como grupo externo fue utilizada la secuencia de *Neotoma mexicana* (Gen Bank NCBI Blast).

RESULTADOS

Se extrajo con éxito el ADN de 15 muestras de un total de 22, de la siguiente manera:

CLAVE	LOCALIDAD	PIEL	HIGADO
T002	Chiapas Oxchuc	X	
T003	Chiapas El Triunfo	X	
T010	Chiapas Tumbalá	X	
T011	Chiapas Tuxtla Gutiérrez	X	
T015	Chiapas El Ocote	X	
T017	Chiapas El Triunfo	X	
T018	Chiapas El Triunfo	X	
T038	Veracruz Monte Blanco		X
T039	Veracruz, Monte Blanco		X
T045	Chiapas Tumbalá	X	
MR10	Chiapas El Triunfo		X
MR11	Chiapas El Triunfo		X
GCCR	Costa Rica Villa Neilly		X
FCCR	Costa Rica Villa Mills		X

El ADN de piel fue el más difícil de extraer, pues en la mayoría de las pruebas éste resultó muy fragmentado, pudiendo deberse a la cantidad de proteínas y grasas que se

presentan en este tejido. Algunas de las muestras de extracción de ADN pueden ser observadas en la figura 22.

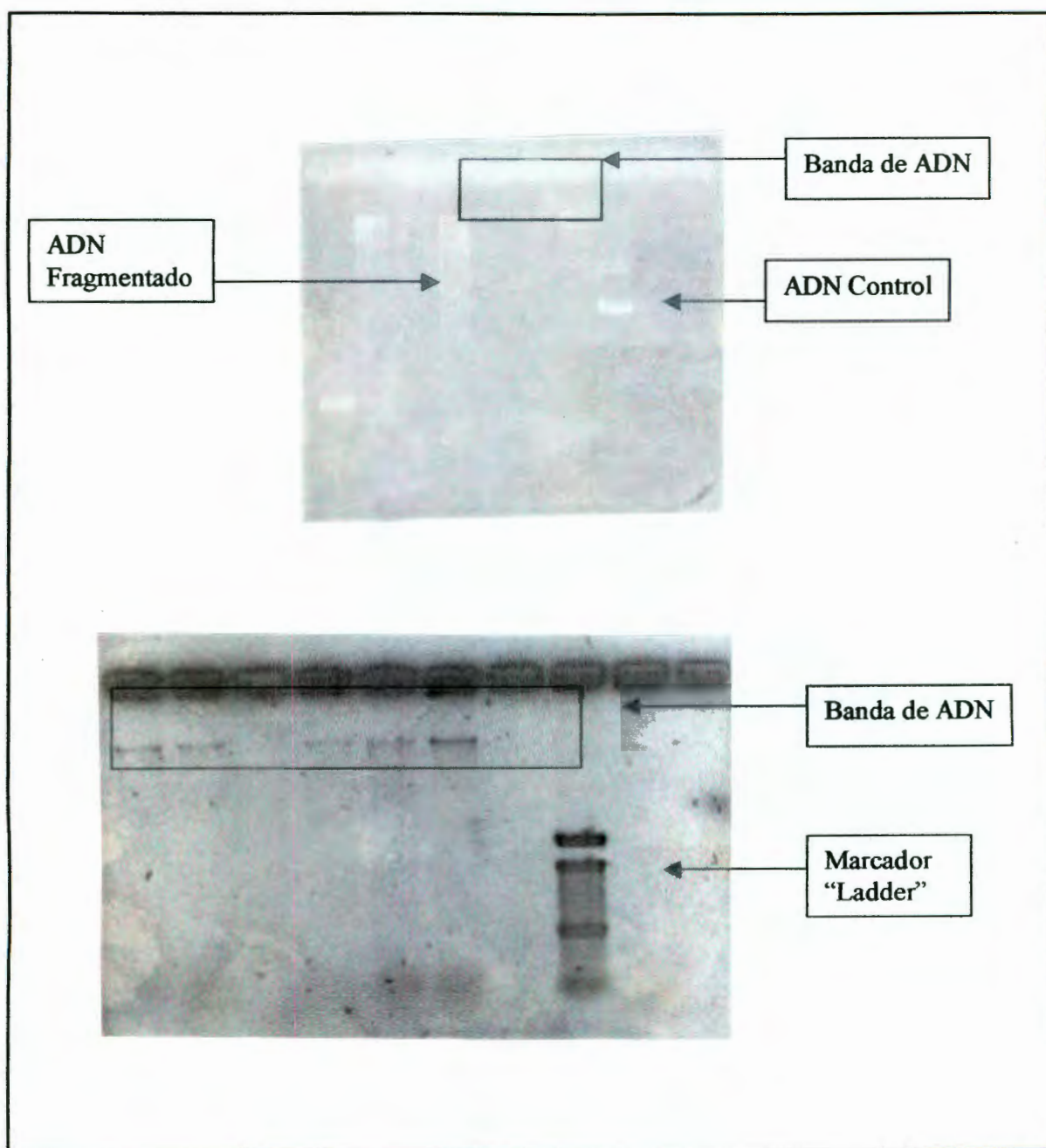


Figura 22. Visualización del ADN genómico en gel de agarosa al 0.80 %.

Con el ADN extraído se iniciaron las pruebas para amplificación probando con 60, 80, 90, 100, 120 y hasta 260 ng de la muestra. Con el ADN de piel la amplificación fue más lenta y fue necesario llevar a cabo mayor número de pruebas, esto debido a la fragmentación y posiblemente a la cantidad de proteínas de la piel, y fue necesario hacer varios ensayos con distintas combinaciones de oligonucleótidos, que en el caso del obtenido de hígado fue posible en casi todas las combinaciones entre internos y externos. Para el ADN de piel sólo fue posible amplificar la combinación MVZ-05 (interno) y MVZ-16 (externo) con 726 bp. Las bandas obtenidas pueden observarse en la figura 23.

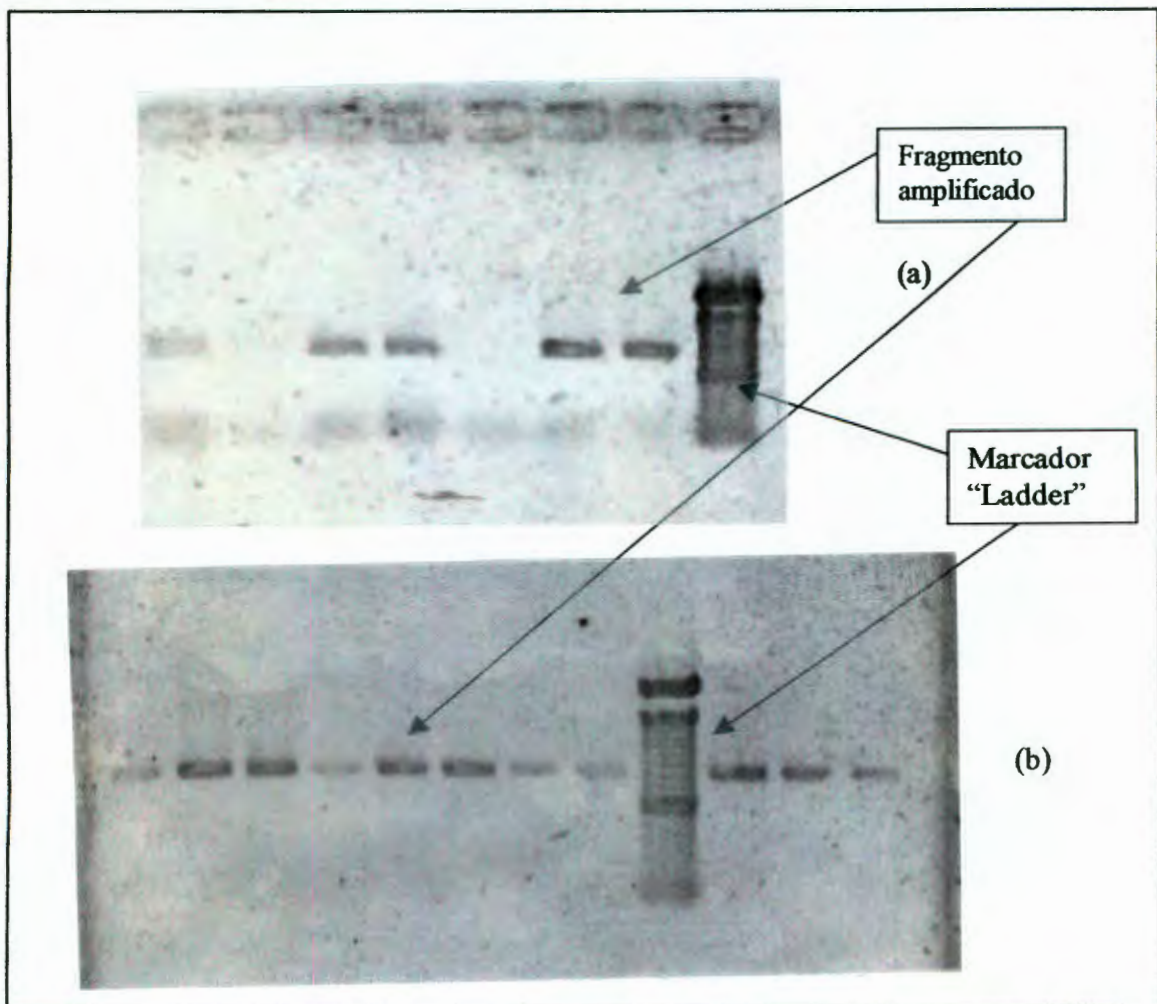


Figura 23. Bandas de ADN amplificado con un tamaño alrededor de 800 pb (a) con el marcador "ladder" y bandas de ADN después de purificación (b).

Los fragmentos de ADN amplificados con éxito y que fueron secuenciados fueron siete: T003 Chiapas El Triunfo; T011 Chiapas Tuxtla Gutiérrez; T017 Chiapas El Triunfo; T039 Veracruz, Monte Blanco; T045 Chiapas Tumbalá; T102 Chiapas El Triunfo; GCCR Costa Rica Villa Neilly. Tres ejemplares del Triunfo en Chiapas se utilizaron para observar como se presenta el ADN en una población de *T. nudicaudus* y analizarlo con el ADN de un ejemplar de Tuxtla Gutiérrez (localidad tipo de *T. bullaris*), otro de Tumbalá, Chiapas (localidad tipo de *T. tumbalensis*) y uno más proveniente de Costa Rica (*T. watsoni*).

De las siete amplificaciones se llevaron a cabo 14 secuencias, siete de ellas para el oligonucleótico MVZ-05-M (interno) y siete más del MVZ16 (externo), los electroferogramas obtenidos fueron alineados con el programa Sequence Navigator Ver. 1.0.1 de PERKIN ELMER y editados para una sola secuencia, solo fue posible la reconstrucción de 706 bp (Anexo 3.1).

Los resultados muestran seis haplotipos. Para el criterio de parsimonia, se evaluó con bootstrap, y este se basó en 706 caracteres, todos con el mismo peso, de los cuales 520 son constantes, 135 se utilizaron para parsimonia y 51 de ellos son caracteres informativos de parsimonia. Un máximo de árboles resueltos "Max Trees" igual a 1000; el número de arreglos ensayados fue de 638, el índice de consistencia (CI) presentó un valor elevado de 0.9079, el índice de retención (RI) fue de 0.6667, el árbol resultante se presenta en la figura 24.

El árbol resultante muestra que el primer clado forma un solo taxón hermano compuesto por cuatro ejemplares de Chiapas, México de Tuxtla Gutiérrez (T003 ChTx), dos individuos fuertemente unidos de Chiapas, México de las localidades del El Triunfo (T017 ChTr) y de Tuxtla Gutiérrez (T011 ChTx) (Figura 24) y el cuarto de Agua Azul del municipio de Tumbalá (T045 ChTu). Tuxtla Gutiérrez y Tumbalá corresponden a las localidades tipo de *T. bullaris* y *T. tumbalensis*. El segundo clado presenta un ejemplar

Likelihood = 1948.73705. En el árbol resultante se observa que el primer clado lo comprenden tres individuos de Chiapas, México; dos de Tuxtla Gutiérrez (T003ChTx y T011 ChTx) y un ejemplar de El Triunfo (T017 ChTr) (Figura 25). El segundo clado presenta dos ejemplares de Chiapas, México; uno de Tumbalá (T045 ChTu) y uno de El Triunfo (T102 ChTr). La tercera y cuarta rama lo comprenden un individuo proveniente de Veracruz, México (T039 VrMb) y el siguiente de Villa Nelly Costa Rica (21GC CrVn). La quinta rama lo comprende un individuo de Neo Mex.

