



**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO ECOLOGIA TROPICAL**

**ESPECIACION Y ECOLOGIA DE LAS
CASIRAGUAS (*Proechimys*, RODENTIA: ECHIMYIDAE)
AL NORTE DEL RIO ORINOCO (VENEZUELA)**

Trabajo presentado ante la Universidad de los Andes como requisito
parcial para optar al grado de Doctor en Ecología Tropical

Lic. Marisol Aguilera Meneses

MERIDA - VENEZUELA
NOVIEMBRE, 1994

El presente trabajo ha sido realizado en el Departamento de Estudios Ambientales de la Universidad Simón Bolívar-Caracas, bajo la dirección de los doctores:

Oswaldo A. Reig B. †

Universidad de Buenos Aires

Y

Juan F. Silva

Universidad de los Andes (CIELAT)

† El Dr. Reig falleció en la ciudad de Buenos Aires (Argentina) el 13 de Marzo de 1992.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es producto de más de 10 años de investigación y en el desarrollo del mismo colaboraron, directa e indirectamente, muchas personas, a todas ellas expreso mi eterno agradecimiento.

Especialmente a los amigos y colegas que hicieron posible este gran reto:

Antonio Pérez-Zapata

María Solé Rondón

Angela Martino

Arnaldo Ferrer

Marco Corti

María A. Oliveira

Este trabajo pudo ser realizado gracias al financiamiento recibido del CONICIT (subvención S1-1274) y del Decanato de Investigaciones de la USB.

INDICE

	Página
RESUMEN	i
CAPITULO I	
Consideraciones teóricas	
I.1.- La Especiación Cromosómica.	2
I.2.- Evolución y Sistemática en el género <i>Proechimys</i>	12
I.3.- Bibliografía	20
CAPITULO II	
Cariología gamma (Bandeo G y C) en especies del género <i>Proechimys</i> (Rodentia, Echimyidae) de Venezuela.	
II.1.- Introducción.	26
II.2.- Materiales y Métodos.	29
II.3.- Resultados.	32
II.4.- Discusión y Conclusiones	49
II.5.- Bibliografía	57

CAPITULO III

Diferenciación craneométrica en especies del género *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) de Venezuela.

III.1.- Introducción.	62
III.2.- Materiales y Métodos.	64
III.3.- Resultados.	71
III.4.- Discusión y Conclusiones	83
III.5.- Bibliografía	89

CAPITULO IV

Aspectos ecologicos de la especie *Proechimys g. guirae* (Rodentia: Echimyidae).

IV.1.- Introducción.	94
IV.2.- Materiales y Métodos.	99
IV.3.- Resultados.	104
IV.4.- Discusión y Conclusiones	131
IV.5.- Agradecimientos	143
IV.6.- Bibliografía	144

CONCLUSIONES GENERALES	147
-------------------------------	------------

RESUMEN

El presente trabajo versa sobre tres aspectos (cariología, craneometría y ecología) relacionados con la evolución del género *Proechimys* el cual se encuentra ampliamente distribuido en Sur América.

Se llevó a cabo un análisis cariológico, a través de bandeo C y G de los cromosomas, de las especies de este grupo de roedores caviomorfos localizadas al Norte del río Orinoco (Venezuela) y pertenecientes al denominado grupo *trinitatis*. Fueron estudiados 92 ejemplares de las especies: *P. canicollis* ($2n=24$), *P. trinitatis* ($2n=62$) y las que constituyen la denominada superespecie [*guirae*], que se encuentran conformando un círculo de razas (*Rassenkreis*) cromosómicas (a excepción de *P. g.* subsp. Oriente): *P. poliopus* ($2n=42$), *P. guirae ochraceus* ($2n=44$), *P. g.* subsp. Falcón ($2n=46$), *P. g. guirae* ($2n=48$) *P. g.* subsp. Llanos ($2n=50$), *P. g.* subsp. Oriente ($2n=52$) y una nueva especie, no descrita, *Proechimys* sp. ($2n=62$). Los resultados obtenidos confirman los hallazgos realizados previamente, sobre el número diploide y el número fundamental de las especies y subespecies estudiadas. Así mismo se corroboró, en forma general, el patrón de cambios cromosómicos dentro del *Rassenkreis* y la vinculación de la especie alopátrida *P. g.* subsp. Oriente con ese conjunto de subespecies. El bandeo G permitió realizar algunas enmiendas sobre la interpretación de los rearrreglos cromosómicos que ocurren en la superespecie [*P. guirae*]. Entre el cariotipo $2n=42$ y el $2n=44$ ocurre un cambio Robertsoniano en el par A2, una inversión pericéntrica que involucra el par A3 y una delección en el par C5. Las transformaciones entre $2n=44$ y $2n=46$, $2n=46$ y $2n=48$, $2n=48$ y $2n=50$, involucran un cambio Robertsoniano de los pares A4, B6 y B1, respectivamente. Las diferencias entre el cariomorfo $2n=50$ y el de $2n=62$ de *Proechimys* sp. ($2n=62$) se manifiestan a través de cinco cambios Robertsonianos que afectan los pares B4, B5, B7, B8 y B9, una inversión paracéntrica del par A3 y dos inversiones pericéntricas que afectan el par C5 y el cromosoma X. El cariotipo de *P. g.* subsp. Oriente difiere del de $2n=50$ por presentar un cambio Robertsoniano que involucra el par A1 y una inversión pericentromérica que involucra el par C5. Esta inversión también se encuentra presente en el cariomorfo $2n=62$, de *Proechimys* sp.. El patrón de bandeo C reveló que la

distribución de la heterocromatina constitutiva es relativamente constante en los miembros de la superespecie, en la mayoría de los casos se encuentra distribuida al nivel del centrómero y en algunos cromosomas de tamaño pequeño en forma de bloques y diferencialmente en los cariomorfos que integran la superespecie [*P. guairae*]: dos pares completamente heterocromáticos en $2n=48$ y $2n=50$, mientras que en los cariomorfos $2n=42$, $2n=44$, $2n=46$, $2n=52$ y $2n=62$, se localizan tres pares heterocromáticos, uno de ellos es heteromórfico en $2n=42$, $2n=46$ y $2n=52$. *P. trinitatis* no presenta autosomas completamente heterocromáticos. El bandeo C puso de manifiesto que los dos cariomorfos con $2n=62$, de *Proechimys* sp. y *P. trinitatis*, difieren sustancialmente a pesar de tener el mismo número de cromosomas, presentar algunas homologías en el bandeo G y presentar el cromosoma X de tipo submetacéntrico. *P. canicollis* contrasta con todos los cariomorfos estudiados al presentar bandeo C localizado exclusivamente en la región pericentromérica. La información disponible sobre la cariología de los géneros cercanos a *Proechimys* permite apoyar la hipótesis de una evolución cromosómica, de números bajos a número altos, por fisiones en el complejo *P. guairae*.

El segundo objetivo del presente trabajo fue el de describir los patrones de la morfología del cráneo y sus relaciones entre las especies de *Proechimys* que se distribuyen en el Norte de Venezuela, así como la variación geográfica en los rasgos morfométricos de estos grupos, con el propósito de relacionar los patrones existentes con la filogenia. Se analizaron 255 ejemplares, de varias localidades, los cuales pertenecen a las siguientes especies y subespecies del género *Proechimys*: *P. canicollis* ($2n=24$), *P. poliopus* ($2n=42$), *P. guairae* [*P. g.* subsp. Falcón ($2n=46$), *P. g. guairae* ($2n=48$), *P. g.* subsp. Llanos ($2n=50$) y *P. g.* subsp. Oriente ($2n=52$)], *Proechimys* sp. ($2n=62$) y *P. trinitatis* ($2n=62$). Se tomaron 19 medidas del cráneo y 4 de la mandíbula. Análisis multivariado de la varianza y análisis canónico discriminante fueron usados y las distancias de Mahalanobis permitieron construir los fenogramas UPGMA y para evaluar congruencias en los patrones entre diferentes grupos de caracteres. Los resultados obtenidos permiten indicar, que en el contexto del análisis multivariado, se evidencian diferencias morfométricas claras entre las especies reconocidas como tal (*P. canicollis* y *P. trinitatis*), mientras que las diferencias en los rasgos craneométricos son menos evidentes entre las especies y subespecies de la

superespecie [*P. guairae*]. *P. trinitatis*, especie restringida a una pequeña área al Este de Venezuela y en la Isla de Trinidad presenta la mayor diferenciación de la forma del cráneo y este hecho puede ser consecuencia del proceso de divergencia ocurrido en este género a través de varias rutas de expansión. De las especies que se agrupan en la superespecie [*P. guairae*], tres de ellas mostraron una alta diferenciación morfológica: *P. poliopus*, *P. g. subsp. Oriente* y *Proechimys sp.* ($2n=62$) con respecto al resto de las otras especies y subespecies que constituyen el *Rassenkreis* y tanto la primera como la última, desde el punto de vista cariológico son consideradas especies plenas. Las otras poblaciones estudiadas (*P. g. guairae*, *P. g. subsp. Falcón* y *P. g. subsp. Llanos*) muestran la misma clase de modificaciones y las relaciones entre ellas son parcialmente congruentes con las diferencias entre sus cariotipos. Se encontró una correlación significativa entre la morfometría y la distribución geográfica entre todas las poblaciones estudiadas; esta correlación fue alta dentro de los integrantes del *Rassenkreiss* y este hecho es indicativo de que la diferenciación morfológica se acopló con los cambios cromosómicos en los sucesivos eventos de especiación. Los resultados favorecen una causa filogenética para la diferenciación morfológica entre poblaciones y especies.

El tercer aspecto estudiado se refiere a los atributos básicos de la estructura y la dinámica, en condiciones naturales, de una población de *Proechimys g. guairae*, especie perteneciente a la superespecie [*P. guairae*], con el propósito de realizar estimaciones y/o hacer inferencias sobre su ecología. Se realizó un estudio, a través de 20 meses, en la localidad de Turiamo (Edo. Aragua-Venezuela) basado en marcación y recaptura, con 225 estaciones de captura (sobre 9 ha), de la especie señalada, así como una caracterización del hábitat en cuanto a su diversidad estructural. La información obtenida permite indicar que la capturabilidad de los individuos se mantiene en la mayoría de los eventos de muestreo sobre el 50 %, que la recapturabilidad fue baja y que no existen diferencias de capturas entre los individuos marcados y no marcados ni entre machos y hembras y que los individuos de la población permanecen en el área un promedio de 3,5 meses. La caracterización, sobre la base del peso, la longitud y la condición reproductiva, de las diferentes clases de edad de machos y hembras de *P. g. guairae* puso de manifiesto que no existen diferencias de tamaño entre machos y hembras, esta ausencia de dimorfismo sexual

es consistente con los resultados obtenidos en el análisis craneométrico de las especies del género. La evolución etaria pone de manifiesto que los adultos se encuentran siempre presentes en la población, los juveniles se incorporan a la entrada de la época de lluvia para desaparecer durante la época de sequía. Se observaron hembras preñadas y/o lactantes durante la mayoría de los meses de seguimiento de la población y la mayor actividad sexual se concentra entre mediados de la época de sequía y durante la época de lluvia. Las densidades estimadas, por el método de enumeración directa, varían entre 1 y 3,5 inds./ha. y esta variación se interpreta a la luz de las fluctuaciones en el clima y la disponibilidad de recursos. La biomasa estimada fue de 150 a 750 g/ha. El estimado del número efectivo de la población osciló entre 3 y 20 ind/ha. Los valores del área de acción estimados son significativamente diferentes para hembras (0,3- 0,7 ha) y machos (0,9-2,3 ha) y las hembras adultas no superponen su área de desplazamiento mientras que los machos si lo hacen, éste comportamiento sugiere la existencia de una cierta territorialidad.