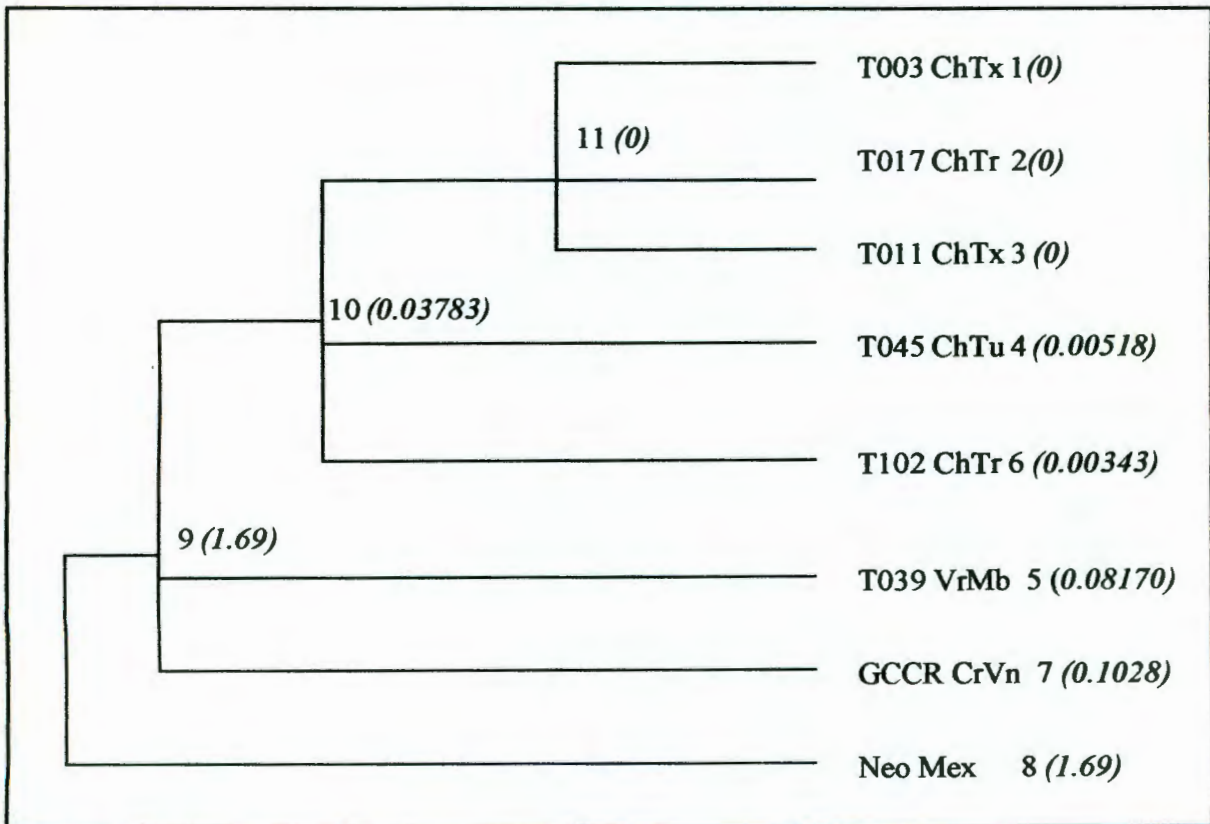


Figura 25. Árbol del análisis de máxima verosimilitud (Likelihood) mostrando las distancias entre los cinco haplotipos.

CONCLUSION

Los dendrogramas de máxima parsimonia y de máxima verosimilitud muestran una relación muy estrecha entre los cinco ejemplares de Chiapas. En el caso del criterio de parsimonia, las relaciones filogenéticas son muy cercanas, esto es análogo en el análisis de máxima verosimilitud en donde las distancias van de 0 a 0.03783 entre los cinco individuos. Lo mismo puede observarse para los ejemplares de Veracruz y Costa Rica, de hecho en la máxima verosimilitud los aglutina con distancias mínimas de 0.08170 (T039 VrMb) y 0.1028 (GCCR CrVn), es decir una diferencia de 0.0211.

En el cuadro 2 se puede observar los valores de máxima verosimilitud entre cada uno de los individuos. Los cinco ejemplares de Chiapas (T003 ChTx; T017 ChTr; T011 ChTx; T045 ChTu y Mr10 ChTr) muestran como distancia máxima 0.00518. Los dos individuos provenientes de Tuxtla Gutiérrez no presentan ningún parámetro que permita diferenciarlos entre sí y forman un solo haplotipo con un ejemplar del El Triunfo. Entre los dos individuos de El Triunfo (misma localidad), la distancia máxima es de 0.00343 y éstos con respecto a la de Veracruz, es de 0.07827 y 0.09937 con respecto a la de Costa Rica. El ejemplar de Tumbalá está más estrechamente relacionado con las provenientes de El Triunfo, pues el valor obtenido es de =.07827.

Cuadro 2. Comparación de los valores obtenidos del análisis de máxima versosimilitud.

	T003 ChTx	T017 ChTr	T011 ChTx	T045 ChTu	Mr10 ChTr	T039 VrMb	GCCR CrVn
T003 ChTx	0						
T017 ChTr	0	0					
T011 ChTx	0	0	0				
T045 ChTu	0.00518	0.00518	0.00518	0			

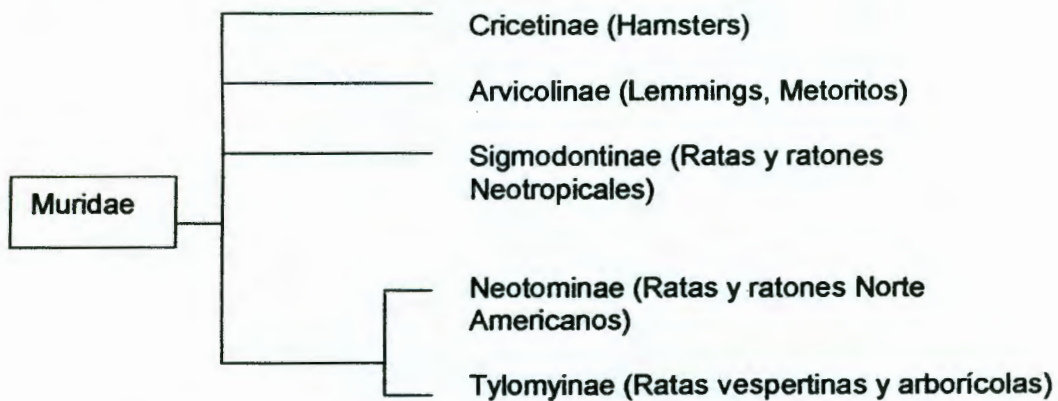
Mr10 ChTr	0.00343	0.00343	0.00343	0.00175	0		
T039 VrMb	0.08170	0.08170	0.08170	0.07652	0.07827	0	
GCCR CrVn	0.1028	0.1028	0.1028	0.09762	0.09937	0.0211	0

Estudios realizados en otros géneros de roedores como *Peromyscus*, género muy diverso en número de especies (49) y con amplia distribución en Norteamérica, presentan distancias muy cortas, obtenidas también por análisis de máxima verosimilitud con citocromo b (Harris, *et al.* 2000; Sullivan, *et al.*, 1997; Tiemann, *et al.*, 2000), pues el número de sustituciones va en el orden de 0.109 a 0.160. El valor más pequeño entre las especies de *Peromyscus*, no llega al valor más alto de los resultados entre los individuos de *Tylomys* obtenidos en este estudio.

La escasa distancia genética entre ejemplares provenientes de Chiapas y de Costa Rica hacen suponer que estos pudieran tratarse como una sola especie, por lo que es necesario observar la historia geológica del área de distribución y buscar los posibles mecanismos que pudieron contribuir en estas especies.

DISCUSIÓN GENERAL

Una de las familias con mayor éxito en cuanto a abundancia y diversidad de especies es la familia Muridae con alrededor de 267 géneros y cerca de 1140 especies (Vaughan, et al., 2000), el número varía de acuerdo con los autores. Esta familia se subdivide a su vez en veinte subfamilias (para el presente estudio sólo se consideran las subfamilias americanas). La representación filogenética de este grupo según Musser y Carlenton (1993), es la siguiente:



Los roedores se dispersaron rápidamente por casi todos los continentes (Australia se encontraba ya separada). En América se concentraron cinco subfamilias, provenientes del ancestro común de roedores del mundo, según los registros fósiles y por los análisis de ADN se ha podido calcular el inicio de la formación de estas subfamilias, que muy probablemente sea a finales del Mioceno en un intervalo de entre 4.5 a 15 ma (Smith and Patton, 1999)

De acuerdo con lo anterior, existió un grupo ancestral para los roedores de América, en donde se inicia una rápida especiación de norte a sur en el continente. En el caso para las subfamilias Neotominae y Tylomyinae también existió un ancestro común.

No se han encontrado evidencias fósiles de grupos ancestrales de *Tylomys*, esto puede deberse a que siempre se ha mantenido en zonas tropicales y los restos fósiles son muy pocos para estas áreas. Sin embargo, existen trabajos que relacionan a las especies del género *Neotoma* y el grupo de los Tylomyinae, por ejemplo Hooper (1960) hace una comparación del hueso del pene (gland penis) de *Neotoma* con algunas especies de múridos entre los que se encuentran *Tylomys* y *Ototylomys*, donde determina que la forma, y el tamaño del gland penis de *T. nudicaudus* y *T. fulviventris* son muy similares al de *Neotoma*.

Otros trabajos como el de Haiduk, *et al.* (1988), sugieren que *Neotoma* es el grupo que da origen a los géneros *Tylomys*, *Ototylomys* y *Nyctomys*. Son los primeros que proponen la separación entre estos géneros, y son la base para determinar las subfamilias de Neotominae y Tylomyinae, este último como grupo de arborícolas. Desafortunadamente, no existen trabajos relacionados con el género *Otonyctomys*, pues este último se ha unido a Tylomyinae por su carácter arborícola y a su morfología (aunque es más similar a *Nyctomys*). Llama la atención que los géneros *Nyctomys*, *Otonyctomys* y *Ototylomys* son monoespecíficos.

Otras características importantes que comparten los géneros *Neotoma* y *Tylomys*, son el cuerpo robusto, pues son los múridos de mayor talla en América. En cuanto a comportamiento son muy similares en la construcción de madrigueras; la mayoría de los individuos de *Tylomys* tienen alta preferencia por establecer madrigueras en rocas (al igual en *Neotoma*), lo que hace que su tipo de hábitat tenga varios requisitos, como zonas arboladas y que presenten rocas o paredes rocosas con huecos o pequeñas cuevas. Ambos géneros presentan dos crías por parto y se pueden reproducir dos veces al año entre los meses de marzo – junio y octubre a noviembre.

Un carácter que no comparten es el número de cromosomas, *Neotoma*, *Nyctomys* y *Ototylomys* presentan 48 cromosomas (Haiduk, *et al.*, 1988; Lawlor, 1982), en cambio

Tylomys nudicaudus presenta 42 cromosomas (Figura 26) y no se conoce el número cromosómico de *Otonyctomys*.

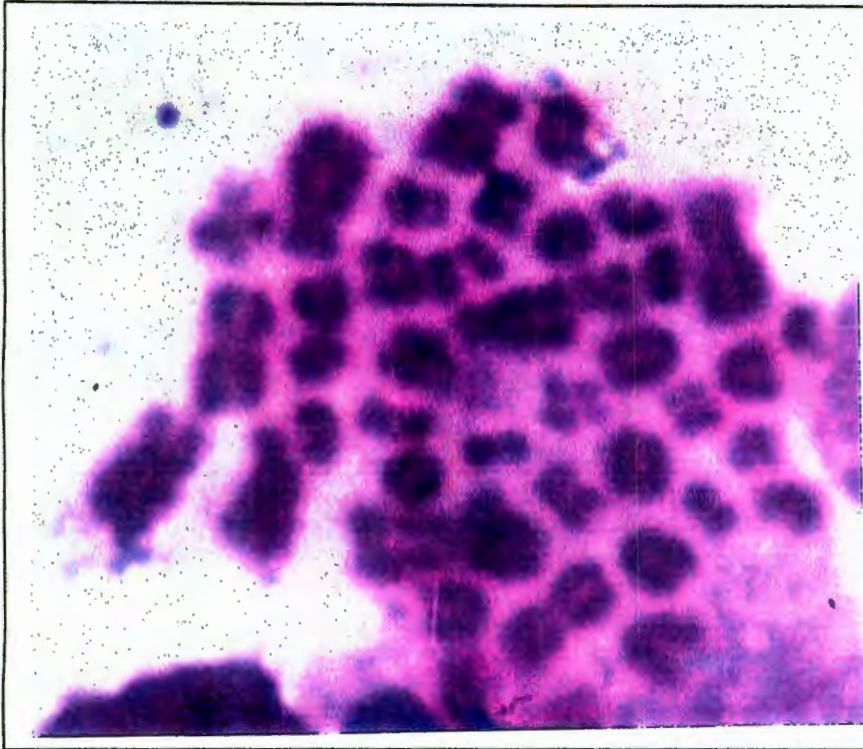


Figura 26. Cromosomas del *T. nudicaudus* $n=20$.

En el caso del género *Neotoma* se ha calculado que su linaje tiene alrededor de 3.94 ma, esta fecha está estimada con base en la presencia de material fósil durante mediados del Pleistoceno (Edwards y Bradley, 2002), en lo que ahora es el desierto chihuahuense. Los ancestros de *Neotoma* y los Tylomyinae compartieron entonces bosques tropicales de finales del Plioceno, aproximadamente hace 4 ma, fecha importante pues se debe tomar en cuenta que se inicia la formación de Centroamérica (Engel, *et al.*, 1998; Simpson y Neff, 1985) y con ello la posible entrada de especies provenientes del norte. La colonización de especies de mamíferos se inició con la formación de islas volcánicas (puentes terrestres de Panamá) entre las dos masas continentales de América aproximadamente 3 ma, pero no todas lograron pasar la Cordillera de los Andes en Colombia y Ecuador. *Tylomys* ofrece un buen ejemplo de ello, pues su distribución

termina justamente a pie de los Andes. Aunque existen muchas otras especies que sufrieron el mismo efecto.

A inicios del Pleistoceno (1.8 ma) las especies de *Neotoma* se encontraban totalmente diferenciadas, lo que hace suponer que los géneros de la subfamilia Tylomyinae también. La mayor parte de las especies de *Neotoma* se adaptaron a las condiciones templadas, áridas y húmedas proporcionadas por los cambios pleistocénicos (Edwards y Bradley, 2002). En cambio los Tylomyinae muy probablemente hayan adquirido el patrón de arborícolas en las selvas tropicales.

El desplazamiento hacia el Norte de la masa continental de América del Norte, la formación de Centroamérica y el avance de los grandes glaciares confinan a las selvas altas húmedas hacia la región de Costa Rica, Panamá, norte de Colombia y de Ecuador (Figura 27).