Los resultados de este estudio permiten concluir que la evolución cromosómica que fue detectada en un grupo de especies del género de *Proechimys*, ha podido ser corroborado por un nivel de resolución cariológica mayor (bandeo G y C), que las condiciones ecológicas que han podido favorecer una especiación por mutaciones cromosómicas, como son: número efectivo muy bajo, alta endocruza, flujo génico nulo y escasa vagilidad, son características de poblaciones actuales del género y que la diferenciación morfológica que manifiestan las especies y subespecies del género se puede interpretar como el resultado de un proceso filogenético.

CAPITULO I

CONSIDERACIONES TEORICAS

I.1.- La Especiación Cromosómica

La teoría evolutiva ha tratado de dar respuesta a dos grandes interrogantes del pensamiento humano: ¿qué es una especie? y ¿cómo se forman las especies ?

El saber qué es una especie ha sido objeto de reflexión desde tiempos remotos y aún en la actualidad el concepto de especie es motivo de discusión y de nuevas proposiciones (Häuser, 1987; Templeton, 1989; King, 1993). Un análisis crítico de diferentes conceptos de especie ha sido presentado por King (1993), quien considera las ventajas y desventajas del concepto morfológico de especie, del concepto biológico, del de reconocimiento, del de cohesión y de los denominados conceptos evolutivos. Este autor concluye señalando que la mayoría de los biólogos que trabajan actualmente en sistemática de plantas y animales usan el concepto biológico de especie en conjunción con la descripción de la morfoespecie.

El concepto biológico de especie (CBE) (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942, 1963) considera que ésta son grupos de poblaciones naturales que se entrecruzan o potencialmente lo pueden hacer y que están aislados reproductivamente de otros grupos. Este concepto ha sido objetado por varias razones: por ser un concepto no general y restringido a organismos bisexuales, por la inaplicabilidad a situaciones multidimensionales, tanto en el tiempo como en el espacio, y por la impracticabilidad del criterio de aislamiento reproductivo. Esta última ha sido la más importante objeción ya que han sido variadas y opuestas las interpretaciones sobre el aislamiento reproductivo y en especial sobre el entrecruzamiento; algunos investigadores han considerado un

absoluto y permanente aislamiento reproductivo (ausencia de entrecruzamiento) entre especies mientras que otros han aceptado la presencia de híbridos infértiles entre las especies (existencia de entrecruzamiento). Otros autores (Frost y Hillis, 1990) no aceptan el aislamiento reproductivo como criterio para definir la especie, en tanto que señalan incompatibilidades con la teoría cladista. Paterson (1985) ha sido el crítico que más ha insistido sobre la consideración de los mecanismos de aislamiento ya que a su entender éstos son un producto del aislamiento más que un mecanismo casual responsable de la producción de nuevas especies en aislamiento. Las críticas de Paterson son un buen ejemplo para analizar los diferentes niveles de relación que existe entre el concepto de especie y el proceso de especiación.

Chandler y Gromko (1989) señalan que a pesar de existir una diversidad de perspectivas sobre los diferentes niveles de relación entre el proceso y el concepto, el o los conceptos de especie no pueden ser inconsistentes con los procesos de cambio evolutivo y que la adopción de un determinado concepto no requiere la adopción de un mecanismo particular de especiación y viceversa. En el caso específico del CBE, el cual se basa en el aislamiento reproductivo, dicho aislamiento no está vinculado a un mecanismo particular que origina el aislamiento.

En lo que respecta específicamente a los procesos que originan las especies se han propuesto diversos modelos de especiación y varios autores han ofrecido una panorámica de los mismos (Grant, 1977; White, 1978; Wright, 1978; Reig, 1981a; Reig, 1983). De acuerdo a Reig (1983), la especiación primaria, es decir la formación de una nueva especie por desgajamiento de la integridad genética de una especie ancestral (se

excluye a la especiación por hibridación de dos especies y a la especiación filética), se puede producir a través de siete tipos diferentes de procesos que originan el surgimiento de mecanismos de aislamiento reproductivo (ver Tabla I.1). Centremos nuestra atención en el modo de especiación denominado especiación estasiopátrida por cambios cromosómicos. En su formulación general este modelo de especiación considera que en el área de distribución de una especie pueden producirse uno o más cambios estructurales en los cromosomas, posteriormente éstos pueden establecerse en estado homocigoto, por heterosis negativa; la nueva forma cromosómica se puede expandir y entrar en contacto primario con el citotipo ancestral y en esta zona se puede producir una semiesterilidad de ambos citotipos la cual favorecerá el desarrollo de mecanismos precigóticos de aislamiento.

Han sido postulados diferentes modelos de evolución cromosómica (ver revisión en Sites y Moritz, 1987). Recientemente, King (1993), reconoce diferentes modos de especiación cromosómica y los clasifica en internos, externos y por hibridación (Tabla I.2), dentro de los primeros se ubican la hipótesis de la tríada (Wallace, 1953), la especiación estasiopátrida (White, 1968) y los procesos en cadenas (White, 1978). Los modos externos de especiación cromosómica serían la denominada especiación saltacional (Lewis, 1962, 1966), especiación cuántica (Grant, 1971), especiación parapátrida, por efecto fundador y parapátrida propiamente dicha, (Bush, 1975), especiación aloparapátrida (Key, 1968, 1981), transiliencia cromosómica (Templeton, 1980, 1981), alopatría cromosómica primaria (King, 1984, 1993), especiación por múltiples fusiones céntricas que participan en homologías monobraquiales (Capanna, 1982) y por inversión pericéntrica (King, 1991). Los modos de especiación por hibridación se agrupan en recombinación híbrida

Tabla I.1. Modelos de especiación primaria.
(Tomado de Reig, 1983 y Basañez, 1981)

Modo de especiación	Definición	Correspondencia con otros autores
Alopátrida propiamente dicha	Poblaciones aisladas por una barrera geográfica van alcanzando gradualmente diferencias genéticas (subespecies, que determinan mecanismos de aislamiento reproductivo incompleto (semiespecies), los cuales se refuerzan y completan en una etapa ulterior de simpatria o contacto secundario (Efecto Wallace), por menor adecuación de los híbridos. El aislamiento reproductivo es así una consecuencia de la gradual pero profunda divergencia genética de las poblaciones separadas y sometidas a presiones selectivas diferentes, ("revolución genética" de Mayr)	Alopátrida o geográfica de Mayr (1942, 1963, 1970). Tipo Ia de Bush (1975). Divergencia adaptativa de Templeton (1980).
Por efecto fundador o por aislamiento de colonia periférica	Un pequeño número de individuos de una población mendeliana invade un nuevo territorio o queda aislada por retracción areal, constituyendo una colonia fundadora que lleva sólo una parte de la variación genética original. Esta, por acción de la endocruza sufre una rápida transformación divergente y la población con el nuevo reservorio génico se expande posteriormente	Efecto fundador de Mayr (1954). Carson (1968). Tipo Ib de Bush (1975). Transiliencia genética de Templeton (1980)
Parapátrida por diferenciación en un clino	La diferenciación local en un clino o gradiente ambiental, restringue el flujo génico y conduce a fragmentación en semiespecies, que se expanden y perfeccionan el aislamiento por efecto Wallace	Parapátrida de Murray (1972). Endler (1977). Tipo II de Bush (1975). Divergencia clinal de Templeton (1980)
Por extinción de poblaciones intermedias en un <i>Rassenkreis</i>	El flujo génico en una cadena de razas diferenciadas por transformación divergente se interrumpe por extinción de razas intermedias, quedando las poblaciones extremas aisladas reproductivamente entre sí por la acumulación de diferencias genéticas.	White (1978). Reig (1981a)

Tabla I.1. Continuación

Modo de especiación	Definición	Correspondencia con otros autores
<p>Estasipátrida por cambios cromosómicos</p>	<p>En alguna parte del área original se producen uno a más cambios estructurales en los cromosomas, que se establecen en el estado homocigoto por heterosis negativa. El nuevo citotipo se expande formando zonas de contacto primario con el ancestral, donde la semisterilidad híbrida favorece el desarrollo de mecanismos precigóticos. Las barreras de aislamiento no son una consecuencia de diferenciación gradual sino de incompatibilidad cromosómica, dicha diferenciación se espera después de que el aislamiento reproductivo se ha completado</p>	<p>Estasipátrida de White (1968). Saltacional de Lewis (1962, 1966). Incluida en parapátrida de Bush (1975). Transiliencia cromosómica de Templeton (1980)</p>
<p>Simpátrida</p>	<p>En una población polimórfica, la selección de hábitat y de pareja, conducen a la fijación de mutaciones o recombinaciones génicas que determinan aislamiento reproductivo pre-cigótico entre dos o más morfos, en distintos biotopos dentro de una misma área geográfica.</p>	<p>Simpátrida de Maynard-Smith (1966). Competitiva de Rosengweig (1978) y Pimm (1979). Tipo II de Bush (1975). Divergencia de hábitat de Templeton (1980).</p>
<p>Cuántica</p>	<p>Engloba una amplia gama de fenómenos que tienen en común el partir de unos pocos individuos fundadores, requerir gran reducción del tamaño poblacional, incluir factores estocásticos, y conducir a especiación muy rápidamente.</p>	<p>Grant (1971).</p>

Tabla I. 2. Modelos de especiación cromosómica.
(Elaborado a partir de King, 1993)

TIPOS DE ESPECIACION:

- A) **INTERNOS:** la especiación ocurre dentro de la distribución de una especie estando las poblaciones en contacto (en simpatria), a al menos no aisladas en términos de flujo génico.
- 1) **Hipótesis de la tríada** (Wallace, 1953).
Cuando tres inversiones superpuestas (tríadas) se encuentran presentes en una población, los segmentos cromosómicos y los bloques invertidos de genes no se separan unos de otros de tal manera que el entrecruzamiento destruye la integridad del material genético (a diferencia de cuando existen uno o dos inversiones) dentro de los segmentos invertidos y las combinaciones coadaptadas son destruidas (ej.: origen de *Drosophila persimilis* a partir de *D. pseudoobscura*)
 - 2) **Especiación estasisipátrida** (White et al., 1967; White, 1968, 1978).
En la distribución de una especie se genera una especie hija la cual se caracteriza por presentar uno a más cambios cromosómicos con heterosis negativa. Este modelo de especiación se puede encontrar en insectos con baja vagilidad y en vertebrados con características similares en su estilo de vida. Este modelo ha sido fuertemente criticado por Key (1968, 1981) y Futuyma y Mayer (1980)
 - 3) **Especiación en cadena**
En condiciones donde se facilita la fijación de una simple fusión cromosómica también se puede favorecer la fijación de fusiones adicionales en un proceso en cadena. El ejemplo clásico lo constituye las múltiples mutaciones sucesivas en *Mus musculus* (Capanna et al., 1977) . Los estudios de Capanna y su grupo sugieren que las variantes cromosómicas en este grupo se establecen en alopatria.
- B) **EXTERNOS.** En condiciones de alopatria donde la reorganización cromosómica ocurre como evento secundario después de la especiación por aislamiento y diferenciación génica.
- 4) **Especiación saltacional** (Lewis, 1966).
En especies de plantas muy similares morfológicamente se encontró un alto nivel de esterilidad y se explicó este fenómeno por la presencia de múltiples diferencias cromosómicas. Una reorganización a saltos de la morfología de los cromosomas ocurre y este proceso se considera que debe realizarse muy rápido. Especies anuales de compuestas como *Holocarpa*, *Lasthenia*, *Allophyllum* y *Clarkia*, han evidenciado estos cambios, así como géneros de plantas leñosas.
 - 5) **Especiación cuántica** (Grant, 1971).
Este modelo de especiación cromosómica se basó en el efecto fundador de Mayr (1963). Una colonia de pocos emigrantes se aísla en la periferia de la distribución de una especie, sus integrantes no constituyen una muestra al azar del acervo génico de la población original (polimórfica para translocaciones, inversiones y otros rearrreglos), la endocruza y la deriva génica originan individuos con cambios genotípicos y fenotípicos drásticos. Nuevos segmentos cromosómicos homocigotos son formados difiriendo así de la población ancestral y separada de ella por barreras cromosómicas.