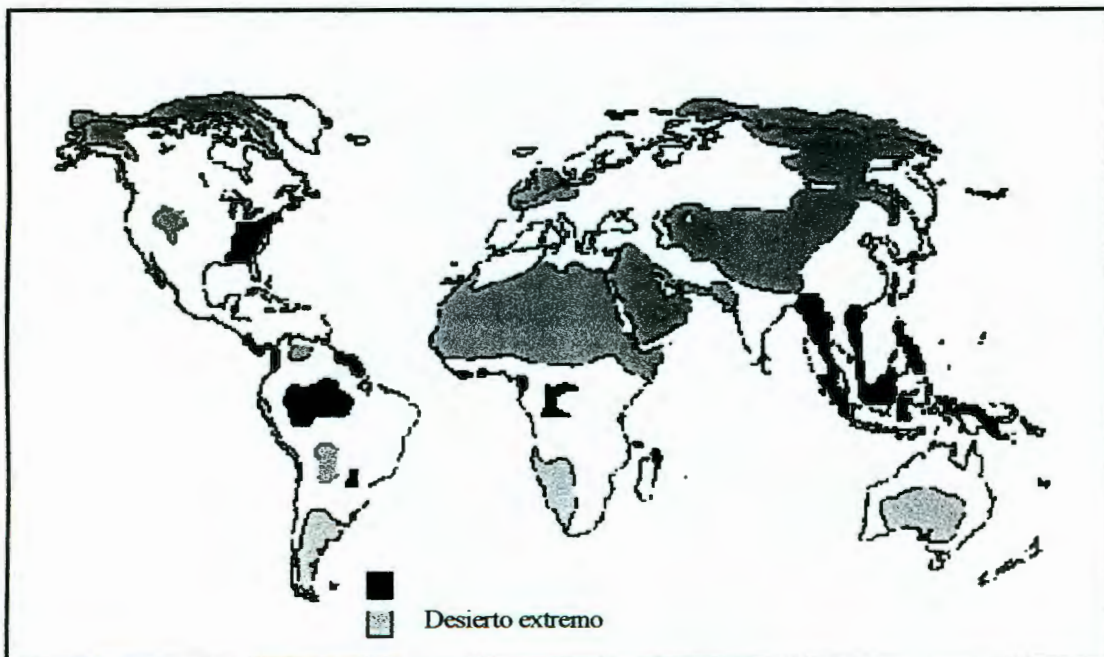


Figura 27. Posición de las selvas altas y zonas áridas hace 18,000 años según Adamson, *et al.*, (1995).

Los ciclos climáticos del Pleistoceno tuvieron un papel muy importante para muchas especies de mamíferos, para algunas de ellas marcó su fin y otras lograron sobrevivir en los pequeños refugios que aparecieron como los propuestos por Toledo (1982) donde las tierras bajas de México y parte de Centroamérica fueron ocupadas por bosques de pino – encino en los períodos secos y por bosques mesófilos de montaña en períodos húmedos, los cuales son el hábitat más ocupado actualmente por las especies de *Tylomys* en México y Centroamérica.

Otro proceso orográfico importante en esta zona de Centroamérica, es la cordillera de origen volcánico del Darién, a la cual se le calcula aproximadamente 500,000 años de antigüedad, y se ubica en la frontera este de Panamá (Figura 28). Esta cordillera forma dos importantes sitios el Alto Darién y el Bajo Darién, este último caracterizado por presentar amplias zonas pantanosas.

La Cordillera del Darién divide a dos especies de *Tylomys*, pues *T. fulviventor* queda en la ladera este del Darién y confinada hasta los bosques mesófilos de montaña que se presentan en Los Andes. Por el otro lado queda *T. panamensis* en lo que se considera el Alto Darién y aislada de las cadenas montañosas de Costa Rica, explicándose así el gran parecido que guardan entre sí éstas dos especies.

Este proceso también afectó a otras especies de mamíferos, pero es más notable en roedores y quirópetros, por ejemplo, el Alto Darién presenta nueve especies endémicas y el Bajo Darién cuatro roedores endémicos dentro del mismo Panamá, pero hacia Costa Rica hay dos especies endémicas de roedores y una de quirópetros.

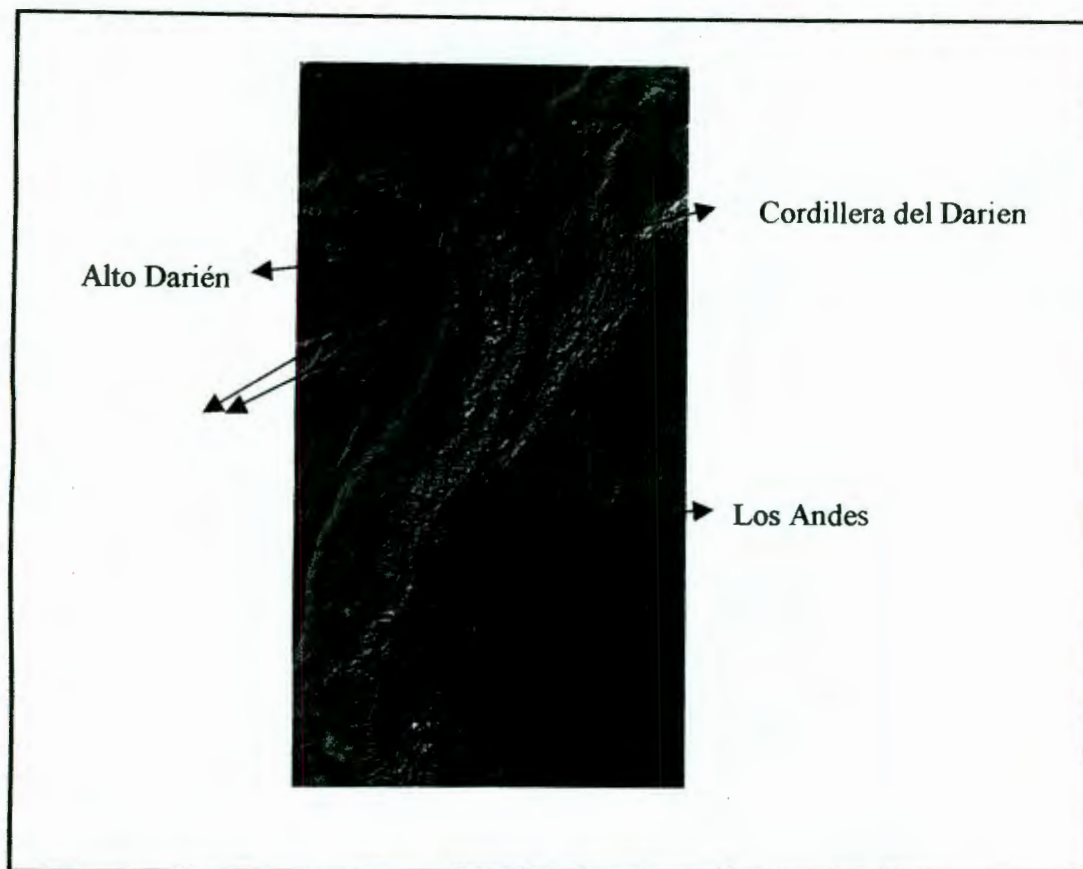


Figura 28. Ubicación de la Cordillera del Darién (Alto y Bajo) y Los Andes en la actualidad.

Desde su descripción original las especies del género fueron organizadas de acuerdo con sus características morfológicas y tamaño del cuerpo, en este trabajo se muestra que dichas características pueden ser compartidas, lo que hace imposible una determinación taxonómica de las que se distribuyen en México.

El análisis morfométrico identifica dos grupos de estos roedores. El primero de ellos comprende desde el sureste de México, hasta el oeste de Panamá y el segundo localizado en el oeste de Panamá y norte de Colombia y Ecuador.

Para identificar la existencia de estas dos regiones con respecto a las especies, se agruparon a los ejemplares por región de acuerdo a su localidad de colecta y se hizo un estadístico de discriminantes (Chi-cuadrada), para confrontar la región 1 contra la región 2 y observar si esta separación es posible desde el punto de vista estadístico. Este análisis

se llevó a cabo con 81 ejemplares, porque algunos presentan datos perdidos. El resultado demuestra que 48 ejemplares, de los 51 elegidos como Región 1, corresponden efectivamente a ésta, y que solamente tres podrían corresponder a la Región 2, misma que la comprende 30 ejemplares. Los resultados se pueden observar en la figura 29.

Los discriminantes señalan que tres ejemplares (T041Velt, T089 Gulz y T090 Gulz) no corresponden a la región 1. Esto es posible porque se trata de ejemplares inmaduros y por lo tanto más pequeños. Las especies de la región 2 en general son más pequeñas en talla, basado en que de las 16 variables craneales en 14 son más pequeñas.

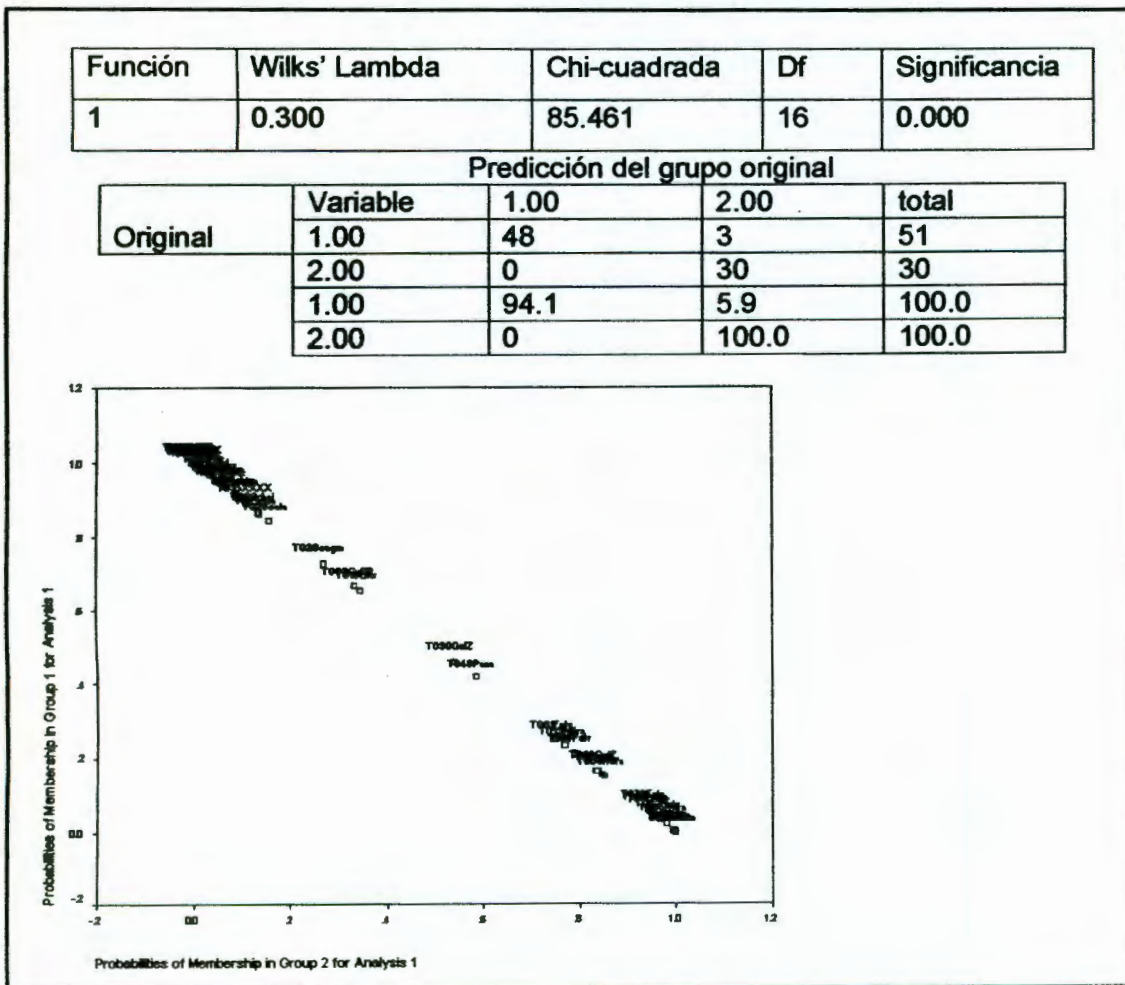


Figura 29. Resultado de discriminantes de 81 ejemplares divididos en dos variables (Región 1 y Región 2), donde se comprueba que si es posible encontrar estos dos tipos de distribución.

Para evaluar lo anterior se compararon cada una de las variables de las especies de la Región 1 contra los de la Región 2 mediante análisis de t de student. Todas las variables difieren significativamente entre regiones, con excepción de la longitud de la mandíbula (LOMA) y la anchura interorbital (ANIN).

No se demostró una diferencia significativa entre las especies mexicanas de *T. nudicaudus*, *T. bullaris* y *T. tumbalensis*, además une al análisis a *T. watsoni*, por lo que se propone una sola especie para la Región 1. Esto se complementa con los resultados observados en el análisis de ADN, donde las distancias entre estas especies no ofrecen distancias genéticas significativas, por lo que resultaría interesante el obtener el ADN de las especies *T. fulviventor*, *T. panamensis* y *T. mirae* y completar el análisis genético que apoyaría los resultados de morfología y morfometría.

Para determinar la taxonomía del género se observan los resultados de ADN, morfometría, morfología y biogeografía; con estos se establece que el género *Tylomys* presenta tres especies de siete descritas originalmente quedando el arreglo taxonómico de la siguiente forma:

Clase Mammalia

Orden Rodentia

Suborden Myomorpha

Superfamilia Muroidea

Familia Muridae

Subfamilia Tylomyinae

Género *Tylomys*

T. mirae Anthony, 1916. (Sinonimia = *T. fulviventor*)

T. nudicaudus (Peters, 1866) (Sinonimias = *T. bullaris*, *T. tumbalensis* y
T. watsoni)

T. panamensis (Gray, 1973)

La distribución de *T. nudicaudus* comprende desde México en los estados de Veracruz, Puebla, Oaxaca, Tabasco y Chiapas, siguiendo por Guatemala, Belice,

Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y el Este de Panamá. La especie *T. mirae*, se distribuye en el norte de Colombia y Ecuador, región conocida como Andén del Pacífico, hasta las laderas Oeste de la cordillera del Darién en Panamá. Por último, *T. panamensis*, es la que presenta un área más restringida en cuanto a distribución, pues se encuentra en el área del Bajo Darién hasta las laderas este de la cordillera del mismo nombre. La distribución de las especies puede ser observada en la figura 30.