Tabla I. 2. Continuación

■ **EXTERNOS.** (Cont.)

6) Especiación parapátrida (Bush, 1975).

6.1) Por efecto fundador (Tipo I B). Es muy similar a la especiación cuántica pero no necesariamente requiere de cambios cromosómicos. Sin embargo Bush considera que en diferentes grupos de vertebrados la evolución cromosómica ha podido ser importante en la especiación por efecto fundador. En especies de mamíferos de moderada baja vagilidad con pequeños grupos cohesivos o pequeños grupos familiares (primates), harenes, hordas (ungulados) o grupos con permanentes lazos de pares (lobos), un aislamiento temporal de miembros dominantes en donde se producen cambios cromosómicos, de gran valor adaptativo, éstos pueden ser fijados rápidamente en condición homocigota y la nueva población puede explorar un nuevo hábitat.

6.2) Especiación parapátrida. Se diferencia de la anterior por tres criterios: requiere de aislamiento temporal durante la especiación, los organismos involucrados tienen excepcionalmente baja vagilidad y el aislamiento reproductivo se adquiere por selección al mismo tiempo que se penetra un nuevo hábitat. Este tipo de especiación ha sido encontrado en roedores, tales como *Spalax*, *Peromyscus* y *Proechimys*, en musarañas, lagartos y grillos y en plantas (*Clarkia*)

7) Especiación aloparapátrida (Key, 1968, 1981).

Se produce en una raza establecida en alopatría en la cual al menos una diferencia cromosómica o génica fijada la distingue de la población parental. La adquisición de aislamiento reproductivo en la zona de tensión parapátrida es la segunda etapa del proceso de especiación.

8) Transiliencia cromosómica (Templeton, 1980, 1981).

Bajo este modelo de especiación se considera que un arreglo cromosómico origina una sustancial disminución de la adecuación darwiniana ("fitness") al estado heterocigoto (heterosis negativa). Esta fijación debe llevarse a cabo en poblaciones de tamaño pequeño y muy rápidamente, y sólo puede ocurrir cuando los efectos de la deriva génica y la endocruza permiten neutralizar los efectos de la selección natural.

9) Alopatría cromosómica primaria (King, 1984, 1993).

Este modelo surge para explicar la situación encontrada en las radiaciones colonizantes de los lagartos de los géneros *Phyllodactylus* y *Gehyra*. Cada uno de los arreglos entre las especies ancestrales y descendientes, las razas cromosómicas, se distinguen del próximo por una o más diferencias cromosómicas fijadas. Las razas cromosómicas recientemente formadas se encuentran al final de un linaje, mientras que las más viejas se encuentran en el otro extremo del linaje. Este tipo de especiación también se ha encontrado en roedores. Se considera que en este modo activo de especiación cromosómica alopatría el cambio cromosómico fue primero y la raza cromosómica derivada colonizó un nuevo territorio.

10) Especiación por múltiples fusiones céntricas que participan en homologías monobraquiales (Capanna, 1982; Baker y Bickman, 1986).

En este caso ocurren fusiones cromosómicas secuenciales que se acumulan, estas fusiones se realizan en diferentes combinaciones de brazos cromosómicos en varias subpoblaciones. Cuando dos subpoblaciones con fusiones diferentes hibridan se pueden producir híbridos estériles.

11) Especiación por inversión pericéntrica.

Cuando se establece contacto entre formas cromosómicas parentales y derivadas que se diferencian por inversiones cromosómicas que han sido fijadas, los efectos recombinantes de las inversiones pericéntricas sobre los complejos de genes coadaptados producen fuertes barreras de esterilidad en la F2 y los apareamientos de retrocruza, actuando así como mecanismo de aislamiento reproductivo post-cigótico. Este modelo no es universal dada la existencia de polimorfismos balanceados que involucran múltiples inversiones pericéntricas.

9 HIBRIDACION (King, 1993)

12) Recombinación híbrida (Templeton, 1981).

La reorganización revolucionaria del genoma de individuos híbridos puede producir novedades evolutivas y resultar en especiación. Cuando la selección favorece la sobrevivencia de la F2 de la hibridación entre especies un nuevo fenotipo recombinante puede establecerse. El aislamiento reproductivo puede ser aumentado en el recombinante por evolución cariotípica, las diferencias estructurales entre los distintos cariotipos parentales pueden ser además modificadas por recombinación o rearrreglos adicionales también pueden ser inducidos. El aislamiento reproductivo puede también ser producido por actividad mutacional inducida por la acción de la hibridación (disgénesis híbrida). No hay evidencias claras de este proceso de especiación.

13) Poliploidía.

La poliploidía se obtiene cuando el conjunto diploide de cromosomas se duplica para formar tetraploides, u otros niveles de ploidía (hexaploidía, octaploidía, etc.) por sucesivas duplicaciones o por la adquisición de genomas haploides (triploidía, pentaploidía, etc.). Se estima que entre el 70 y el 80% de todas las angiospermas tienen origen poliploide, mientras que en los animales este proceso es menos conocido y ha sido reportado que ocurre en anfibios.

14) Hibridogénesis

Cuando los híbridos producen gametos de un tipo parental que se cruzan exitosamente con gametos de otro tipo parental. Este tipo de especiación se ha encontrado en peces y anfibios.

15) Partenogénesis.

La forma más común de partenogénesis, al menos en vertebrados, involucra hibridación seguida por cambios meióticos los cuales facilitan la transmisión del genoma híbrido.

(Templeton, 1981), poliploidía, partenogénesis e hibridogénesis.

Esta diversidad de modelos de especiación cromosómica evidencia que los cambios cromosómicos juegan un papel importante en el proceso de formación de especies en algunos grupos de animales y plantas y que es un proceso frecuente y de gran importancia, constituyendo un campo por explorar en la teoría evolutiva ya que no se conoce con claridad los diferentes procesos involucrados. En este sentido es de destacar, entre las nuevas proposiciones sobre la evolución cromosómica, la hipótesis de la interacción mínima (Imai et al., 1986, 1988) la cual considera como factor decisivo la relación entre el tamaño del genoma y el volumen nuclear.

Los cromosomas poseen tres funciones principales (Stebbins, 1971): a) la de ser organelas en las que se almacena, se replica y se trasmite la información hereditaria contenida en la secuencia de bases del ADN; b) la de ser los vehículos de la acción genética, es decir la estructura en la que los productos primarios de los genes son regulados y c) la de ser uno de los factores del sistema de regulación de la recombinación génica en la hibridación entre individuos genéticamente distintos. Por otra parte los cromosomas permiten caracterizar a las especies por su número ($2n$) y estructura, pero un número o estructura igual de los cromosomas no implica que se está en presencia de la misma especie y el ejemplo más drástico de esta situación lo constituyen los complejos homosecuenciales (Carson et al., 1967) de especies de *Drosophila* que presentan identidad cromosómica en número, morfología y patrón de bandas. En los mamíferos se han evidenciado especies de taxones diferentes que presentan igual número cromosómico, por ejemplo en los marsupiales (Reig et al., 1977) el cariotipo $2n=22$ es

indistinguible en seis especies. Pero lo más frecuente es encontrar diferenciación cromosómica acompañando a la diferenciación de las especies, más aún se han podido establecer diferentes tipos de correlación entre el proceso de la evolución cromosómica y la evolución morfológica (Aguilera, 1981). El papel de los cambios cromosómicos en el origen de las especies radica fundamentalmente en la producción de aislamiento reproductivo a través de la fijación de mutaciones cromosómicas que llevan a la semiesterilidad o esterilidad híbrida (Reig, 1979; White, 1978; Templeton, 1980; Capanna *et.al*, 1985), esta evidencia conjuntamente con los futuros aportes de la genética molecular contribuirán, en los años venideros, a develar aspectos oscuros del papel de los cromosomas en la evolución de las especies.

En el caso de vertebrados y en especial de los roedores la citogenética ha constituido una herramienta de gran valor en el proceso de reconocimiento de las especies ya que ha permitido revelar discontinuidades en el número y la estructura de los cromosomas y esta información ha contribuido al conocimiento sobre la evolución de este grupo (Gardner y Patton, 1976). Los aportes más notables sobre la cariosistemática y la evolución de los roedores de América del Sur se realizaron en la década de los ochenta, fundamentalmente a través de los estudios de Reig (1981b, 1983, 1984a, 1984b, 1986, 1987); sin embargo, aún estamos lejos de conocer los diferentes mecanismos de diversificación que tuvieron lugar en ésta parte del continente.

I.2.- Evolución y Sistemática en el género *Proechimys*.

Los roedores caviomorfos constituyen un grupo de mamíferos que colonizaron, desde Africa, a Sur América cuando ambos continentes se encontraban muy próximos entre sí en el Eoceno Medio o Superior (Reig 1981b, 1986). Actualmente dicho grupo está representado por 12 familias, siendo la familia Echimyidae la que incluye los caviomorfos más primitivos tanto fósiles como vivientes. Esta afirmación esta sustentada en las características dentarias que exhiben algunos de sus miembros así como la gran diferenciación de equimidos (15 géneros) en el presente. Los primeros caviomorfos se habrían dispersado desde el noreste del Brasil radiando en los extensos bosques húmedos de tierras bajas presentes en el Eoceno y Oligoceno; posteriormente, al inicio del proceso de orogénesis de los Andes (Mioceno temprano) se produjo un clima frío y seco, al Sur de la cuenca del actual Amazonas, el cual originó regiones áridas con vegetación abierta a las cuales se adaptaron algunos caviomorfos. Al Norte del Amazonas las condiciones ambientales no fueron grandemente afectadas y los caviomorfos invadieron gradualmente los bosques montañosos (Reig, 1986).