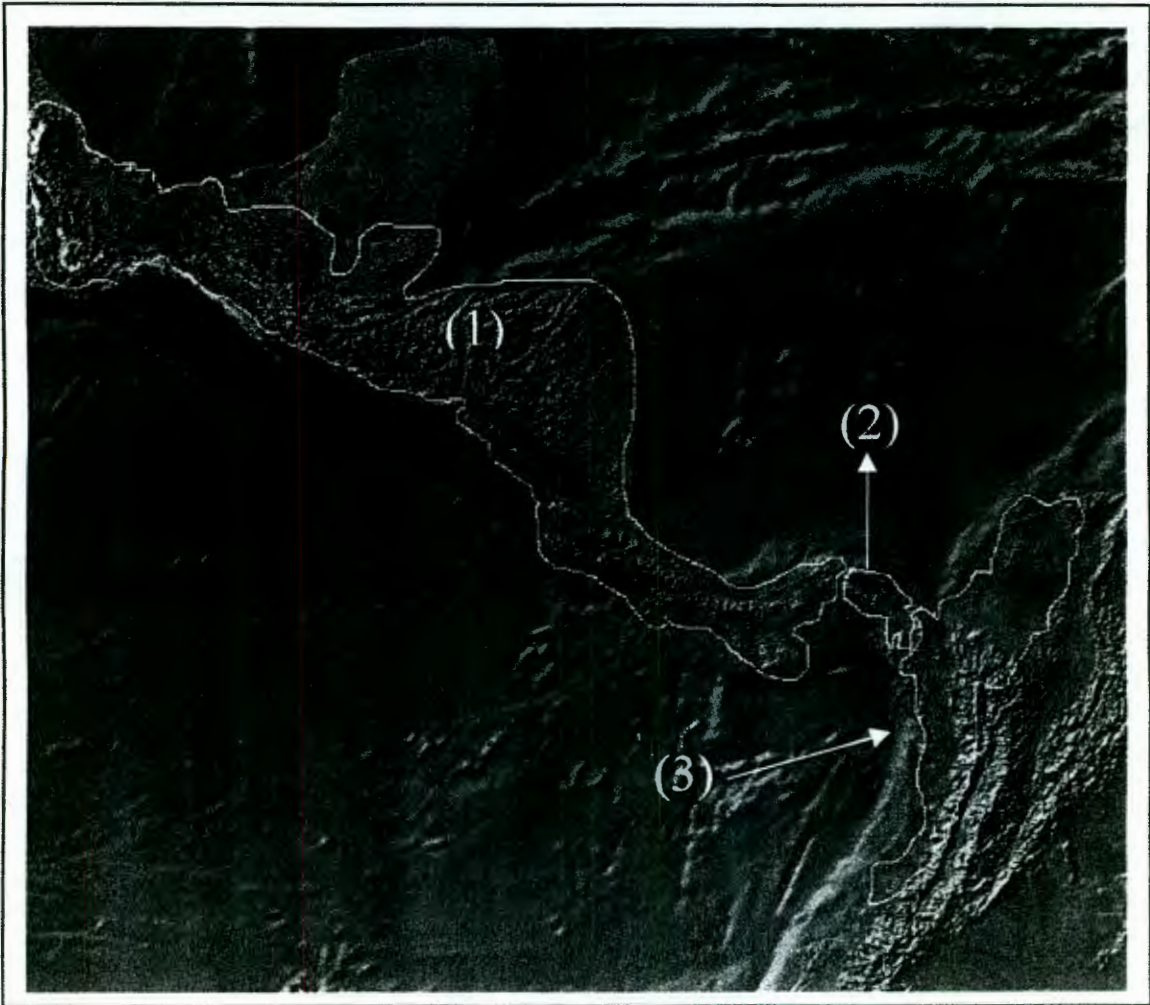


Figura 30. Distribución propuesta para las especies de *Tylomys* en México y Centroamérica. (1) *T. nudicaudus* (2) *T. panamensis* y (3) *T. mirae*.

En cuanto a la determinación de especies, se propone la siguiente:

Clave para la identificación de las especies de *Tylomys*:

1. Se distribuye desde el sur de México hasta el este de Panamá; color dorsal del cuerpo gris oxford a canela rojizo; longitud de los maxilares en línea entre 8.2 y 9.1 mm
 *T. nudicaudus*
- 1.1 Se distribuye del este de Panamá hasta el norte de Colombia y Ecuador; color dorsal del cuerpo gris a amarillo rojizo; longitud de los maxilares en línea entre 7.9 hasta 8.4 mm.
2
2. Color dorsal del cuerpo amarillo – rojizo con mayor intensidad hacia el amarillo; los ejemplares adultos presentan una mancha color café claro en la línea media ventral; se distribuyen desde el este de la Cordillera del Darién hasta el norte de Colombia y Ecuador, *T. mirae*
- 2.1 Color dorsal del cuerpo amarillo – rojizo con mayor intensidad hacia el color rojizo; los ejemplares adultos no presentan una mancha color café en el vientre; sólo se distribuyen en el este de Panamá..... *T. panamensis*

LITERATURA CITADA

- Adamson D.A., Gasse F., Street F.A. y Williams M.A. (1995). Late Quaternary history. *Nature* .288 :50-55.
- Arbogast, S.B. 1999. Mitochondrial DNA phylogeography of the new world flying squirrels (*Glaucomys*): Implications for Pleistocene Biogeography. *Journal of Mammalogy* 80 (1): 142-155.
- Arita, T.H. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: Distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 33 – 71.
- Baker, R.J. y M.B. Qunsiyeh. 1988. Methods in Chiropteran mitototic chromosomal studies. In: *Ecological and Behavioral methods for the study of bats* (T.H. Kunz, ed.) Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Baker, R. H., y K. Petersen. 1965. Notes on a climbing rat, *Tylomys*, from Oaxaca, Mexico. *J. Mamm.* 46:694-95.
- Bradley, D.R., I. Tiemann-Boege, C.W. Kilpatrick y D. Schmidly. 2000. Taxonomic status of *Peromyscus boylii sacarensis*: inferences from, DNA sequences of the mitochondrial cytochrome B gene. *Journal of Mammology*. 81 (3): 875 – 884.
- Braun, K.J. 1993. *Systematic Relationships of the Tribe Phyllotini (Muridae: Sigmodontinae) of South America*. Special Publication of Oklahoma Museum of natural History. 1- 50 pp.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia. Inst. Nac. Cienc. Zool.* (4) 2: 309-732.
- Carlenton , M.D., y G.G. Musser. 1984. Muroid Rodents. Pp. 289 – 380, in *Orders and families of Recent mammals of the world* (S. Anderson and J.K. Jones, Jr. Eds.) John Wiley and Sons, New York, 686 pp.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp.167-198, in: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity, and*

- Conservation* (M. A. Mares y D. J. Schmidly, Eds). University of Oklahoma Press, Norman.
- Ceballos, G. 1993. Especies en peligro de extinción. *Revista Ciencias UNAM*. No Especial 7. 5 – 10.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. En Medellín, R.A. y G. Ceballos (eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, Publicaciones Especiales , Vol. I, Asociación Mexicana de Mastozoología A.C. México D.F. 87 – 108 pp.
- Cervantes, R. F., M. Martínez y Y. Hortelano. 1993. Variación morfométrica intrapoblacional de *Peromyscus melanocarpus* (Rodentia:Muridae) de Oaxaca, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Auton. México. Ser. Zool.* 64 (2): 153 – 165.
- Edwards, W.C. y R.D. Bradley. 2002. Molecular systematics and historical phylogeography of the *Neotoma mexicana* species group. *J. Mamm.* (83) 1: 20 – 30.
- Emmons, H.L. y F. Ferr. 1997. *Neotropical rainforest mammals*. A field guide. Second. Ed. The University Chicago Press 307 pp.
- Engel, R.S., K.M. Hogan, J.F. Taylor y S.K. Davis. 1998. Molecular Systematics and paleobiogeography of the South America Sigmodontinae rodents. *Mol. Biol. Evol.* 15 (1): 35 – 49.
- Erlich, H. A. 1989. PCR technology. *Principles and applications for DNA amplification*. Stockton Press, New York.
- Ferussquía -Villafranca, I. 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate fauna in Middle America and problems of migration between North and South America. In: Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica. Bol. Inst. Geografía, UNAM. México pp. 193 – 329.
- Fetzner, J. W., Jr. 1999. Extracting high quality DNA from shed reptile skins: A simplified method. *Biotechniques*, 26: 1052-1054.
- Flynn, L.J. 1994. Paleontology – roots of rodent radiation. *Nature* 370: 97 – 98.

- Goodwin, G.G. 1969. *Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History*, Bull. Mus. Nat. Hist. New York.
- Haiduk, M. W., C. Sánchez y R.J. Baker. 1988. Phylogenetic relationships of *Nyctomys* and *Xenomys* to other cricetinae genera based on data from g-banded chromosomes. *The Southwestern Naturalist*, 33(4): 397-403.
- Hall, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. Second edition. New York. John Wiley & Sons.
- Harris, D., D.S. Rogers y J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia; Muridae) based on cytochrome b sequence data. *Molecular Ecology* 9, 2129-2135.
- Helm, J. D., III. 1975. Reproductive biology of *Otodylomys* (Cricetidae). *Journal of Mammalogy*. 56: 575-90.
- Higuchi R., C. H. Von Beroldingen, G. F. Sensabaugh y H. A. Erlich. 1988. DNA Typing from single hairs. *Nature*.332: 543-546.
- Hoffmeister, D.F. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the piñon mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biol. Mono.* 21 (4): 1 – 104
- Honacki, H.J., K.E. Kinman y J.W. Koeppi.1982. *Mammal species of the world*. Joint Venture Allen Press, Inc and The Association of Systematics Collections. Kansas USA.
- Hooper, E.T. 1960. The glands penis in *Neotoma* (Rodentia) and allied genera. *Occasional Papers of the museum of zoology*. University of Michigan. No. 618: 1-20.
- Irwin, D. M., T. D. Kocher, y A. C. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, 32: 128-144.
- Kim, J. 1993. Improving the accuracy of phylogenetic estimation by combining different methods. *Systematic Biology*, 42: 331-340.
- Lawlor, T.E. 1982. *Otodylomys phyllotis*. *Mammalian Species* No. 181, 1 – 3 pp.
- Mindell, D. P. 1991. Aligning DNA sequences: Homology and phylogenetic weighting. Pp. 73-89, En *Phylogenetic analysis of DNA sequences* (M. M. Miyamoto y J. Cracraft, eds.). Oxford University Press, New York.

- Miyamoto, M. M., y W. M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology*, 44: 64-76.
- Musser, G. M., y M. D. Carleton. 1993. Family Muridae, pp. 501-756. In E. Wilson and D. M. Reeder, eds., *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution, Washington.
- Nowak, R.M. 1991. *Mammals of the World*. Fifth Edition Vol. II The Johns Hopkins University Press.
- Posada, D., y K.A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817 – 818.
- Ramírez-Pulido J. y A. Castro-Campillo. 1990. Bibliografía Reciente de los Mamíferos de México. 1983/1988. Univ. Autón. Metropolitana. México. 127 pp.
- Ramírez-Pulido, J. López-Wilchis, R. Müdspacher, C. e I. Lira. 1983. Lista y bibliografía reciente de los Mamíferos de México. Universidad Autónoma Metropolitana. Iztapalapa, México, D.F. 287 p.
- Reid, A.F. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico*. Oxford University Press. 334 pp.
- SEDESOL (Secretaría de Desarrollo Social). 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras, y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación*, 438: 2 – 60.
- Sessions, S.K. 1990. Chromosomes: Molecular Cytogenetics. En: *Molecular Systematics* (Hillis, D.M. y C. Moritz, eds.) Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA. 588 pp.
- Simpson, B. B. y J.L.Neff. 1985. Plants, their pollinating bees, and the great american interchange. Chapter 16. En *The Great american Biotic interchange*. G. Stheli y S. D. Weeb. Plenum Publishing Corporation. 217 – 268 pp.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequences data for the akodontine tribe. *Biology Journal of the Linnean Society*, 50: 147-177.

- Smith, M.F. y J.L. Patton. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontinae rodents in South America: evidence from cytochrome b. *J. Mamm. Evol.* 6: 89 – 128.
- Sullivan, J., J.A. Markertt, y C.W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia : Muridae) inferred using parsimony and likelihood, *Systematic Biology*, 46: 426 – 440.
- Swofford, D. L. 1998. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version beta 4.0. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins, y T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressing multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22: 4673-4680.
- Tiemann, B.I., C.W. Kilpatrick, D.J. Schmidly y R.D. Bradley. 2000. Molecular phylogenetics of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Muridae) based on mitochondrial cytochrome b sequences. *Molecular Phylogenetics and evolution*. 16 (3): 366 – 378.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene changes in vegetation in tropical Mexico. En Biological diversification in the tropics. (G.T. Trance, ed.) Columbia University Press. New York.
- Vaughan, A.T. 1978. *Mammology*. Second Edition. W.B. Saunders Company. Philadelphia. USA. 522 pp.
- Vaughan, A.T., C. Ryan y R. Czaplewski. 2000. *Mammology*. Fourth Edition. W.B. Saunders Company. Philadelphia. USA. 548 pp.
- Voss, R.S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyne rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptative radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 210: 1-113 pp.
- Wilson, D. y D.M. Reeder, 1995. *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. 2nd. Ed. Smithsonian Institution Press.

ANEXOS

ANEXO 1.1.Clave de localidades asignadas a cada uno de los ejemplares.