La familia Echimyidae (ver distribución en la Fig. I.1) estaría constituida por tres subfamilias: Dactylomyinae, Chaetomyinae y Echimyinae (Reig, 1986), ésta última comprendería los géneros: *Makalata*, *Echimys*, *Isothrix*, *Mesomys*, *Lonchothrix*, *Diplomys*, *Proechimys*, *Euryzygomatomys*, *Carterodon*, *Hoplomys* y *Trichomys*. De estos géneros el más diversificado es *Proechimys* el cual estaría representado por unas sesenta especies distribuidas desde Centro América (Nicaragua) hasta la porción media de Sur América (Fig. I.1).

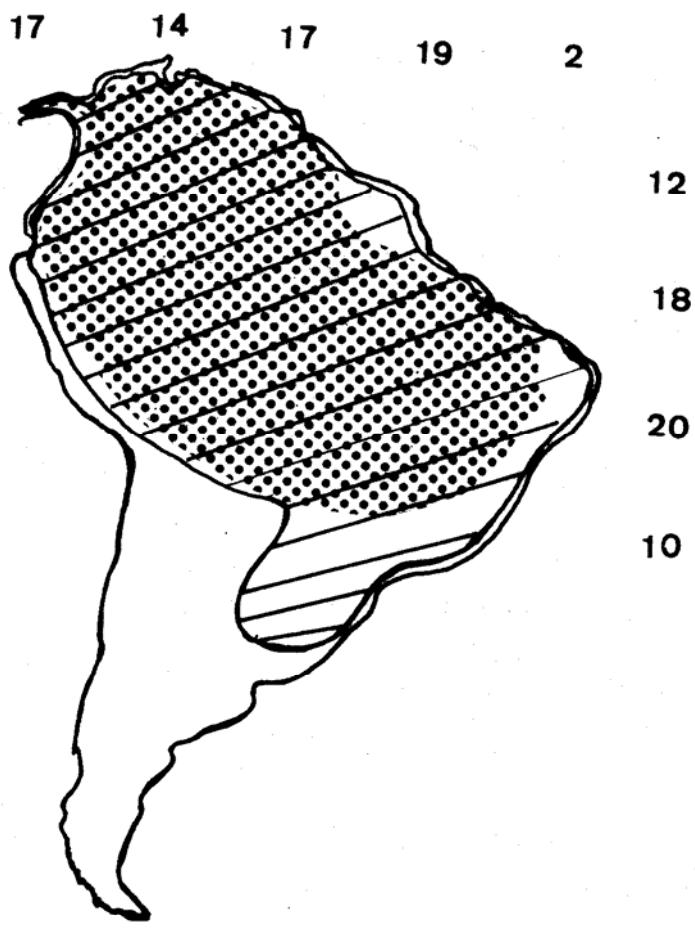


Figura I.1. Distribución geográfica de la familia Echimyidae (trama a rayas) y del género *Proechimys* (trama de puntos) . Los números en la parte superior del mapa indican el número de especies de la familia en bandas de 10° de longitud y los números al lado derecho indican el número de especies en bandas de 10° de latitud (tomado de Mares y Ojeda, 1982).

Proechimys es un género complejo no sólo por la cantidad de especies que lo conforman sino por la variabilidad morfológica detectada, a nivel inter e intraespecífico, hecho éste que dificulta la delimitación de sus taxa; sin embargo, esfuerzos innovadores en este campo han contribuido a la reconstrucción de la historia evolutiva. Así, Gardner y Emmons (1984) logran establecer cuatro grupos de especies de *Proechimys* tomando en cuenta el patrón de los septo de la bulla timpánica y recientemente Patton (1987) definió, sobre la base de caracteres baculares y de rasgos cualitativos del cráneo, nueve grupos de especies (ver Tabla I. 3), cinco de ellos ampliamente distribuidos y el resto restringidos en su distribución. De acuerdo a este agrupamiento en Venezuela estarían presentes especies de los grupos *guyannensis*, *goeldii*, *cuvieri*, *trinitatis* y *canicollis*, éstos dos últimos distribuidos al Norte del río Orinoco.

En la década de los setenta los estudios citogenéticos de Reig y Useche (1976) y Patton y Gardner (1972) permitieron reconocer 13 cariotipos diferentes en el género *Proechimys* y detectaron mutaciones cromosómicas en las que participan diferentes mecanismos de reordenamiento, fundamentalmente los cambios Robertsonianos (fisión-fusión). Actualmente el número de cariotipos conocidos de las especies de *Proechimys* asciende a 26, en un rango que va de $2n=14$ a $2n=65$ (Reig, 1989). Esta información contrasta con el número de especies nominales descritas: 50 - 60 (Reig, 1981a; Patton; 1987) y nos indican lo imperativo de los estudios de prospección citogenética en éste género.

Se ha postulado que en la diversificación de este género los cambios cromosómicos han jugado un papel importante y que la secuencia evolutiva de los

Tabla I.3. Grupos de especies de *Proechimys* (Patton, 1987).

GRUPO	ESPECIES	GRUPO	ESPECIES
<i>guyannensis</i>	<i>guyannensis</i> (E. Geoffroy, 1803) <i>cherriei</i> Thomas, 1899 <i>roberti</i> Thomas, 1901 <i>vacillator</i> Thomas, 1903 <i>oris</i> Thomas, 1904 <i>warreni</i> Thomas 1905 <i>boimensis</i> Allen, 1916 <i>arescens</i> Osgood, 1944 <i>riparum</i> Moojen, 1948 <i>arabupu</i> Moojen, 1948	<i>trinitatis</i>	<i>trinitatis</i> (Allen y Chapman, 1893) <i>chrysaеolus</i> (Thomas, 1898) <i>mincae</i> (Allen, 1899) <i>urichi</i> (Allen, 1899) (*) <i>guairae</i> Thomas, 1901 <i>ochraceous</i> Osgood, 1912 <i>poliopus</i> Osgood, 1912 <i>hoplomyoides</i> Tate, 1939 <i>magdalenae</i> Hershkovitz, 1948
<i>semispinosus</i>	<i>semispinosus</i> (Tomes, 1860) <i>centralis</i> (Thomas, 1896) <i>rosa</i> Thomas, 1900 <i>chiriquinus</i> Thomas, 1900 <i>panamensis</i> Thomas, 1900 <i>burrus</i> Bangs, 1901 <i>gorgonae</i> Bangs, 1905 <i>calidior</i> Thomas, 1911 <i>oconnelli</i> Allen, 1913 <i>rubellus</i> Hollister, 1914 <i>colombianus</i> Thomas, 1914 <i>goldmani</i> Bole, 1937 <i>ignotus</i> Kellogg, 1946	<i>goeldii</i>	<i>goeldii</i> Thomas, 1905 <i>steerei</i> Goldman, 1911 <i>kermi</i> Allen, 1915 <i>pachita</i> Thomas, 1923 <i>hilda</i> Thomas, 1924 <i>rattinus</i> , Thomas, 1926 <i>quadruplicatus</i> Hershkovitz, 1948 <i>liminalis</i> Moojen, 1948 <i>amphichoricus</i> , Moojen, 1948 <i>hyleae</i> Moojen, 1948 <i>nesiotes</i> Moojen, 1948 <i>leioprimna</i> Moojen, 1948
<i>longicaudatus</i>	<i>longicaudatus</i> (Rengger, 1830) <i>brevicauda</i> (Gunther, 1877) <i>bolivensis</i> Thomas, 1901 <i>securus</i> Thomas, 1902 <i>gularis</i> Thomas, 1911 <i>leucomystax</i> Ribeiro, 1914 <i>elassopus</i> Osgood, 1944 <i>villacauda</i> Moojen, 1948 <i>ribeiroi</i> Moojen, 1948	<i>simonsi</i>	<i>simonsi</i> Thomas, 1900 <i>hendeei</i> Thomas, 1926 <i>nigrofulvus</i> Osgood, 1944
		<i>canicollis</i>	<i>canicollis</i> (Allen, 1899)
		<i>cuvieri</i>	<i>cuvieri</i> Petter, 1978
		<i>decumanus</i>	<i>decumanus</i> (Thomas, 1899)

* *urichi* es sinónimo de *trinitatis* (resultado de este estudio)

reordenamientos cromosómicos en *Proechimys* pudo haber ocurrido en dos sentidos a partir de cariotipos de números intermedios, esta hipótesis esbozada por Reig y Useche (1976) implica un proceso de evolución a través de fusiones y fisiones cromosómicas. La información acumulada hasta el presente no permite avanzar más allá de esta aproximación primaria sobre la evolución de este grupo de caviomorfos, pero si podemos señalar que en este caso el aislamiento reproductivo en formas diferenciadas cromosómicamente debe ser efectivo, como lo sugieren los escasos híbridos encontrados por Basañez (1981) en las zonas de contacto de diferentes cariomorfos.

En 1980 Reig et al. encuentran un *Rassenkreis* (círculo de razas) de cariomorfos en poblaciones de *Proechimys* localizadas en el Noroeste y centro de Venezuela, consistente en cariotipos sucesivos desde $2n=42$ hasta $2n=62$. Este círculo de razas cariotípicas es referido como una superespecie [*P. guairae*], constituida de tres aloespecies: *P. poliopus* ($2n=42$), *P. guairae* (*g. ochraceus*, $2n=44$; *g. guairae*, $2n=46$; *g. subespecie* de Miranda, $2n=48$; *g. subespecie* de los Llanos, $2n=50$) y *P. sp. nova* de Barinas ($2n=62$).

El proceso de especiación que originó a esta superespecie tuvo una primera interpretación (Reig et al., 1980) sobre la diferenciación del complejo: partiendo de una forma cromosómica uniforme (probablemente $2n=46$), que colonizó rápidamente el área de distribución del actual *Rassenkreis*, se diferenciaron otras formas cromosómicas, a través de la fijación de mutaciones cromosómicas de tipo fisión-fusión, en la periferia del área de distribución, posteriormente los nuevos cariomorfos se expandirían hacia el centro de dicha distribución. Este modelo interpretativo fue cuestionado por Reig (1981) a través de tres objeciones: la dificultad de suponer que la selección natural haya favorecido

diferencialmente las fusiones en un extremo del área y las fisiones en el otro; la no consideración del fenómeno de expansión gradual hacia nuevos territorios en el proceso de diferenciación de las especies y la inconveniencia de considerar que los cambios estructurales tenga una expansión exitosa hacia las regiones centrales del área de distribución. Surge entonces otra interpretación sobre el proceso de especiación: la expansión unidireccional de fisiones selectivamente favorables en un extremo del área de distribución de una población original de $2n=42$ (Reig, 1981)

El análisis cromosómico que realizaron Reig et al. (1980) de la superespecie [*P. guairae*] se llevó a cabo a través de la cariología a nivel beta (White, 1978), y la variación cromosómica que se pudo detectar con este nivel de análisis permitió proponer un esquema de relaciones que puede ser resumido de la siguiente manera: $2n=42$ y $2n=44$ se diferencian por tres inversiones pericéntricas y una fisión; a su vez $2n=44$, 46, 48 y 50 se diferencian por una fisión y entre $2n=50$ y $2n=62$ la diferencia incluye seis cambios Robertsonianos y dos inversiones pericéntricas. Estudios posteriores (Pérez-Z et al., 1992) permitieron ubicar una población de *Proechimys* localizada en el oriente del país y cuya estructura cromosómica ($2n=52$) indica que pertenece a la superespecie [*P. guairae*].