Anexo 1.1 Clave de localidades asignadas a cada uno de los ejemplares

Clave	Localidad	Clave	Localidad		
T001chtr	L1	T035choc	L5	T069Fulvi	L25
T002chox	L2	T036choc	L5	T070Fulvi	L25
T003chtx	L3	T037choc	L5	T071Fulvi	L25
T004puya	L13	T038choc	L5	T072Fulvi	L25
T005vesu	L8	T039vemb	L21	T073Fulvi	L25
T006chtx	L3	T040veit	L22	T074Fulvi	L25
T007chtx	L6	T041veit	L22	T075Fulvi	L25
T008chtx	L3	T042veit	L22	T076Fulvi	L25
T009choc	L4	T043chtx	L3	T077Fulvi	L25
T010chaa	L14	T044chaa	L14	T078Fulvi	L25
T011chtx	L3	T045chtu	L14	T079Fulvi	L25
T012chaa	L14	T046chTTT	L23	T080Fulvi	L25
T013chtr	L1	T047chBBT	L3	T081Fulvi	L30
T014choc	L4	T048Panama ✓	L24	T082Fulvi	L25
T015choc	L4	T049Panama ✓	L25	T083Chtx	L3
T016chtx	L3	T050Panama ✓	L24	T084Chhu	L31
T017chtr	L1	T051Panama ✓	L24	T085Chhu	L31
T018chtr	L1	T052Panama ✓	L25	T086Chhu	L31
T019chaa	L14	T053Panama ✓	L25	T087Chhu	L31
T020chtx	L3	T054Mirae	L26	T088NiER	L32
T021vela	L9	T055Mirae	L27	T089GuIZ	L33
T022chej	L6	T056Mirae	L28	T090GuIZ	L33
T023purm	L15	T057Mirae	L28	T091GuIZ	L33
T024chtx	L3	T058Mirae	L28	T092GuEP	L34
T025gvt	L16	T059Mirae	L28	T093GuEP	L34
T026chsl	L17	T060Mirae	L28	T094XXXX	?
T027chpi	L18	T061Mirae	L28	T095XXXX	?
T028oagm	L10	T062Mirae	L28	T096XXXX	?
T029oala	L11	T063Mirae	L28	T097CRWAT	L35
T030vrlt	L19	T064Mirae	L28	T098CRWAT	L36
T031puga	L12	T065Mirae	L28	T099CRWAT	L36
T032oapu	L20	T066Mirae	L29	T100chtr	L39
T033oapu	L20	T067Fulvi	L25	T101CR	L37
T034oapu	L20	T068Fulvi	L25	T102 CR	L38

ANEXO 1.2. Descripción y ubicación de las localidades.

Anexo 1.2 Descripción y ubicación geográfica de las localidades.

Clave de localidad	PAIS	ESTADO	MUNICIPIO	DESCRIPCION	COORDENADAS	ALTITUD
1	México	Chiapas	La Concordia	Rancho Bélgica 4 km. Norte de Finca Sta. Cruz		
2	México	Chiapas	Oxchuc	Cerca del área comprada en mercado		
3	México	Chiapas	Tuxtla Gtz.	ZooMAT 2 Km. Sur de Tuxtla Gtz.		
4	México	Chiapas	Ocozocoautla	Reserva El Ocote Rio la Venta, La palmita200		
5	México	Chiapas	Ocozocoautla	Reserva El Ocote Estación Rabasa		
6	México	Chiapas	Estación Juárez	Rancho Alejandría: 4 Km. Norte de Estación Juárez		
7	México	Chiapas	Trinitaria	Lagos de Montebello		
8	México	Veracruz	Suchilapa	2 Km. Sur de Suchilapa	17° 22' N 94° 58' W	34
9	México	Veracruz	Catemaco	Los Amates		
10	México	Oaxaca	San Gabriel Mixtepec	San Gabriel Mixtepec		
11	México	Oaxaca	Santiago Cornaltepec	11 Km. Sur La Esperanza		
12	México	Puebla	Hueytamalco	Cueva de la Garita, Hueytamalco		
13	México	Puebla	Yaonahuac	Yancuictlalpan		
14	México	Chiapas	Tumbala	Agua Azul Chiquito (Cascadas)	17° 18' N 92° 19' W	1204
15	México	Puebla	Hueytamalco	6 Km. NorOeste Rancho las Margaritas Hueylamalco	19° 56' N 97° 16' W	851
16	México	Guerrero	?	11 Km. Sur de Valerio Trujano		
17	México	Chiapas	Ocosingo	Montes Azules, Estación Chajul Cueva 4 Km. Oeste	17° 36' N 96° 39' W	157
18	México	Chiapas	Pichucalco	Río Pichucalco		
19	México	Veracruz	Catemaco	Hotel Playa Escondida 1 Km Sur Este Cerro Balzapote	18° 25' N 95° 07' W	350
20	México	Oaxaca	San Isidro	20 Km. Norte Putla de Guerrero		
21	México	Veracruz	Tlaltetela	Ejido Monte Blanco	19° 11' N 96° 58' W	1340
22	México	Veracruz	Soteapan	Magallanes; Santa Marta Los Tuxtías	18° 13' N 94° 52' W	400
23	México	Chiapas	Tumbalá	Cercanías de Tumbalá		

Anexo 1.2 Descripción y ubicación geográfica de las localidades (Cont.).

24	Panamá	Caná		Laguna de Caná	07° 58' N 77° 24' W	326
25	Panamá	Darien		Villa de Tacarcuna	8° 10' N 77° 16' W	326
26	Ecuador	San Javier		Norte de San Javier	03° 13' N 76° 16' W	1668
27	Ecuador	Pamibilar	Norte de Ecuador	Norte de Pamibilar		
28	Colombia	Antioquia	Zaragoza	25 Km. W La Tirana	4° 35' N 74° 24' W	120
29	Colombia	Valle Deport		6 Km. N Buena ventura	4° 34' N 72° 52' W	1247
30	Panamá	Darien		Cerro Mali	8° 30' N 77° 30' W	389
31	México	Chiapas	Huehetán	Cercanías de Huehuetán		
32	Nicaragua			El Recreo		
33	Guatemala	Izabal		Las Nubes, Finca Río Frío	15° 24' N 89° 07' W	100
34	Guatemala	El progreso	San Agustín	4 Km. N Aldea Puerto de Golpe		
35	Costa Rica			Río Frío		
36	Costa Rica	Cartago		Villa Mills	09° 52' N 83° 55' W	1431
37	Costa Rica			Chinchilla		
38	Costa Rica			Villa Neilly		
39	México	Chiapas	Escuintla	El Triunfo	?	?

ANEXO 1.3. Edad, fecha de colecta y colección científica a la que pertenecen los ejemplares.

Anexo 1.3 Edad, fecha de colecta y colección a la que pertenecen los ejemplares.

Clave1	EDAD	COLECTA	BIMESTR		COLECCIÓN	No.
			E	REPRODUCCION		
T001chtr	3	04-Jul-95	4	4 PEZONES	ECOSUR	387
T002chox	3	27-Nov-99	6	T. ESCROTADOS	ECOSUR	807
T003chtx	3	06-Jul-95	4	JUVENIL	ECOSUR	388
T004puya	3	?	?	?	UAM-I	4132
T005vesu	3	07-May-62	3	T.24X11	IBUNAM	7715
T006chtx	4	22-Dic-81	6	MAMAS	IBUNAM	19333
T007chtx	4	16-May-72	3	?	IBUNAM	12226
T008chtx	3	02-Abr-82	2	?	IBUNAM	19334
T009choc	3	05-May-94	3	?	IHNMASTO	1248
T010chaa	?	14-May-85	3	?	IHNMASTO	1245
T011chtx	3	22-Abr-87	3	T.ESCROTADOS T.NO	UNICACH	115
T012chaa	3	13-Mar-85	2	ESCROTADO	UNICACH	334
T013chtr	3	05-Jul-95	4	JUVENIL	IHNMASTO	1250
T014choc	3	04-Nov-94	6	?	IHNMASTO	1249
T015choc	5	?	?	2 EMBRIONES	IHNMASTO	693
T016chtx	3	1989	?	?	UNICACH	224
T017chtr	2	06-Jul-95	4	JUVENIL	IHNMASTO	1252
T018chtr	4	11-May-94	3	PREÑADA	IHNMASTO	1247
T019chaa	3	13-Jun-85	3	?	IHNMASTO	1246
T020chtx	3	18-May-62	3	NO EMBRIONES	IBUNAM	7179
T021vela	4	04-Mar-72	2	?	IBUNAM	15395
T022chej	3	17-May-70	3	4 MAMAS	IBUNAM	12222
T023purm	3	30-Oct-69	5	?	IBUNAM	12221
T024chtx	4	26-Abr-55	2	T. ESCROTADOS	IBUNAM	3096
T025gult	1	19-Nov-69	6	?	IBUNAM	12220
T026chsl	2	25-Jul-90	4	JUVENIL	IBUNAM	34771
T027chpi	4	10-Ene-62	1	?	IBUNAM	7180
T028oagm	4	07-Dic-64	6	T.17	IBUNAM	8515
T029oala	3	07-Dic-89	6	?	IBUNAM	29534
T030vrit	3	23-Mar-94	2	3 EMBRIONES 45	IBUNAM	13920
T031puga	4	08-Jun-76	3	?	IBUNAM	16486
T032oapu	?	19-Mar-91	2	?	IBUNAM	39302
T033oapu	?	27-Jul-91	4	T.ABDOMINALES	IBUNAM	39304
T034oapu	?	29-Mar-91	2	T.ESCROTADOS	IBUNAM	39303
T035choc	4	31-Oct-86	5	?	IBUNAM	24483
T036choc	4	31-Oct-86	5	?	IBUNAM	24442
T037choc	3	31-Oct-86	5	NO VISIBLES	IBUNAM	24481
T038choc	2	?	?	?	IBUNAM	24480
T039vemb	4	?	?	?	IIBUV	2431
T040velt	3	30-May-87	3	?	IIBUV	704
T041velt	1	21-Jun-87	3	?	IIBUV	705
T042velt	1	?	?	?	IIBUV	706
T043chtx	3	15-Ago-95	4	T. 20 mm	IPNCB	39572
T044chaa	4	14 may. 1985	3	MAMAS	IPNCB	37982

Cont. Anexo 1.3 Edad, fecha de colecta y colección a la que pertenecen los ejemplares.

Clave1	EDAD	COLECTA	BIMESTRE	REPRODUCCION	COLECCIÓN	No.
T045chtu	3	18 mar. 1999	1	T.38 mm	ECOSUR	910
T046chTTT	3	23-Oct-1896	5	?	USNM	76059
T047chBBT	2	7-Sept-1895	5	?	USNM	76058
T048Panama	3	16 mar. 1912	3	?	USNM	178734
T049Panama	?	10 mar. 1959	3	?	USNM	314587
T050Panama	3	18 mar. 1912	3	?	USNM	178617
T051Panama	3	25-Mar-12	3	?	USNM	178619
T052Panama	?	09-Mar-59	3	?	USNM	314586
T053Panama	?	09-Mar-59	3	?	USNM	314585
T054Mirae	3	21-Jul-00	4	?	USNM	113303
T055Mirae	3	19-Jul-01	4	?	USNM	113318
T056Mirae	1	19-Feb-72	2	?	USNM	499623
T057Mirae	1	09-Dic-70	6	T.6X4	USNM	499618
T058Mirae	3	27-Jun-70	3	T.15X9	USNM	499617
T059Mirae	3	19-Nov-71	6	?	USNM	499622
T060Mirae	1	12-Jul-71	4	?	USNM	499620
T061Mirae	4	09-Abr-71	3	?	USNM	499619
T062Mirae	1	18-Jun.-1971	3	?	USNM	499621
T063Mirae	3	13-Jun.-1972	3	?	USNM	449624
T064Mirae	3	12-Jul.-1972	4	T.22X14	USNM	499625
T065Mirae	2	11-Ago.-1972	4	?	USNM	499626
T066Mirae	3	09-Dic.-1981	6	?	USNM	554237
T067Fulvi	4	04-Mar.-1959	2	?	USNM	310605
T068Fulvi	3	03-Mar.-1959	2	Lactante	USNM	310604
T069Fulvi	2	10-Mar.-1959	2	?	USNM	310606
T070Fulvi	3	02-Mar.-1959	2	?	USNM	310602
T071Fulvi	3	03-Mar.-1959	2	?	USNM	310603
T072Fulvi	3	18-Feb.-1959	1	T.30X13	USNM	310600
T073Fulvi	2	06-Feb.-1959	1	T.11X6	USNM	310598
T074Fulvi	2	15-Feb.-1959	1	?	USNM	310599
T075Fulvi	2	19-Feb.-1959	1	?	USNM	310601
T076Fulvi	3	11-Mar.-1964	2	Ninguna	USNM	338262
T077Fulvi	3	12-Feb.-1964	2	T.15X7	USNM	338263
T078Fulvi	2	12-Mar.-1959	2	?	USNM	310607
T079Fulvi	2	28-Jul.-1963	4	?	USNM	339061
T080Fulvi	3	12-Jul.-1965	4	?	USNM	339062
T081Fulvi	3	26-May.-1963	3	?	USNM	339063
T082Fulvi	1	03-Mar.-1964	2	?	USNM	338261
T083Chtx	3	25-May.-1904	3	?	USNM	132929
T084Chhu	4	Mar.-1896	2	?	USNM	77918
T085Chhu	1	02-Mar.-1896	2	?	USNM	77684
T086Chhu	1	Mar.-1896	2	?	USNM	77683
T087Chhu	3	01-Mar.-1896	2	?	USNM	77919
T088NiER	3	07-May.-1963	3	?	USNM	337785

Cont. Anexo 1.3 Edad, fecha de colecta y colección a la que pertenecen los ejemplares.

Clave1	EDAD	COLECTA	BIMESTRE	REPRODUCCION	COLECCIÓN	No.
T089GuIZ	2	11-Nov.-1983	5	T.9	USNM	565144
T090GuIZ	2	03-Mar.-1984	2	T.10	USNM	565145
T091GuIZ	4	13-Mar.-1984	2	Embarazada	USNM	565146
T092GuEP	3	05-Jun.-1984	3	?	USNM	565147
T093GuEP	3	05-Jun.-1985	3	?	USNM	565148
T094XXXX	3	22-Jul.-1976	3	T.25X12	USNM	520883
T095XXXX	3	24-Sept.-1974	3	?	USNM	398072
T096XXXX	3	22-Jul.-1976	4	?	USNM	520882
T097CRWAT	3	7-May.-1892	3	?	USNM	33150
T098CRWAT	3	13-Abr.-1990	3	T.22X13	USNM	566460
T099CRWAT	4	20-Dic.-1989	6	T14X8	USNM	566461
T100CRGC	2	20-Mar.-2001	?	?	?	?
T101CRFC	6	12-Nov.-2000	?	?	?	?
T0102 Chtr	4	12-Mar-01		2 crías	ECOSUR	?
T0103 Chtr	3	12-Mar-01	?	?	ECOSUR	?