Tomando en consideración la situación del conocimiento cariosistemático de las especies del género *Proechimys* al Norte del río Orinoco y el interés en profundizar sobre el o los procesos evolutivos ocurridos en este género, se planteó el presente trabajo, el cual se enmarca en las ideas esbozadas y específicamente trata de alcanzar los siguientes objetivos:

- 1) Profundizar el análisis de los cariomorfos, a través del bandeo G y C (cariología gamma) de las diferentes especies de *Proechimys* que habitan al Norte del río Orinoco con el propósito de poner a prueba la derivación cromosómica establecida por Reig et al. (1980) en el *Rassenkreis* encontrado en el Noroeste y centro de Venezuela, así como las relaciones de estos cariomorfos con el encontrado en el oriente del país ($2n=52$) y con otras dos aloespecies localizadas al Oeste (*P. canicollis*, $2n=24$) y al Este *P. trinitatis*, $2n=62$) de dicha raza de cariomorfos.

La presencia de diferenciación cromosómica en este género plantea dos aspectos fundamentales que se refieren a la diferenciación morfológica y a las condiciones ecológicas en el proceso evolutivo.

- 2) El segundo objetivo se refiere a la diferenciación morfológica en el proceso de divergencia evolutiva, que de acuerdo a lo planteado en el pasado por Wilson y colaboradores (Wilson et al., 1974, 1977; Bush et al., 1977), la diferenciación cromosómica debía ir acompañada de diferenciación morfológica. De allí que se pretende determinar si existe diferenciación morfológica de las especies del *Rassenkreis*, y de encontrarse analizar que tipo de relación se puede establecer entre ésta y la diferenciación cromosómica que han sufrido las especies y subespecies involucradas.
- 3) El tercer objetivo que se plantea es el relativo a las condiciones ecológicas que son requeridas para que se efectúe la especiación a través de mutaciones cromosómicas (Begntsson y Bodmer, 1976; Lande, 1979;

Templeton, 1980), como son: bajo número efectivo de la población, alta endocruza, flujo génico nulo y escasa vagilidad. Es por ello que se estudiarán los atributos básicos de la estructura y la dinámica de una población de *P. guairae*, especie perteneciente al complejo *guairae*, en condiciones naturales.

I. 3. Bibliografía.

- Aguilera, M. 1981. Análisis intragenérico de la evolución cromosómica en algunos grupos de mamíferos. En: Ecología y Genética de la Especiación Animal, O. A. Reig, (Comp.):191-209. Editorial Equinoccio, Univ. Simón Bolívar. Caracas.
- Baker, R. J. y J. W. Bickham. 1986. Speciation by monobrachial centric fusions. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 83: 8245-8248.
- Basañez, M. G. 1981. Estudio de la zona de contacto e hibridación entre las formas cromosómicas $2n=46$, $2n=48$ y $2n=50$ de la superespecie *Proechimys guairae* (Rodentia: Echimyidae). Trabajo Especial de Grado. U.S.B., Caracas, 1-186 pp.
- Bengtsson, B. A. y W. F. Bodmer. 1976. On the increase of chromosomal mutations under random mating. Theoret. Popul. Biol., 9:260-281.
- Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. , 6: 339-364.
- Bush, G. L., S. M. Case, A. C. Wilson y J. L. Patton. 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 74:3942-3946
- Capanna, E. 1982. Robertsonian numerical variation in animal speciation: *Mus musculus*, an emblematic model. En: Mechanisms of speciation. C. Bariccozzi (ed.): 155-77. Alan R. Liss. New York.
- Capanna, E., M. V. Civitelli y M. Cristaldi. 1977. Chromosomal rearrangement, reproductive isolation and speciation in mammals. The case of *Mus musculus*. Bolletino di Zoologia, 44: 213-246.
- Capanna, E., M. Corti, G. Nascetti y L. Bullini. 1985. Pre and post-mating isolating mechanisms in the speciation of the European long-tailed house mouse *Mus musculus domesticus*. Act. Zool. Fennica, 170:115-120.
- Carson, H. L. 1968. The populations flush and its consequences. En: Populations biology and evolution. R. C. Lewontin (ed.): 123-137. Syracuse Univ. Press. New York.
- Carson, H. L., F. D. Clayton y H. D. Stalker. 1967. Karyotypic stability and speciation in Hawaiian *Drosophila*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 57:1280-1285.
- Chandler, C. R y M. H. Gromko. 1989. On the relationship between species concepts and speciation processes. Syst. Zool., 38: 116-125.
- Endler, J. A. 1977. Geographic variation speciation, and clines. Monographs in Populations

Biology No. 10. Princenton Univ. Press, Princenton New Jersey.

- Futuyma, D. J. y G. C. Mayer. 1980. Non-allopatric speciation in animals. *Syst. Zool.*, 29: 254-271.
- Gardner, A. L. y L. H. Emmons. 1984. Species groups in *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) as indicated by karyology and bullar morphology. *J. Mamm.*, 65:10-25.
- Gardner, A.L. J. L. Patton. 1976. Karyotypic variation in Oryzomyine rodents (Cricetidae) with comments on chromosomal evolution in the neotropical cricetine complex. *Pub. Mus. Zool. Louisiana State Univ.*, 49:1-48.
- Grant, V. 1971. Plant speciation. Columbia Univ. Press, New York.
- Grant, V. 1977. Organismic evolution. W. H. Freeman & co., San Francisco
- Dobzhansky, T. 1937. Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York
- Frost, D. R. y D. M. Hillis. 1990. Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica*, 46: 87-104
- Häuser, C. L. 1987. The debate about the biological species concept - a review. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.* 25: 241-257.
- Imai, H. T., T. Maruyama, T. Gojobori, Y. Inoue y R. H. Crozier. 1986. Theoretical bases for karyotype evolution. 1. The minimum-interaction hypothesis. *Am. Nat.*, 128: 900-920.
- Imai, H. T., R. W. Taylor, M. W. J. Crosland y R. H. Crozier. 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Jpn. J. Genet.*, 63: 159-185.
- Key, K. H. L. 1968. The concept of stasipatric speciation. *Syst. Zool.*, 17: 14-22
- Key, K. H. L. 1981. Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. *Syst. Zool.*, 30: 25-428.
- King, M. 1984. Karyotypic evolution in *Gehyra* (Gekkonidae, Reptilia). IV. Chromosome change and speciation. *Genetica*, 64: 101-114.
- King, M. 1987. Chromosomal rearrangements, speciation and the theoretical approach. *Heredity*, 59: 1-6.

- King, M. 1991. The evolution of heterochromatin in the amphibian genome. En: Amphibian cytogenetics and evolution, D. M. Green y S. K. Session (eds.). Academic Press. San Diego.
- King, M. 1993. Species evolution. The role of chromosome change. Cambridge. Univ. Press.
- Lande, F. L. 1979. Effective deme size during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. *Evolution*, 33:234-251.
- Lewis, H. 1962. Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution*, 16: 257-271.
- Lewis, H. 1966. Speciation in flowering plants. *Science*, 152: 167-172.
- Mares, M. A. y R. A. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. En: Mammalian biology in South America, M. A. Mares y H. H. Genoways (eds.): 393-432. Vol. 6, Spe. Pub. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh. Pittsburgh.
- Maynard-Smith, J. 1966. Sympatric speciation. *Amer. Natur.*, 100: 637-650.
- Mayr, M. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, M. 1954. Change of genetic environment and evolution. In: *Evolution as a process*. J. S. Huxley, A. C. Hardy y E. B. Ford (eds.): 156-80. Allen y Unwin, London.
- Mayr, M. 1963. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge
- Mayr, M. 1970. Populations, species and evolution. Harvard Univ. Press. Cambridge
- Mayr, E. 1982. Speciation and macroevolution. *Evolution*, 36: 1119-1132.
- Murray, J. 1972. Genetic diversity and natural selection. Oliver & Boyd, Edimburg.
- Paterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. En: *Species and Speciation*. E.S. Vrba (ed.): 21-29. Transvaal Museum Monograph No. 4. Pretoria.
- Patton, J. L. 1987. Species groups of spiny rats, Genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). En: *Studies in the Neotropical Mammals. Essays in honor of Philip Hershkovitz*, B. D. Patterson y R. M. Timm (eds.): 305-345. *Fieldiana Zoology*, 39.
- Patton, J. L. y A. L. Gardner. 1972. Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on Peruvian forms. *Occ. Pap. Mus. Zool, La. St. Univ.*, 44:1-30.

- Pimm, S. L. 1979. Sympatric speciation: a simulation model. *Biol. J. Linn. Soc.*, 11: 131-139.
- Pérez-Zapata, A., M. Aguilera y O.A. Reig. 1992. An allopatric karyomorph of the *Proechimys guairae* complex (Rodentia: Echimyidae) in eastern Venezuela". *Interciencia*, 17: 235-240.
- Reig, O. A. 1979. El significado biológico poblacional y evolutivo de los cambios en el sistema cromosómico con especial referencia a los vertebrados. En: *Tópicos de Ecología Contemporánea*, J. Rabinovich y G. Halffter (eds.): 87-110. Fondo de Cultura Económica. México.
- Reig, O. A. 1981a. Modelos de especiación cromosómica en las casiraguas (Género *Proechimys*) de Venezuela. En Reig, O.A. (Comp.). *Ecología y Genética de la Especiación Animal*:11-14. Caracas: Editorial Equinoccio, Univ. Simón Bolívar.
- Reig, O. A. 1981b. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monogr. Naturae Mus. Munic. C. Nat. Mar del Plata*, 1:1-116.
- Reig, O. A. 1983. Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. *Inf. Final IX CLAZ-Perú*:37-57.
- Reig O. A. 1984a. Distribuição geográfica e histórica evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Rev. Brasil. Genet.*, VII:333-365 .
- Reig, O. A. 1984b. Significado de los métodos citogenéticos para la distinción y la interpretación de las especies, con especial referencia a los mamíferos. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia" Inst. Nac. Inv, Cienc. Nat. Zool.*, Tomo XIII:19-44.
- Reig, O. A. 1986 Diversity patterns and differentiation of high andean rodents. En *High altitude Tropical Biogeography*, F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.): 404-439. Oxford Univ.Press. New York:
- Reig, O. A. 1987. An assessment of the systematic and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). En *Studies in the Neotropical Mammals. Essays in honor of Philip Hershkovitz, B. D., Patterson y R. M. Timm* (eds.): 347-399. *Fieldiana Zoology*, 39.
- Reig, O. A., M. Aguilera, M. A. Barros y M. Useche. 1980. Chromosomal speciation a *Rassenkreis* of venezuelan spiny rats (Genus *Proechimys*, Rodentia, Echimyidae). *Genetica*, 52/53:291-312.
- Reig, O. A., A. L.Gardner, N. O. Bianchi y J. L. Patton. 1977. The chromosomes of the

Didelphidae (Marsupialia) and their evolutionary significance. *J. Linn. Soc. Biol.*, 9:191-216.