ANEXO 2.1. Medidas craneales y corporales de los ejemplares. Los signos de interrogación denotan que no fue posible medir esos parámetros, por las malas condiciones de los cráneos (fragmentados).

Anexo 2.1 Medidas corporales y craneales de ejemplares.

Clave1	SEXO	LOTO	COLA	PATA	OREJA	PESO	LOCR	LOFI	MOLAM	LOMA	ANIN	ANCI	ANCC	LOBU	LOPA	MOLAX	LONA	M3M3	ANRO	ALCR	ALMA	SUOR
T001chtr	F	460	220	35	30	262	51.1	9.3	?	8.9	10	26.9	17.5	8.3	7.5	8.5	16.5	9.1	7.7	13.5	13.7	2.7
T002chox	M	463	243	41	30	290	50.7	9.3	9.6	25.9	7.9	26.3	18.5	8.3	8.7	9.2	17.7	9.4	7.3	13.1	13.5	?
T003chtx	F	203		33	26	128	42	702	9.2	19.8	8.7	21.8	17.1	7	7.5	8.5	13.9	7.7	5.9	12	11.5	1.5
T004puya	?	?	?	?	?	?	57.4	9.4	9.7	9.3	9.7	28.8	18.7	6.5	9.5	9.1	20.3	10	8.5	13.4	16.7	3
T005vesu	M	440	226	38	28.5	?	48.3	9.7	8.9	27	10.1	25.6	16.8	6.2	8	8.6	16.2	8.5	7.1	12.6	14.7	2.2
T006chtx	F	497	238	40	27	?	55.7	9.3	9.5	25.9	10.3	28.4	18.4	6.6	8.8	9	20.4	9.5	10.1	13.2	15	3
T007chtx	?	495	?	?	?	?	54.9	10	9.2	29.2	10.6	28.4	18	7.6	8.7	8.8	19.4	9.4	10.6	12.3	15.4	2.9
T008chtx	F	460	230	35	28	?	52.8	8.9	9.2	26.3	9.2	26.4	17.2	7	9	8.7	17.7	9.3	9.9	11.3	14.3	2.9
T009choc	F	458	235	35	27	212	50.7	8	10	24.7	9.9	25	16.9	7.2	9.1	9.4	17	9.3	10.2	12	14.2	2.1
T010chaa	M	485	223	42	240	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T011chtx	M	405	213	39	30	182	52.3	9.1	9.2	27.4	10.6	27	18.2	8.1	9.2	8.9	18.2	9.6	10	12.3	15.1	2
T012chaa	M	413	191	35	26	183.7	45.4	7.4	8.7	23.2	9.3	24.2	16.6	6.9	7.2	8.2	14.7	8.5	8.3	11.2	13.1	1.5
T013chtr	M	336	159	27.8	23	99	40.5	6.9	8.5	20.4	8.2	21.3	16.3	7	7.1	8	14.1	8.1	7.9	10.7	10.6	2.2
T014choc	M	422	211	38.2	24	207	40.9	7.1	8.9	20.7	8	21.2	16.5	6.9	6.9	8.8	14	7.8	8.5	10.4	10.9	1.7
T015choc	F	491	257	40	31	370	54.6	9.5	9.8	26	10.4	27.2	16.8	7.3	9.3	9.4	20.1	9.4	10.5	12.3	15.5	3.1
T016chtx	M	320	190	38	28	?	46.1	8.3	9.4	22.6	9.3	23.5	17.1	7.1	8.8	9.2	14.6	9.1	8.8	11.7	12.2	2.3
T017chtr	M	311	147	32.2	22.8	93	48.4	7.9	9.5	24.9	9.3	24.5	16.5	7.1	9	8.8	16.7	9.2	8.6	12.2	13.8	2
T018chtr	F	431	208	29	38	258	50.8	8.8	8.9	25.8	10.8	26.7	16.9	6.1	8.6	8.4	16.8	9.3	9.1	11.6	13.2	2.8
T019chaa	?	435	220	40	28	250	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T020chtx	F	408	189	40	29	?	52.7	8.8	9.3	26.3	10.4	26.3	16.6	7.3	8.7	8.8	18.8	9.5	9.2	11.9	15.7	2.3
T021vela	M	450	220	40	30	?	52.3	8.6	8.9	26.1	9.7	26.9	15.5	6.8	7.8	8.5	18.1	9.4	10.2	11.5	14.1	3
T022chej	F	?	226	40	26	?	55	10	9	29.1	10.5	28.5	18	6.7	8.7	8.8	19.3	9.5	10.7	15.4	14.6	2.4
T023purm	M	?	?	?	?	?	?	8.9	10.1	?	?	?	?	?	9.3	8.5	20.6	8.9	9.3	?	?	?
T024chtx	M	470	238	41	30	?	50.8	8.7	9.1	25.5	9.4	25.7	16.8	6.5	8.3	8.6	17.5	9	9.5	12.6	13.9	2.3
T025guvt	?	?	?	?	?	?	?		10.5	22.8	?	?	?	?	?	9.3	?	8	?	?	?	2.2
T026chsl	M	363	188	35	26	152	50	7	9.2	21.4	8.1	22.4	12.5	6.4	8	8.9	15.3	7.9	8	12.7	11	1.6
T027chpi	F	373	132	38	33	?	54.3	8.7	9.5	27.9	10.4	28	16.6	6.5	9	8.7	19.3	9.2	9.9	12.1	16.1	3
T028oagm	M	420	213	39	29.5	?	46.4	8.1	9	23.9	9.2	25	16.7	6.2	8.2	8.9	15.6	9.1	8.3	11.5	13.2	2
T029oala	F	419	201	40	26	165	46.7	7.2	8.6	23.1	8	23.1	16.3	7	8.2	8.1	16.4	8.4	8	11.3	12.7	1.9
T030vrit	F	459	239	44	32	294.6	51	7.7	10.1	27.7	9.1	24.6	16.6	7.1	9	9.1	17.7	8.9	9.2	12.4	14.4	2.4
T031puga	?	?	?	?	?	?	56.1	9.9	10	27.5	9	29.2	18.7	8	9.6	9.4	19.9	9.9	9.5	13.1	15.9	2.9
T032oapu	M	417	204	35	23	250	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T033oapu	M	249	117	27	19	54	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T034oapu	M	381	194	35	26	180	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T035choc	F	542	282	44	31	?	55.7	9.7	10	28.1	9	27.8	16.9	7.2	9.1	9.7	20.6	10.1	10.1	11.9	15.6	3
T036choc	F	549	282	44	31	?	56.4	9.8	10.1	28.3	8.9	27.6	17.2	7.8	9.2	9.6	21.1	10.3	10.1	12.2	16	3.2
T037choc	M	478	238	41	31	?	51.8	8.7	9.7	26.2	9.7	25.8	17.3	7.3	8.7	9.5	19	9.2	8.9	11.5	14.5	2.5
T038choc	M	381	175	40	30	?	44.7	8	9.6	22.5	8.3	21.7	16	6.6	7.9	9.2	14.8	9.3	8.2	10.5	11.8	1.9

Clave1	SEXO	LOTO	COLA	PATA	OREJA	PESO	LOCR	LOFI	MOLAM	LOMA	ANIN	ANCI	ANCC	LOBU	LOPA	MOLAX	LONA	M3M3	ANRO	ALCR	ALMA	SUOR
T039vemb	F	453	189	40	32	422	57.7	9.7	9.9	26.2	10.5	29.4	17.5	8	10.1	9.7	20.6	10	10.4	13.7	16.8	3.7
T040velt	M	383	188	38	27	?	44.7	7.6	8.4	21.4	8	22.4	17.6	7.3	7	8.2	16.1	8	7.8	12.4	11.9	1.6
T041velt	M	277	130	34	23	?	37.9	6.6	8.9	18.5	7.3	18.5	15.4	5.6	7.4	8.1	12.2	7.6	7.2	10.1	9.7	0.8
T042velt	M	284	133	34	23	?	36.8	6.9	8.7	19.5	7.7	18.1	15.6	6.1	6.9	8.1	11.5	7.4	6.9	10.3	10	1.2
T043chtx	M	478	237	42	29	279.7	56.2	9.5	9.2	30.3	10.8	31	18.9	7.9	8.12	8.6	22	9.3	8.6	12.1	16.9	3
T044chaa	F	470	225	38	28	?	54.6	10.1	10	33	9.2	31	19.4	8.2	9.7	8.1	21.8	8.4	8.1	11.3	16.8	1.9
T045chtr	M	400	210	37	27	220	46.6	8	9	23.5	8.9	28.1	16.1	7.3	6.9	8.5	15.5	8.7	8.4	11.3	13	1.8
T046chTTT	M	448	234	46	?	?	48.9	8.9	9.8	24.9	8.5	24.4	17.5	6.7	8.1	9.4	15.9	9	8.5	11.8	12.4	1.7
T047chBBT	F	324	158	37.5	?	?	39.8	7.1	9.2	21.8	7.4	20.9	14.6	6.3	7.9	8.5	12.6	8	7.6	11.2	10.6	1.2
T048Panam:	F	392	226	39.5	?	?	43.4	8.4	8.3	22.5	7.9	21.8	15	6.8	7.1	8	14.5	7.7	8.1	10.4	11.2	1.1
T049Panam:	?	445	226	32	16	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T050Panam:	H	?	?	?	?	?	38.6	7	8.4	20.8	8.5	20	14.2	5.9	6.5	7.9	11.6	7.9	7.6	10.8	9.4	0.9
T051Panam:	H	?	?	?	?	?	41.2	7.3	8.3	21.6	8.2	20.8	14.6	5.7	6.5	8	13	7.9	7.9	11.1	10.4	1.1
T052Panam:	M	449	232	42	20	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T053Panam:	M	470	215	41	20	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T054Mirae	M	370	174	34	21	?	37	7	8.9	21.3	7.8	21.1	15.7	5.9	6.9	8	12.8	8.3	7.6	10.9	10.9	1.1
T055Mirae	H	238	275	38	25	?	51.6	8.8	8.5	26.1	10.1	24.5	15.9	5.6	7.7	8.4	18.3	8.7	8.5	12	14.3	1.9
T056Mirae	H	312	149	36	20	75.8	38.3	6.5	8.8	19.1	8.3	20.8	14.5	5.3	7.3	8.3	12.4	8	8.1	10.4	9.5	1
T057Mirae	M	312	155	36	21	84.8	38.7	6.6	8.6	20.4	8.5	21.2	15.1	5.6	7.4	8.1	12.1	8.4	7.9	11.2	9	1.2
T058Mirae	M	402	197	41	23	205	47.1	7.3	9.3	23.6	9.1	24	16.6	6.6	7.8	8.7	17.6	8.9	9.6	12.2	12	1.1
T059Mirae	M	495	252	43	24	241	49.1	8.7	8.7	25.7	9.6	25.4	16.7	6.6	8.5	8.6	17.2	8.9	9.6	12.2	13.5	1.9
T060Mirae	M	353	175	37	21	119	41	7.9	8.6	21.5	7.8	21.2	14.4	6	6.9	8.3	13.9	8.4	7.2	10.8	9.7	0.9
T061Mirae	H	505	245	39	26	329	54.4	9.2	8.9	28.7	14.4	9.4	17.1	6.8	9.8	8.8	19.5	9.3	9.9	11.4	?	1.7
T062Mirae	H	369	172	38	23	125	40.1	8.1	8.6	21.7	8.2	21.2	14.3	5.7	7.5	8.5	13.3	8	7.2	10.4	9.7	0.8
T063Mirae	H	375	191	39	22	156	43.8	7.7	9.1	23.2	9.2	22.8	15.3	5.8	8	8.8	15.3	8.5	8.3	11.1	11.1	1.2
T064Mirae	M	413	209	41	24	202	47.7	8.7	9.2	25.6	10	24.6	16.2	6.7	8.3	8.9	16.7	9.1	8.4	11.4	12.3	1.6
T065Mirae	?	319	149	36	21	101.4	39.5	6.8	9.1	22	8.6	21.7	14.6	5.6	7.5	8.6	13.2	8.4	7.9	10.7	9.5	0.8
T066Mirae	H	480	270	41	22	220	48	8.4	8.4	23.6	9.3	23.4	15.8	6.6	6.4	8.1	18	8.4	8.9	11.1	12.9	2
T067Fulvi	M	481	265	42	28	?	48.1	8.5	8.1	25.1	10.5	24.4	16.4	6.8	7.9	8	16.7	8.8	9.1	11.2	13	2.4
T068Fulvi	H	422	225	39	27	?	47.6	9.3	8.4	24	9.3	24.2	16.5	5.5	7.1	8.4	17.3	8.4	8.3	11.1	12.6	1.8
T069Fulvi	M	380	185	37	24	?	44.3	7.3	7.9	23.1	8.5	21.9	16.3	6.1	7.7	7.6	15.9	7.6	7.1	11.2	11.6	1.1
T070Fulvi	H	463	270	38	27	?	48.1	9.9	8.6	23.9	9.2	25.1	16.8	6.7	7.4	7.9	17.7	7.9	8.4	10.9	13	1.5
T071Fulvi	M	456	257	39	23	?	47.4	8.6	8.2	25.5	9	25.6	16.6	6.4	7.9	7.9	17.5	9.1	8.5	11.3	13.7	2
T072Fulvi	M	463	256	40	26	?	49.1	8.7	8.3	24.5	9.8	24.3	11.2	6.6	8.2	7.9	16.8	8.1	8.9	11.5	13.6	1.5
T073Fulvi	M	357	182	34	23	?	40.2	8.3	8.2	20.8	7.5	20.5	14.8	5.9	6.7	7.8	12.7	7.9	7.3	10.6	10.8	1.1
T074Fulvi	M	324	166	33	23	?	38.4	6.5	8.8	19.9	7.4	19.4	14.2	5.5	7.5	7.9	13.3	7.7	7.3	10.2	10.4	1.3

Cont. Anexo 2.1 Medidas corporales y craneales de ejemplares (Cont.).