Reig, O. A. y M. Useche. 1976. Diversidad cariotípica y sistemática en poblaciones venezolanas de *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae), con datos adicionales sobre poblaciones de Perú y Colombia. *Act. Cient. Venez.*, 27:132-140.

Rosengweig, M. L. 1978. Competitive speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 10: 275-289.

Sites, J. W. y C. Moritz. 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited. *Syst. Zool.*, 36:153-174.

Stebbins, G. L. 1971. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Edward Arnold Publ. Londres.

Templeton, A. R. 1980. The theory of speciation via the founder principle. *Genetics*, 94:1011-1038.

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

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation. En: *Speciation and its consequences*. D. Otte y J. A. Endler (eds.): 3-27. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.

Wallace, B., 1953. On co-adaptation in *Drosophila*. *Am. Nat.*, 87: 343-358.

Wilson, A. C., V. M. Sarich y L. R. Maxon. 1974. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 71:3028-3030.

Wilson, A. C., T. J. White, S.S. Carlson y L. M. Cherry. 1977. Molecular evolution and cytogenetic evolution. En: *Molecular human cytogenetics*, Sparkes, R. S. et al. (eds.): 375-394. Academic Press. New York.

White, M. J. D. 1968. Models of speciation. *Science*, 159: 1065-1070.

White, M. J. D. 1978. *Modes of speciation*. W. H. Freeman y Cia., San Francisco.

White, M. J. D., R. E. Blackith y J. Cheney. 1967. Cytogenetics of the *viatica* group of morabine grasshoppers. I. The "coastal" species. *Austr. J. Zool.*, 15:263-302.

Wright, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations*. Vol 4. Variability within and among natural populations. Univ. of Chicago Press, Chicago.

CAPITULO I I

**CARIOLOGIA GAMMA (BANDEOS C Y G)
EN ESPECIES DEL GENERO *Proechimys*
(RODENTIA, ECHIMYIDAE) DE VENEZUELA.**

II. 1. Introducción

Entre los roedores del Neotrópico, el género *Proechimys* (familia Echimyidae) está constituido por alrededor de 60 especies siendo uno de los taxones con mayor cantidad de especies vivientes (ver revisión en Moojen 1948 y Patton, 1987). Este grupo, debido a su extraordinaria heterogeneidad cromosómica, evidenciada por la existencia de un amplio rango de números diploides ($2n=14$ a $2n=65$), ha sido considerado como un caso en donde la especiación explosiva pudo haber sido ocasionada por rearrreglos cromosómicos (Reig, 1989).

Evidencias del papel de los cambios cromosómicos en el proceso de especiación de este grupo ha sido ofrecida por los estudios realizados en la denominada superespecie (ver Amadon, 1966) [*Proechimys guairae*] que habita el norte de Venezuela (Reig y Useche, 1976; Reig et al., 1980; Reig, 1980; Pérez-Zapata et al.1992). Esta superespecie comprende tres aloespecies estrechamente relacionadas: *P. poliopus* Osgood 1914 ($2n=42$; NF=76); *P. guairae* Thomas 1901 ($2n=44, 46, 48, 50$ y 52 ; NF=72) y una nueva especie, no descrita, *Proechimys* sp. ($2n=62$; NF=74) proveniente de la localidad de Barinas. La aloespecie *P. guairae* es politípica y comprende cinco subespecies o semiespecies, cuya nomenclatura provisional se presenta en este trabajo. Estas subespecies se caracterizan por cariotipos distintos y estables: *P. guairae ochraceus* Osgood 1912 ($2n=44$), *P. g.* subsp. de Falcón ($2n=46$), *P. g. guairae* ($2n=48$) *P. g.* subsp. de los Llanos ($2n=50$) y *P. g.* subsp. de Oriente ($2n=52$). Con la excepción de esta última subespecie los cariomorfos de la superespecie [*P. guairae*] se encuentran

parapátricamente distribuidas alrededor del Lago de Maracaibo y de los ejes montañosos del Oeste, Norte y Noroeste de Venezuela (Fig. II.1) conformando lo que se denomina un *Rassenkreis* (círculo de razas) de formas cromosómicas que constituyen un clino discontinuo de cariomorfos cuyos números cromosómicos aumentan gradualmente en sentido unidireccional a partir de *P. poliopus* ($2n=42$). La existencia de la superespecie [*P. guairae*] ha sido interpretada (Reig et al., 1980; Reig, 1980) como el producto de una expansión unidireccional de fisiones selectivamente favorables en un extremo del área de distribución de una población original de $2n=42$.

Los estudios citogenéticos sobre *Proechimys* abarcan unas 27 especies (Reig et al., 1970; Patton y Gardner, 1972; Reig y Useche, 1976; Petter, 1978; Aguilera et al., 1979; Reig et al. 1979a, b, 1980; Reig, 1980; Gardner y Emmons, 1984; Kasahara y Yonenaga, 1984) y la mayoría de ellos se ubican en el denominado nivel beta de la cariología (White, 1978), es decir se refieren al número y la forma de los cromosomas. Sólo se conocen los cromosomas bandeados (cariología gamma) de *P. semispinosus* (Gómez-Laverde, et al., 1990), *Proechimys* sp. (Bueno, et al., 1989), *P. (Trinomys) iheringi* (Yonenaga-Yassuda et al., 1985), *P. albispinus* y *Proechimys* sp. (Leal-Mesquita et al., 1992)

En este capítulo se presenta un análisis cariológico de nivel gamma, es decir los resultados obtenidos de patrones de bandeos C y G, de los cariotipos de las diferentes especies de [*P. guairae*] con el propósito de compararlas entre sí y con otras dos aloespecies: *P. canicollis* y *P. trinitatis* que se distribuyen en los extremos este y oeste del Norte de Venezuela, respectivamente.

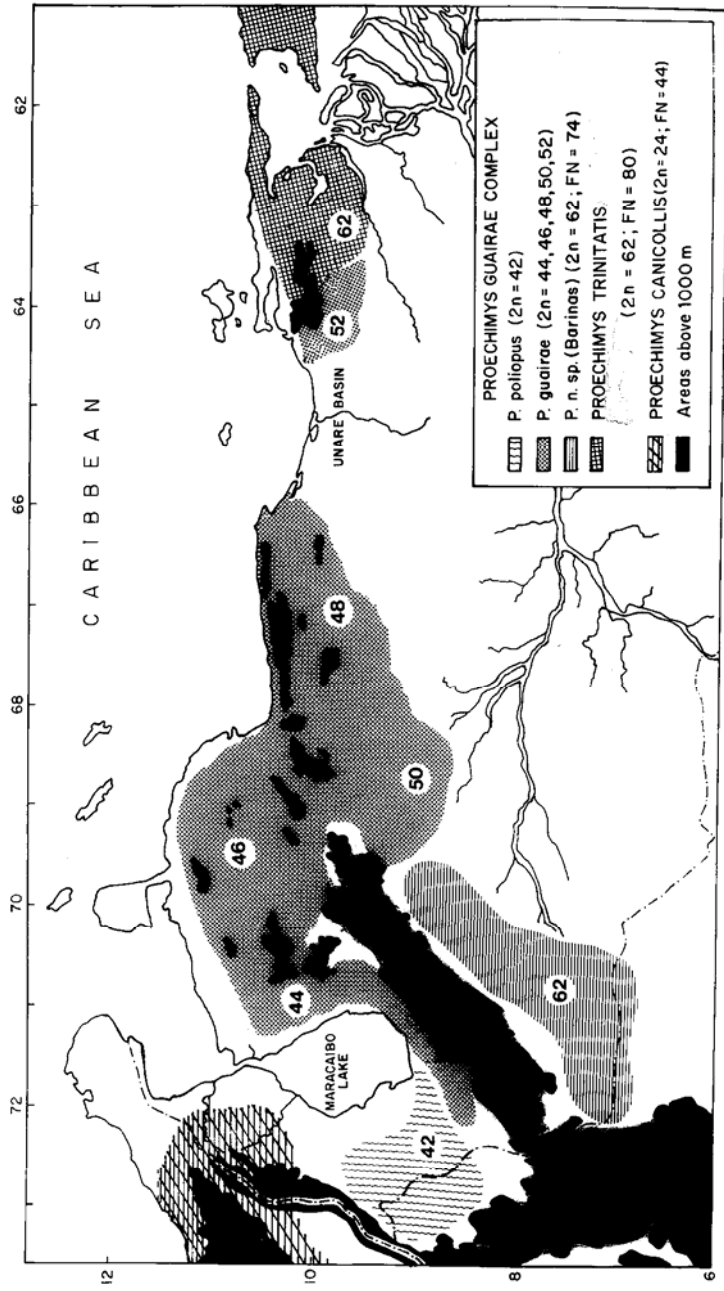


Figura II. 1. Mapa del Norte de Venezuela mostrando la distribución de *P. trinitatis* y *P. canicollis* y la superespecie [*Proechimys guairae*].

Tabla II.1 Lista de las especies de *Proechimys* capturadas al norte del río Orinoco, estudiadas cariológicamente en el Laboratorio de Biología de Poblaciones y Evolución de la USB. Los cariotipos con bandedo G- y C- se obtuvieron de individuos provenientes de las localidades marcadas con una flecha. M = Machos y H = Hembras.