Clave1	SEXO	LOTO	COLA	PATA	GREJA	PESO	LOCR	LOFI	MOLAM	LOMA	ANIN	ANCI	ANCC	LOBU	LOPA	MOLAX	LONA	M3M3	ANRO	ALCR	ALMA	SUOR
T075Fulvi	M	337	177	35	23	?	39.8	6.3	8	20.5	7.7	20.1	15.3	5.5	7.1	7.8	13.5	7.7	7.5	10.7	10.1	1.2
T076Fulvi	H	380	205	40	27	?	42.9	7.9	8	20.5	8.7	21.5	15.1	6.2	6.5	7.8	13.9	8	8.2	10.3	11.9	1.4
T077Fulvi	M	388	203	39	28	?	44.9	8.5	7.8	21.7	8.3	22.5	15.7	6.4	7.3	7.5	15	8	8.1	11	11.8	1.5
T078Fulvi	M	315	172	26	21	?	39.1	7.9	8.4	20.3	7.2	19.6	14.7	5.7	6.8	8.2	13.6	7.7	7.8	10.2	10	0.8
T079Fulvi	M	380	190	40	28	?	43.8	8.2	8.6	22.3	8.4	22.5	15.6	6	7	8	17.3	7.8	8.3	11	11.5	1.6
T080Fulvi	M	350	190	45	36	?	41.8	7.8	7.7	22.2	7.6	21.8	15.3	6	6.8	7.7	14.7	7.9	7.5	10.3	10.6	1.4
T081Fulvi	H	426	240	39	25	?	47	8.7	8.1	23.8	8.7	25.4	15.7	6.1	6.9	7.9	16.1	8.1	8.3	11.7	12.9	2.4
T082Fulvi	M	?	?	?	?	?	39.4	6.3	8.8	20.6	7.7	20.3	14.6	5.5	6.7	8.1	12.3	7.9	7.9	10.4	9.5	0.8
T083Chhx	H	425	216	40	?	?	45.6	8.5	8.7	23.4	8.5	23.7	16.2	7.1	6.8	8.4	15.8	8.4	8.7	10.8	12.1	1.7
T084Chhu	M	452	228	40	?	?	50.1	9.9	8.3	26.1	9.9	27.9	16.7	7.7	7	8.3	17.2	9.5	9.8	11.8	15.6	2.1
T085Chhu	M	290	143	34.5	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T086Chhu	M	303	152	37	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T087Chhu	M	400	212	40	?	?	45.5	8	8.9	23.7	8.2	23.7	15.5	7	7.8	8.7	15.1	8.6	7.6	11.5	12.6	1.9
T088NiER	H	465	262	41	16	326	49.1	9.1	8.9	26.1	9.3	24.4	16.8	6.2	7	8.5	14.9	9.1	8.9	11.9	13.8	2.2
T089GuIZ	M	278	155	37	22	71.4	40.3	7.2	8.1	20.7	8.3	20.5	15	6.5	6.5	7.8	13.3	7.6	7.6	10.9	10	1.2
T090GuIZ	M	335	165	35	25	106	42.3	8.1	8.2	21.5	8.5	21.7	15.6	6.7	6.6	8	13.8	8.1	7.9	10.8	11.5	0.9
T091GuIZ	H	435	212	39	28	261	49.2	9.2	8.5	25.1	10.1	26	16.5	7.4	7.4	8.1	16.3	9.4	9.5	11.4	13.6	1.9
T092GuEP	M	?	?	?	?	?	47.2	8.8	8.7	23.1	9.2	24.1	16.2	7.2	7.5	8.3	16	8.2	9	11.8	13	1.8
T093GuEP	H	?	?	?	?	?	46.1	7.9	8.7	23.3	8.8	22.9	15.6	7.2	7.7	8.1	15.7	8.3	8.5	11	12.6	0.9
T094XXXX	M	435	262	41	26	244	49.6	9.5	8.8	24	9.2	23.9	15.7	6.8	7.7	8.5	15.9	8.5	9.4	11.3	12.9	1.8
T095XXXX	M	434	220	42	24	?	48.3	9.8	8.3	25	10.1	24.4	15.7	6.7	7.5	8.2	15.7	8.8	10	11.1	13.2	2.2
T096XXXX	M	398	222	38	24	?	49.5	9.6	8.7	24.4	9.1	23.9	16	6.9	7.8	8.4	16	8.5	8.4	11.2	12.9	1.9
T097CRWA	H	520	278	40.5	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
T098CRWA	H	442	212	42	25	245	48.1	9.9	8.3	25.6	8.5	25.1	15.9	6.9	6.6	8	16.5	8.7	9.2	12.4	1.7	?
T099CRWA	M	365	177	38	21	?	48.2	9.6	8.4	25.7	8.5	25.1	15.9	6.8	6.5	8	16.5	8.4	7.6	12.3	14.4	1.4

**ANEXO 2.2. Dendrogramas resultado del análisis de agrupamiento
en los grupos de edades y sexos.**

Anexo 2.2. Dendrogramas de los análisis de agrupamiento por grupos de edades y para machos y hembras.

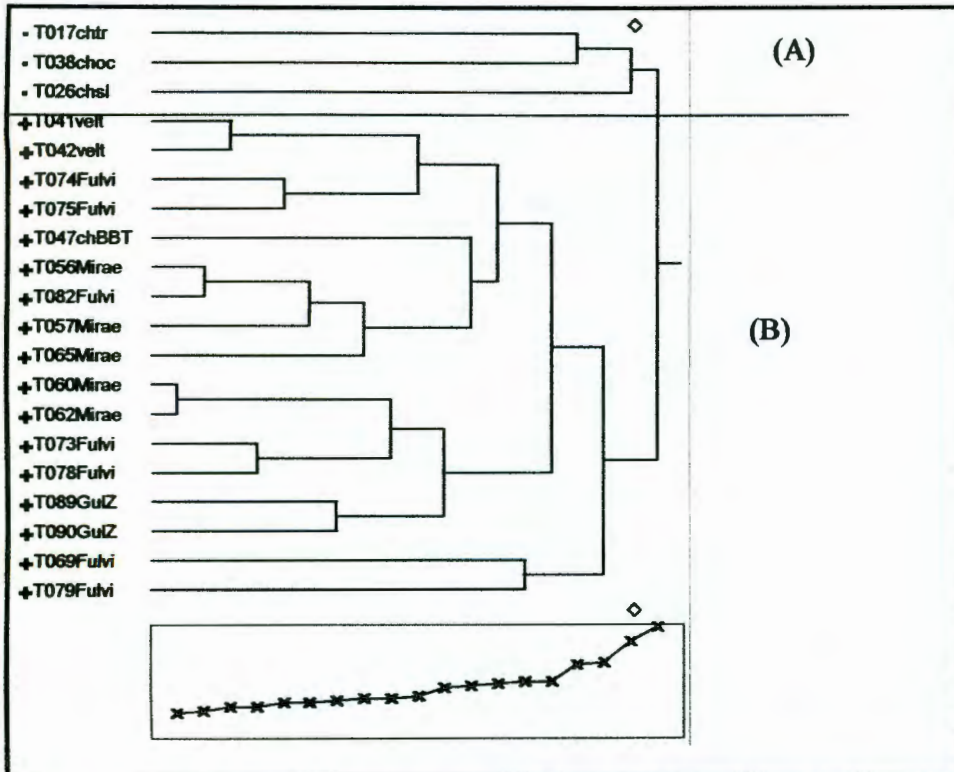


Figura 1. Dendrograma de agrupamiento para el grupo de juveniles.

El grupo de juveniles tiene 20 individuos (figura 1), 14 de ellos son centroamericanos con tres especies (*T. fulviventor*, *T. nudicaudus* y *T. mirae*); los seis restantes provienen de los estados mexicanos de Chiapas y Veracruz con dos especies (*T. bullaris* y *T. nudicaudus*). Hay dos grupos bien delimitados (figura 1 A y B).

El grupo de maduros lo conforman 42 ejemplares (figura 2), de los cuales 19 son de la república mexicana (Chiapas, Oaxaca, Puebla y Veracruz) con dos especies (*T. nudicaudus* y *T. tumbalensis*). Los 23 restantes corresponden a Centroamérica con las cuatro especies. Se presentan en cuatro agrupamientos sin distinguir claramente a las especies como se observa en la figura 2A, 2B, 2C y 2D.

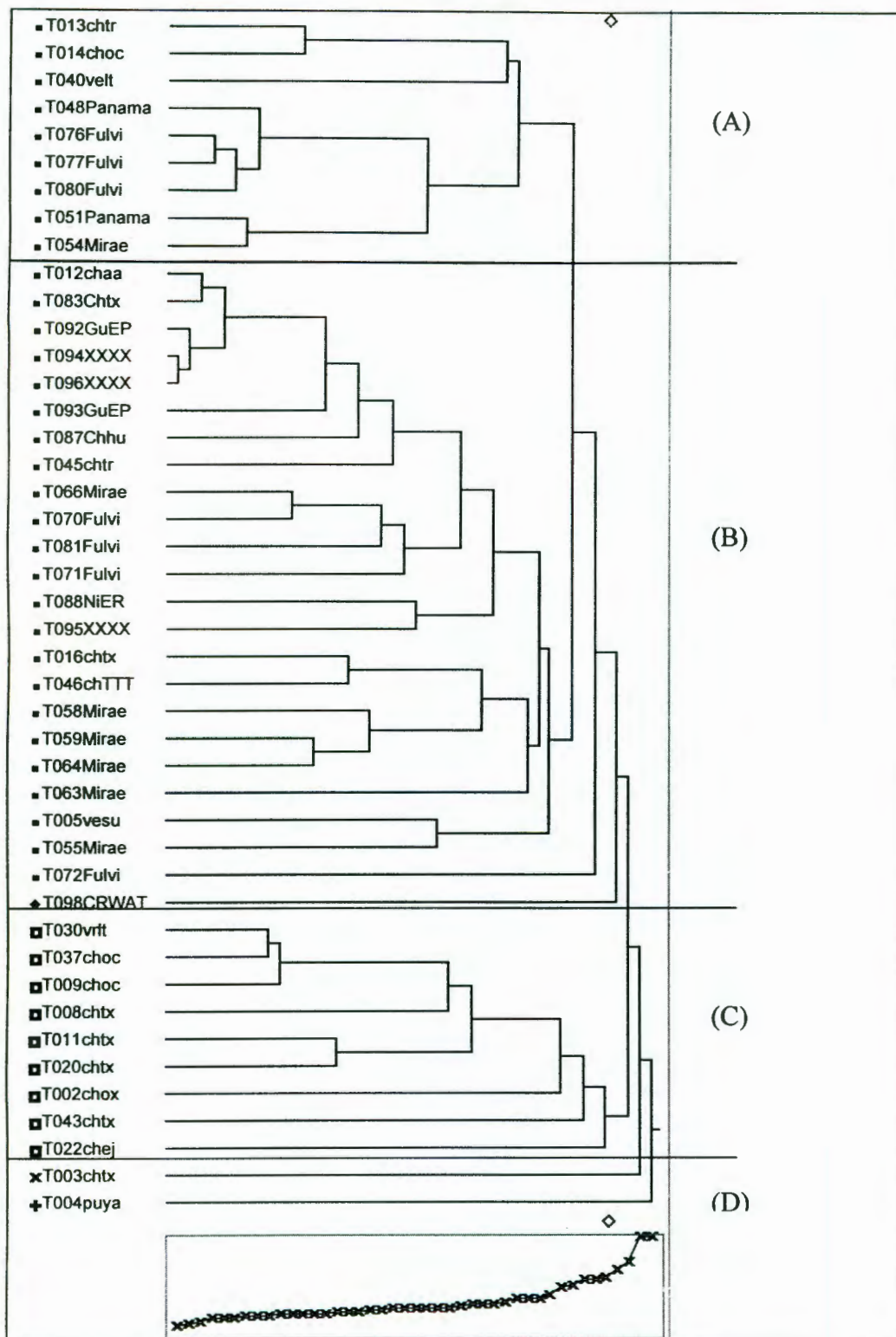


Figura 2. Dendrograma de agrupamiento para el grupo de maduros.

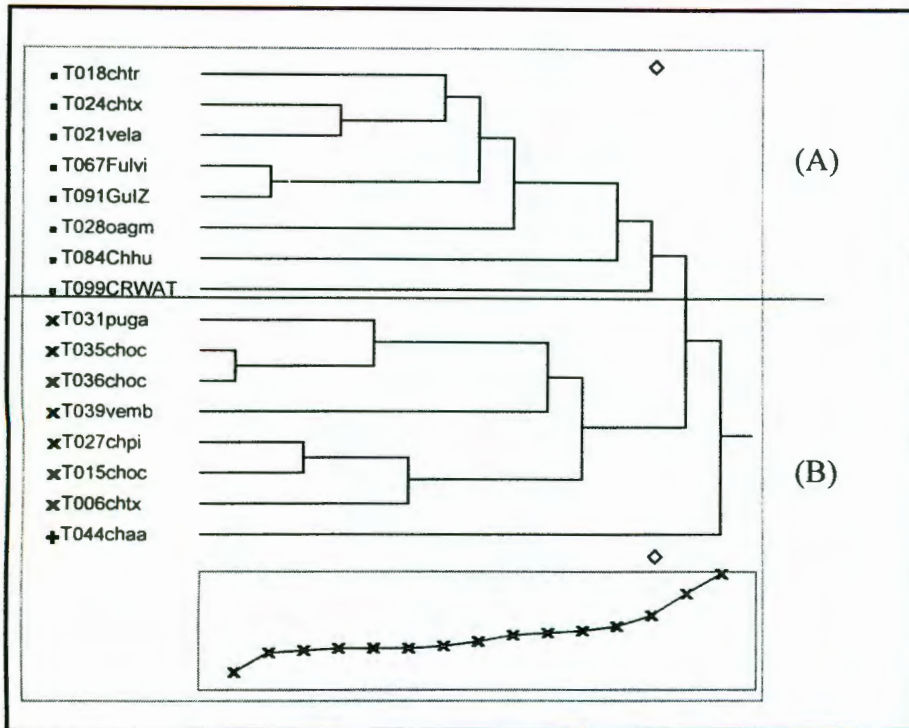


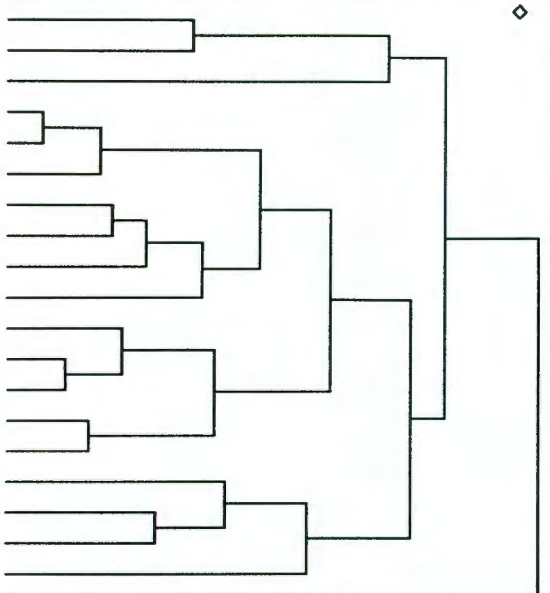
Figura 3. Dendrograma de agrupamiento para el grupo de adultos.