Especies	Estado		Localidad	Lat N - Long W	M	H	Total	
<i>P. canicollis</i> (2n=24), (FN=44)	Zulia	→	Río Cachirí	10°50' - 72°13'	4	13	17	
<i>P. poliopus</i> (2n=42,44*), (FN = 76) (* = variante polimórfica) (*** = simpatría 42/44)	Mérida	→	Bejuquero (*,***)	08°30' - 71°42'	2	2	4	
			Caño del Tigre (*)	08°25' - 71°46'	9	7	16	
			Providencia	08°55' - 71°23'	2	0	2	
			Zea	08°23' - 71°48'	0	1	1	
	Táchira		La Tendida (*)	08°30' - 71°50'	2	0	2	
			San Juan de Colon	08°02' - 72°17'	2	1	3	
			Umuquena	08°18' - 72°04'	1	1	2	
	Zulia	→	El Rosario	09°07' - 72°30'				
			Kásmera	09°55' - 72°43'	6	8	14	
			Los Angeles del Tucuco	09°48' - 72°50'	2	3	5	
<i>P. g. ochraceus</i> (2n=44, FN=72) (***=simpatría 42/44)	Mérida	→	Bejuquero (***)	08°30' - 71°42'	1	1	2	
			Caja Seca	09°10' - 71°05'	1	1	2	
			Las Virtudes	09°10' - 70°58'	0	1	1	
			Río Frío	08°56' - 71°19'	2	1	3	
			Río Frío Arriba	08°52' - 71°17'	4	2	6	
	Trujillo		Miquimboy	09°38' - 70°13'	1	1	2	
	Zulia		El Consejo	10°29' - 71°08'	2	0	2	
			El Venado	10°04' - 70°56'	0	2	2	
<i>P. g. subsp. Falcon</i> (2n=46,47+); (FN=72,74) (+ = híbrido) (***=simpatría 46/48)	Aragua		Cata	10°28' - 67°44'	2	1	3	
			La Trilla	10°24' - 67°45'	8	11	19	
			Ocumare de la Costa	10°27' - 67°46'	1	2	3	
	Carabobo		San Esteban	10°25' - 68°01'	5	5	10	
	Cojedes		La Palma (+)	09°44' - 68°32'	1	0	1	
			Las Rosas (+)	09°48' - 68°39'	1	2	3	
			Maraquita (+)	09°45' - 68°38'	1	0	1	
			Solano (+,***)	09°46' - 68°37'	1	0	1	
			Subida del Diablo (+)	09°50' - 68°39'	1	1	2	
			Tierra Caliente (+,***)	09°50' - 68°33'	0	1	1	
			Valle Hondo (+,***)	09°45' - 68°34'	0	1	1	
			Falcón	→	Sanare	10°53' - 68°23'	1	1
	→	Sierra San Luis-Cabure	11°09' - 69°36'	1	0	1		
		Sierra San Luis-Carrizalito	11°08' - 69°45'	0	1	1		
	Lara	→	Bobare	10°15' - 69°29'	2	0	2	
			Uveral-Bobare	10°17' - 69°32'	0	3	3	
	Yaracuy		Urachiche	10°10' - 69°05'	2	2	4	
	<i>P. g. guirae</i> (2n=48,47+); (FN=72,74) (+ = híbrido) (***=simpatría 48/46)	Aragua	→	El Consejo	10°15' - 67°16'	2	1	3
				El Limón	10°19' - 67°38'	9	3	12
				Turiamo	10°27' - 67°50'	3	3	6
Carabobo		→	La Pascua	10°06' - 68°20'	1	2	3	
			Manaure (+)	09°58' - 67°48'	1	1	2	
			Morón (La Batea)	10°28' - 68°13'	0	3	3	
Cojedes		→	El Pao	09°38' - 68°08'	1	1	2	
			Las Rosas (+,***)	09°48' - 68°39'	1	1	2	
			Solano (+,***)	09°46' - 68°37'	1	1	2	
			Subida del Diablo (+,***)	09°50' - 68°39'	1	0	1	
			Tierra Caliente (+,***)	09°50' - 68°33'	6	3	9	

Tabla II.1 Continuación

Especies	Estado		Localidad	LatN - LongW	M	H	Total
<i>P. g. guairae</i> (2n=48,47+); (FN=72,74) (Cont.)	Dtto. Federal	→	Valle Hondo (***)	09°45' - 68°34'	1	2	3
			Camurí Grande	10°37' - 66°43'	1	0	1
			La Sabana	10°37' - 66°23'	1	1	2
			Dos Caminos (+)	09°35' - 67°20'	2	0	2
			La Horqueta (Tiara)	10°09' - 67°09'	0	1	1
Miranda		San Antonio de Río Chico	10°15' - 65°57'	6	5	11	
		Valle de Sartenejas	10°25' - 66°53'	1	0	1	
<i>P. g. subsp.</i> Llanos (2n=50,49+); (FN=72) (+ = híbrido) (***=simpatria 50/48)	Cojedes		Apartaderos	09°41' - 68°56'	4	1	5
			El Baul	08°57' - 68°18'	0	2	2
			El Charcoti	09°27' - 68°29'	2	0	2
			La Blanca	09°37' - 68°36'	1	2	3
			La Yaguara	09°37' - 68°35'	0	3	3
			Palmero (+, ***)	09°44' - 68°34'	1	0	1
			Solano (***)	09°46' - 68°37'	1	2	3
			Tierra Caliente (+, ***)	09°50' - 68°33'	1	0	1
	Portuguesa	→	Valle Hondo (+)	09°45' - 68°34'	1	0	1
			El Chaparro	09°08' - 69°19'	1	3	4
			La Trinidad	09°11' - 69°28'	17	9	26
			La Vega	09°10' - 69°26'	1	4	5
			Nueva Florida	08°57' - 69°00'	1	0	1
			Ospino	09°18' - 69°28'	2	5	7
	→	Payara	09°30' - 69°06'	1	1	2	
		San Pablo	09°05' - 69°21'	3	4	7	
		Turén	09°16' - 69°04'	3	3	6	
<i>Proechimys sp.</i> (2n=62); (FN=74)	Apure Barinas		La Nulita	07°19' - 71°55'	7	9	13
			Barinitas	08°45' - 70°25'	3	1	4
			Buena Vista	08°24' - 70°05'	0	2	2
			El Rincón	08°46' - 70°27'	2	0	2
			Guaquitas	07°27' - 71°20'	11	5	16
	Portuguesa	→	Ticoporo		2	1	3
			Guanare	09°04' - 69°46'	5	2	7
			La Cocuiza	09°06' - 69°38'	6	2	8
			Las Matas	09°11' - 69°35'	7	3	10
			Río Tucupido	09°58' - 69°50'	1	1	2
Tierra Buena	09°15' - 69°34'	14	11	25			
<i>P. g. subsp.</i> Oriente (2n=52); (FN=74)	Anzoátegui	→	Cueva del Agua	10°10' - 64°35'	11	8	19
	Monagas	→	San Juan de Areo	09°52' - 63°53'	3	3	6
<i>P. trinitatis</i> (2n=62); (FN=80)	Monagas	→	Cachipo	09°55' - 63°10'	8	8	16
			Cueva del Guácharo	10°10' - 63°33'	7	8	15
			Río Chiquito, Guanaguana	10°04' - 63°34'	7	5	12
	Sucre	→	Cumanacoa	10°15' - 63°55'	1	0	1
			El Algarrobo	10°40' - 62°48'	2	3	5
			El Pilar	10°33' - 63°10'	1	3	4
			Guaraunos	10°34' - 63°08'	1	0	1
			San Vicente	10°14' - 63°10'	0	1	1
			Santa María de Cariaco	10°17' - 63°35'	5	3	8
			Turimiquire	10°08' - 63°55'	2	0	2
TOTAL					252	222	471

II. 3. Resultados

Se obtuvieron patrones de bandeo C y G de todos los cariomorfos analizados, con una sola excepción: el bandeo G de *P. canicollis*.

Patrones de bandeo C.

a) *P. poliopus* ($2n=42$, $NF=76$). En esta especie el cariotipo presenta quince pares de cromosomas bibraqueados, cuatro grandes pertenecientes al grupo A y once pares del grupo B, y cinco pares de cromosomas acrocéntricos del grupo C (Fig. II. 2). Todos los cromosomas de los grupos A y B presentan bandas C, fuertemente teñidas, al nivel del centrómero mientras que la distribución de la heterocromatina de los autosomas unibraqueados del grupo C fue heterogénea, así el par de cromosomas de tamaño medio C1 casi no presentó heterocromatina al nivel del centrómero y el pequeño par C5 mostró heterocromatina limitada al centrómero, los pares C2 y C3 se presentaron fuertemente teñidos en toda su extensión y el par C4 se manifestó heteromórfico mostrando un cromosoma completamente teñido y el otro sólo teñido en la región pericentromérica. Este patrón fue encontrado en todas las preparaciones metafásicas de todos los ejemplares estudiados. El cromosoma X, subtlocéntrico de tamaño medio, y el cromosoma Y, acrocéntrico de tamaño pequeño, presentaron bandeo C positivo al nivel del centrómero.

Con el propósito de facilitar la descripción de los demás cariotipos del complejo *Proechimys guairae* ($2n=44, 46, 48, 50, 52, \text{ y } 62$), éstos serán referidos al cariotipo $2n=42$.

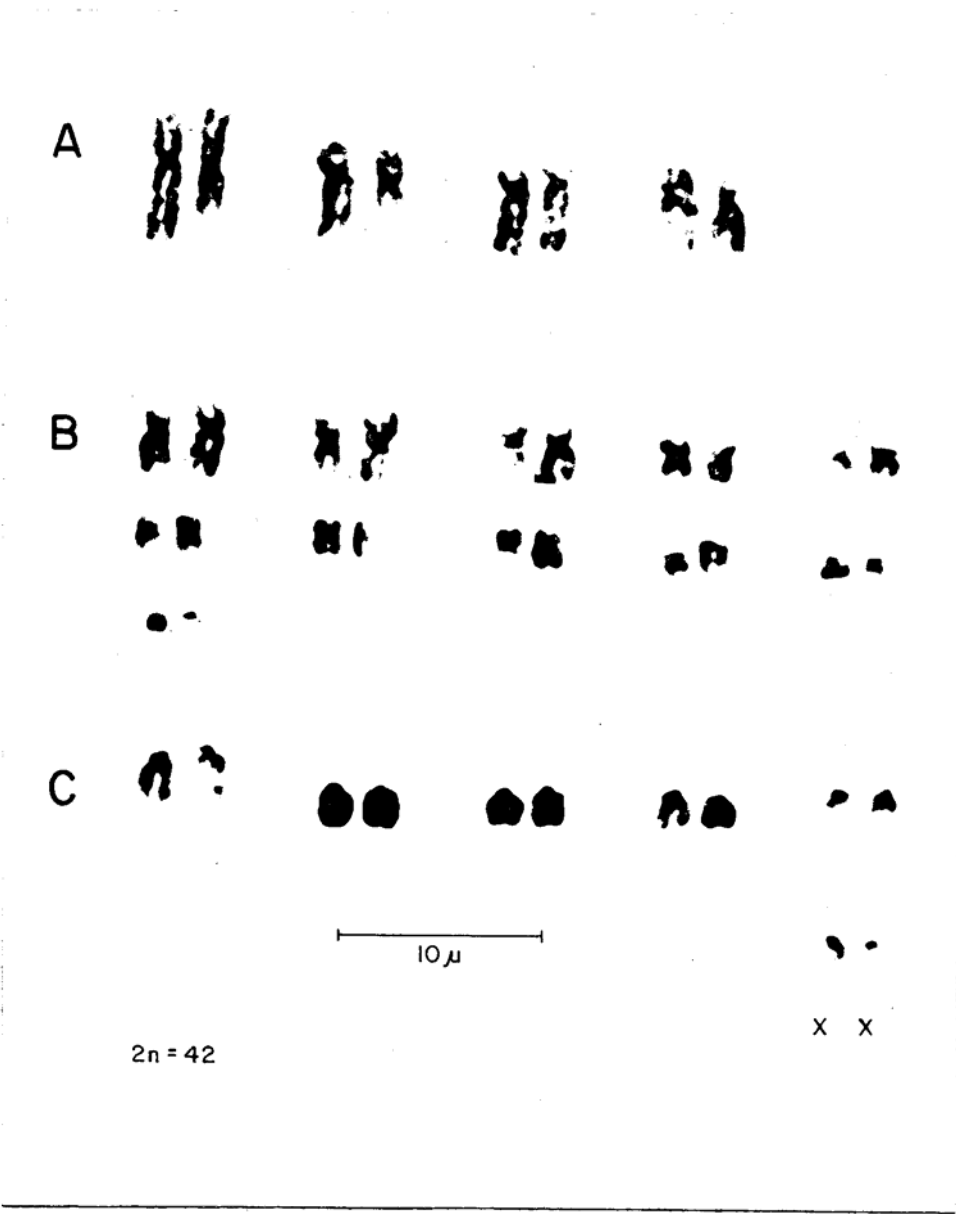


Figura II. 2.- Bando C del cariotipo de un ejemplar hembra de *Proechimys polioopus*.