Finalmente se presenta el grupo de seniles con 16 individuos, donde solo dos ejemplares (*T. fulviventor* y *T. watsoni*) son de Costa Rica y Panamá y el resto de México (Chiapas, Oaxaca, Puebla y Veracruz) como se observa en la Figura 3, donde además se muestran dos subgrupos.

Por último se llevaron a cabo los análisis de agrupamiento por sexos. Para el caso de los 47 machos (Figura 4), se presentan tres subgrupos; el subgrupo A con 19 individuos de los cuales 15 de ellos centroamericanos. El subgrupo B con 24 ejemplares siendo 11 de ellos de Centroamérica y 13 de México. El subgrupo C con 4 individuos, todos de México del estado de Chiapas.

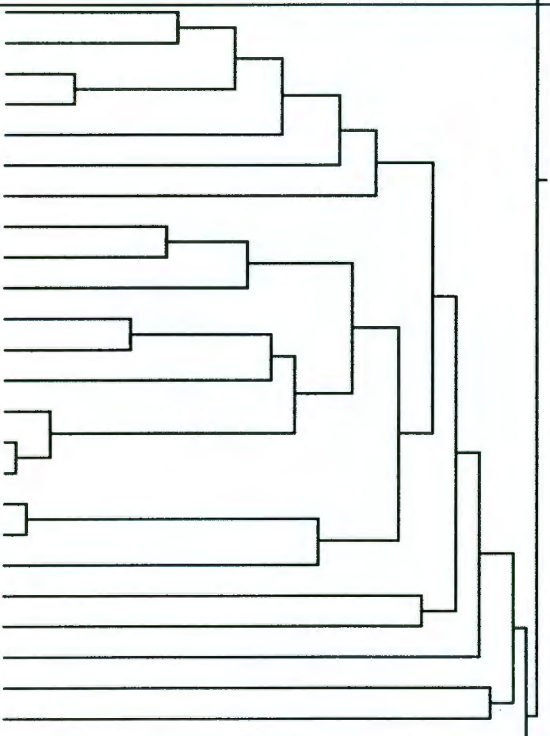
En el caso de las hembras se utilizaron 35 ejemplares. Los resultados de la figura 5 demuestra tres subgrupos, el A con 13 individuos todos provenientes de México, el grupo B con 18 ejemplares, 15 de los cuales son centroamericanos y solo tres de ellos de la república mexicana. El grupo C conformado por un sólo individuo en México.

- T013chtr
- T014choc
- T040velt
- T041velt
- T042velt
- T074Fulvi
- T054Mirae
- T057Mirae
- T082Fulvi
- T075Fulvi
- T060Mirae
- T073Fulvi
- T078Fulvi
- T089GulZ
- T090GulZ
- T069Fulvi
- T077Fulvi
- T080Fulvi
- T079Fulvi



(A)

- + T017chtr
- + T016chtx
- + T028oagm
- + T064Mirae
- + T046chTTT
- + T038choc
- + T058Mirae
- + T012chaa
- + T045chtr
- + T087Chhu
- + T067Fulvi
- + T095XXXX
- + T071Fulvi
- + T092GuEP
- + T094XXXX
- + T096XXXX
- + T024chtx
- + T059Mirae
- + T021vela
- + T005vesu
- + T099CRWAT
- + T084Chhu
- + T026chsl
- + T072Fulvi



(B)

- x T002chox
- x T011chtx
- x T037choc
- x T043chtx



(C)

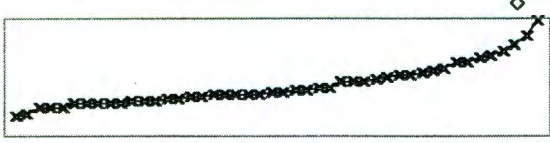


Figura 4. Agrupamiento de machos mostrando los tres subgrupos.

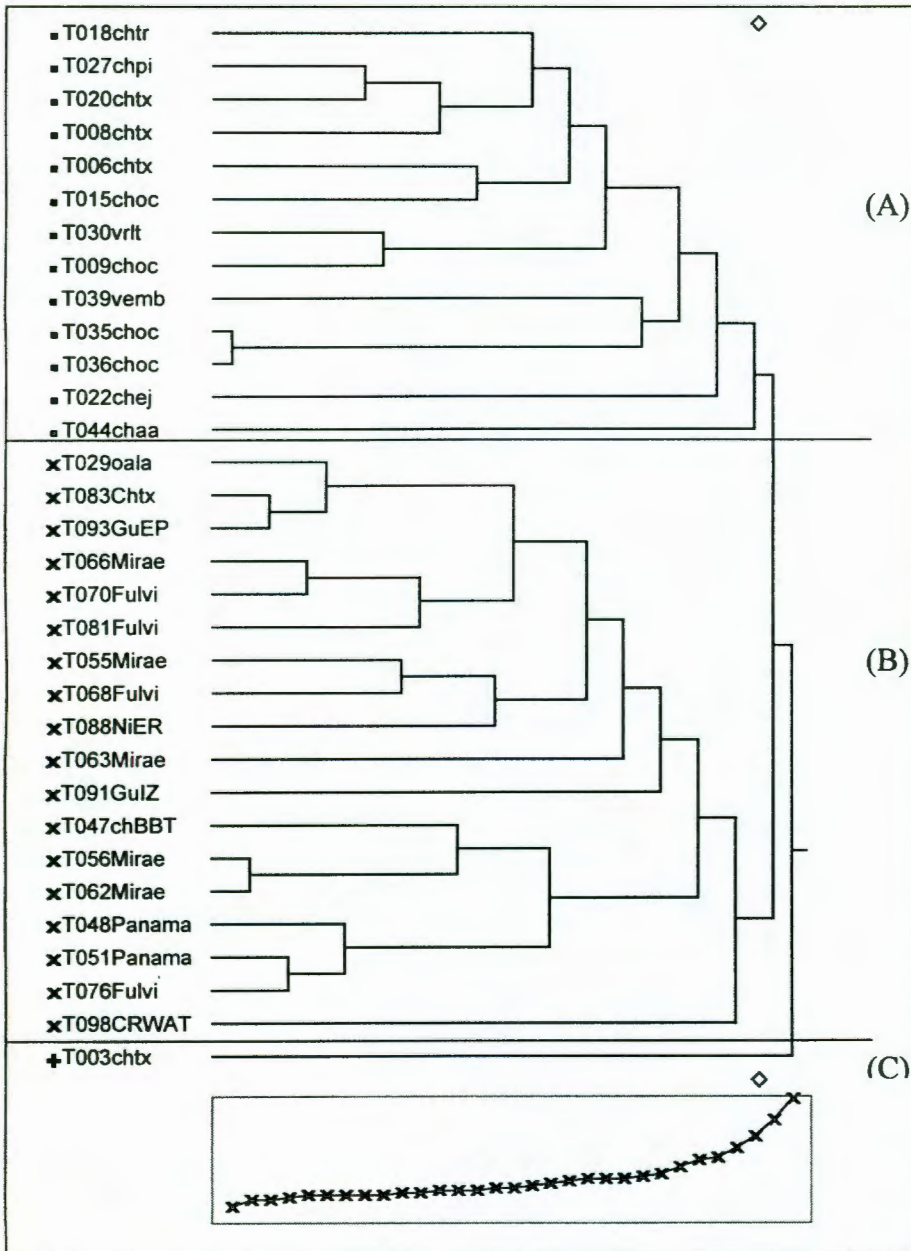


Figura 5. Agrupamiento de hembras mostrando los tres subgrupos.

ANEXO 3.1. Secuencias (706 pares de bases) obtenidas del citocromo b.

Anexo 3.1. Secuencias de ADN para gen codificante para citocromo b en *Tylomys*. Los signos de interrogación son datos que no pudieron interpretarse y el guión (-) son datos perdidos, estos se hizo con la finalidad de que el programa PAUP* 4.0 las reconociera como datos no obtenidos.

T003_ Chiapas El Triunfo.

???????TTGACCTCCCCGCCCCATCCAACATTTTCATCATGATGAAACTTCGGCTCTCTACTGG
GCATCTGCCTAATAATTCAAATCCTCACAGGACTTTTCTTAGCAATACACTACTCCTCCGACA
CAGAAACGGCATTTCATCCGTCTCCCACATCTGCCGAGATGTAAACTATGGCTGACTAATC
CGCTACCTCCATGCCAACGGAGCCTCCATATTCTTCATATGCTTATTCCTTCACGTAGGCCG
AGGTATTTACTATGGCTCCTACATATTTCTAGAAACATGAAACACAGGAGTTATTCTCTTATTC
ACAGTAATAGCAACAGCATTTCGTAGGCTACGTACTCCCATGAGGACAAATATCCTTTTGAGG
GGCAACAGTAATTACAAACCTTCTCTCAGCAATCCCCTACATCGGCCCAACCCTCGTAGAAT
GAATTTGAGGCGGATTCTCTGTAGACAAAGCAACTCTGACCCGATTCTTCGCATTCCACTTC
ATCCTCCCCTTTATTATTACAGCATTGGTCCTAGTCCACCTACTATTTCTCCACGAGACAGGA
TCAAATAACCCACAGGCTTAAACTCTGACGCAGATAAAATCCCCTTCCACCCCTACTACAC
ACTCAAAGACCTCCTAGGAGTCATTTTCTTCTGATAGTCCTCCTATTTTTAGCCTTGAT???

T011 ChiapasTuxtla Gutiérrez

?????????????TCCCCGCCCCATCCAACATTTTCATCATGATGAAACTTCGGCTCTCTACTGGG
CATCTGCCTAATAATTCAAATCCTCACAGGACTTTTCTTAGCAATACACTACTCCTCCGACAC
AGAAACGGCATTTCATCCGTCTCCCACATCTGCCGAGATGTAAACTATGGCTGACTAATCC
GCTACCTCCATGCCAACGGAGCCTCCATATTCTTCATATGCTTATTCCTTCACGTAGGCCGA
GGTATTTACTATGGCTCCTACATATTTCTAGAAACATGAAACACAGGAGTTATTCTCTTATTCA
CAGTAATAGCAACAGCATTTCGTAGGCTACGTACTCCCATGAGGACAAATATCCTTTTGAGGG
GCAACAGTAATTACAAACCTTCTCTCAGCAATCCCCTACATCGGCCCAACCCTCGTAGAATG
AATTTGAGGCGGATTCTCTGTAGACAAAGCAACTCTGACCCGATTCTTCGCATTCCACTTCAT
CCTCCCCTTTATTATTACAGCATTGGTCCTAGTCCACCTACTATTTCTCCACGAGACAGGATC
AAATAACCCACAGGCTTAAACTCTGACGCAGATAAAATCCCCTTCCACCCCTACTACACAC
TCAAAGACCTCCTAGGAGTCATTTTCTTCTGATAGTCCTCCTATTTTTA-----
TGCTTG???

T017 Chiapas El Triunfo

TCTTATATTGACCTCCCCGCCCCATCCAACATTTTCATCATGATGAAACTTCGGCTCTCTACTG
GGCATCTGCCTAATAATTCAAATCCTCACAGGACTTTTCTTAGCAATACACTACTCCTCCGAC
ACAGAAACGGCATTTCATCCGTCTCCCACATCTGCCGAGATGTAAACTATGGCTGACTAAT
CCGCTACCTCCATGCCAACGGAGCCTCCATATTCTTCATATGCTTATTCCTTCACGTAGGCC
GAGGTATTTACTATGGCTCCTACATATTTCTAGAAACATGAAACACAGGAGTTATTCTCTTATT
CACAGTAATAGCAACAGCATTTCGTAGGCTACGTACTCCCATGAGGACAAATATCCTTTTGAG
GGCAACAGTAATTACAAACCTTCTCTCAGCAATCCCCTACATCGGCCCAACCCTCGTAGAA
TGAATTTGAGGCGGATTCTCTGTAGACAAAGCAACTCTGACCCGATTCTTCGCATTCCACTT
CATCCTCCCCTTTATTATTACAGCATTGGTCCTAGTCCACCTACTATTTCTCCACGAGACAGG
ATCAAATAACCCACAGGCTTAAACTCTGACGCAGATAAAATCCCCTTCCACCCCTACTACA
CACTCAAAGACCTCCTAGGAGTCATTTTCTTCTGATAGTCCTCCTATTTTTA-----
TGCTTG???

T045 Chiapas Tumbalá.

TCTTTTATTGACCTCCCCGCCCCATCCAACATTTTCATCATGATGAAACTTCGGCTCTCTACTG
GGCATCTGCCTAATAATTCAAATCCTCACAGGACTTTTCTTAGCAATACACTACTCCTCCGAC
ACAGAAACGGCATTTCATCCGTCTCCCACATCTGCCGAGATGTAAACTATGGCTGACTAAT
CCGCTACCTCCATGCCAACGGAGCCTCCATATTCTTCATATGCTTATTCCTTCACGTAGGCC
GAGGTATTTACTATGGCTCCTACATATTTCTAGAAACATGAAACACAGGAGTTATTCTCTTATT
CACAGTAATAGCAACAGCATTTCGTAGGCTACGTACTCCCATGAGGACAAATATCCTTTTGAG
GGCAACAGTAATTACAAACCTTCTCTCAGCAATCCCATAACATCGGNCCAACCCTCGTAGAA