b) *P. guairae ochraceus* ($2n=44$, $NF=72$). El cariotipo de esta especie difiere del de $2n=42$ por presentar un par de cromosomas menos tanto en el grupo A como en el grupo B y tres pares adicionales en el grupo C (Fig. II.3). En este cariomorfo de nuevo se consigue que tanto en los cromosomas del grupo A como en los del B la heterocromatina se encuentra distribuida homogéneamente en la región pericentromérica mientras que en el grupo C se evidenció en forma heterogénea, presentándose tres pares completamente heterocromáticos los cuales se corresponden con los pares C2, C3 y C4 de *P. poliopus*, con la diferencia de que en este cariomorfo los cromosomas del par C4 son ambos heterocromáticos.

c) *P. g. subsp. de Falcón* ($2n=46$, $NF=72$). En esta especie el cariotipo difiere del de *P. poliopus* por presentar dos pares menos en el grupo A, un par menos en el grupo B y 5 pares más en el grupo C (Fig. II. 4). La heterocromatina se localiza en la región pericentromérica de todos los cromosomas bibraqueados, mientras que en el grupo C se encuentran cinco cromosomas completamente heterocromáticos tal y como fue encontrado en el cariomorfo $2n=42$.

d) *P. g. guairae* ($2n=48$; $NF=72$). El cariotipo que presenta esta especie se diferencia de *P. poliopus* por presentar dos pares de cromosomas menos tanto en el grupo A como en el B y siete pares adicionales en el grupo C; en éste último grupo sólo dos pares se manifiestan completamente heterocromáticos (Fig. II. 5)

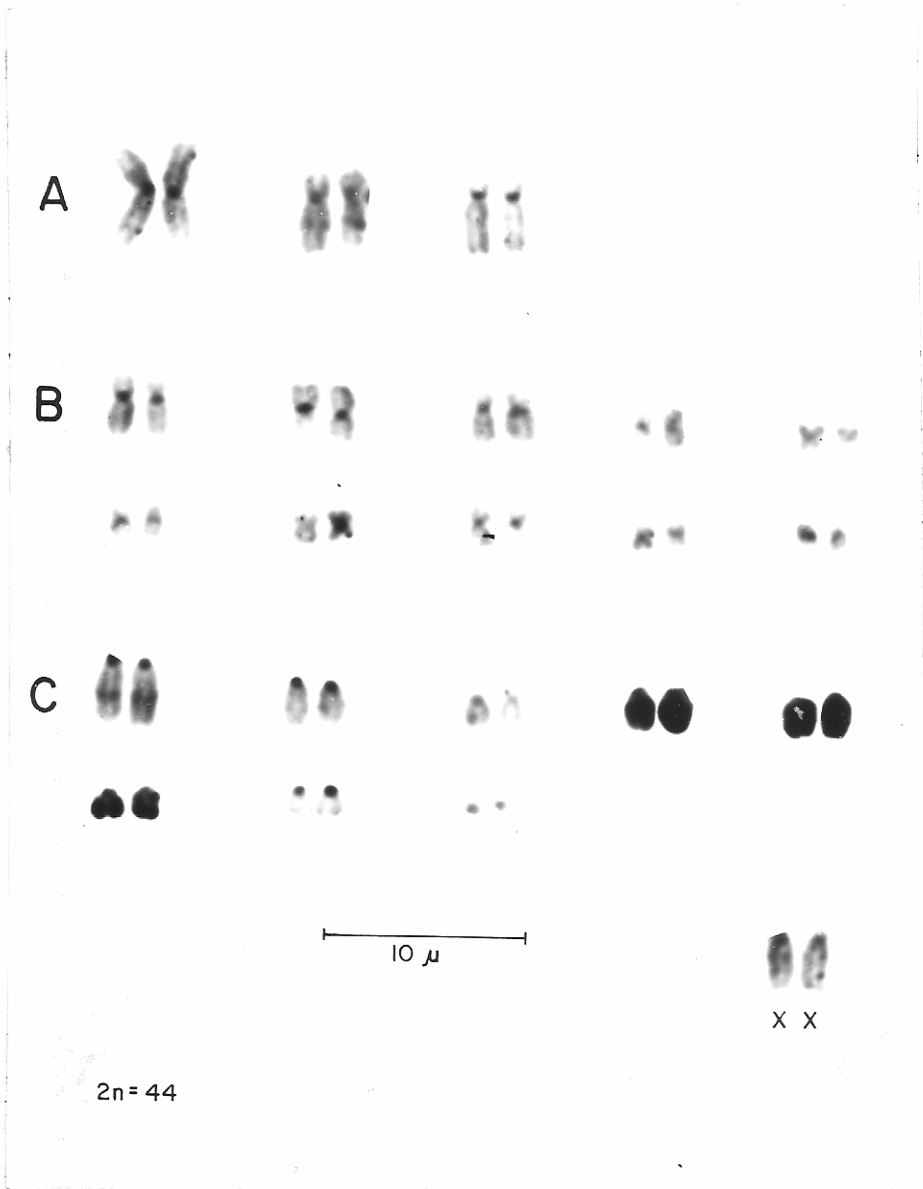


Figura II. 3.- Bando C del cariotipo de un ejemplar hembra de *Proechimys g. ochraceus*.



Figura II. 4. Bando C del cariotipo de un ejemplar macho de *Proechimys g.* subsp. de Falcón.

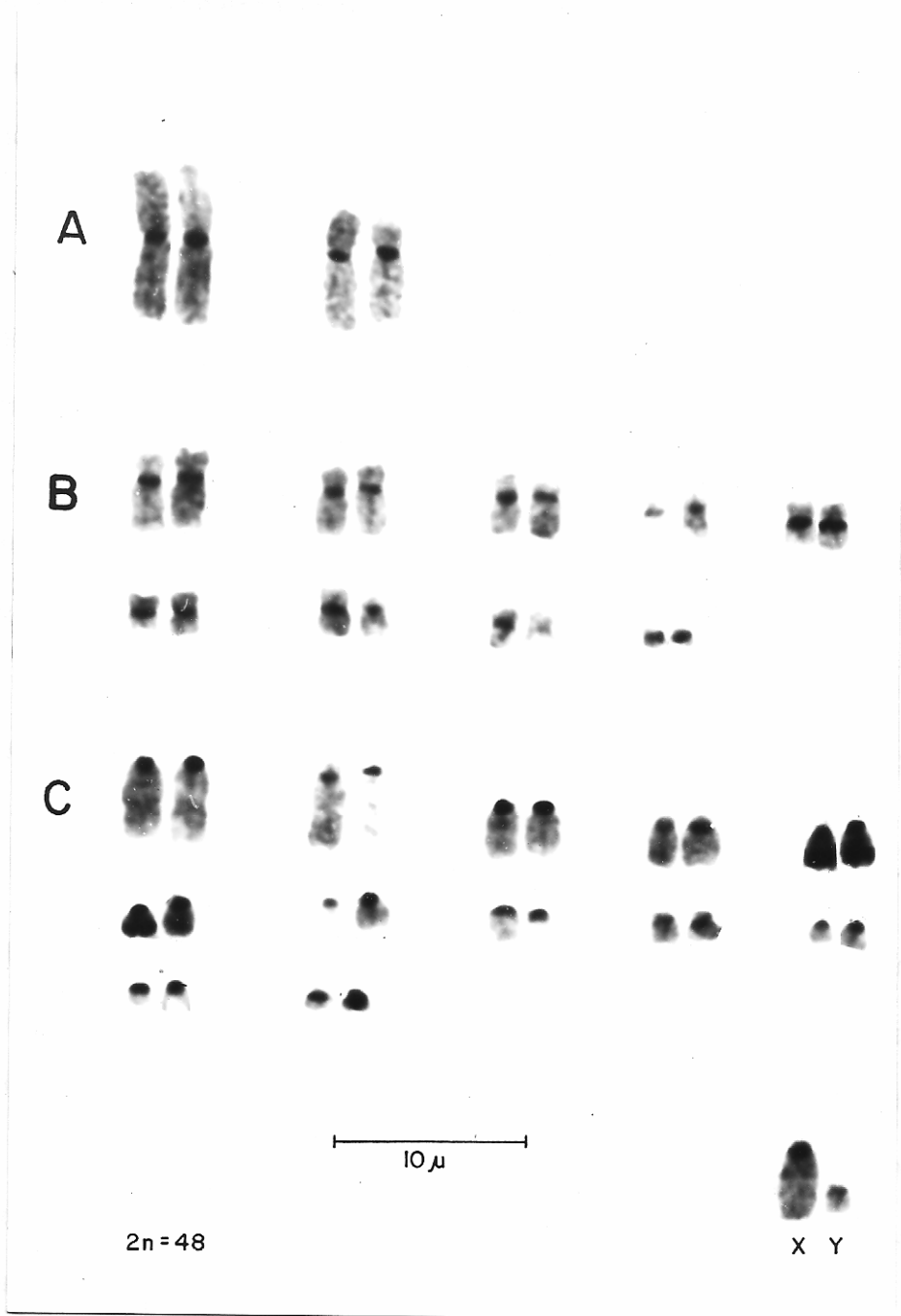


Figura II. 5. Bando C del cariotipo de un ejemplar macho de *Proechimys g. guairae*.

e) *P. g.* subsp. de los Llanos ($2n=50$; $NF=72$). En esta especie el cariotipo se presenta, con respecto al $2n=42$, con dos pares menos en el grupo A, tres pares menos en el grupo B y nueve pares adicionales en el grupo C (Fig. II. 6). En el grupo de los acrocéntricos se encontraron dos pares de cromosomas completamente heterocromáticos

f) *P. g.* subsp. de Oriente ($2n=52$; $NF=72$). Los individuos pertenecientes a esta especie alopatrida (ver distribución en la Fig. II.1), presentaron un cariotipo que se diferencia de *P. poliopus* por presentar tres pares de cromosomas menos en el grupo A, dos pares menos en el grupo B y diez pares más en el grupo de autosomas C (Fig. II. 7). Sin embargo, en este último grupo la condición de cromosomas completamente heterocromáticos fue igual que en *P. poliopus*, es decir presentó cinco cromosomas C positivos.

Todos los cariomorfos descritos hasta el momento presentan el par sexual idéntico al de $2n=42$.

g) *Proechimys* sp. ($2n=62$; $NF=74$). Esta especie es radicalmente diferente en su cariotipo del de $2n=42$, presenta dos pares de cromosomas del grupo A, nueve pares menos del grupo B y veinte pares adicionales en el grupo C (Fig. II. 8) En el grupo de los acrocéntricos se encontraron tres pares de cromosomas completamente heterocromáticos. Esta especie es la única del complejo *P. guirae* que presentó diferencias en el par sexual ya que el cromosoma X en este caso es metacéntrico.

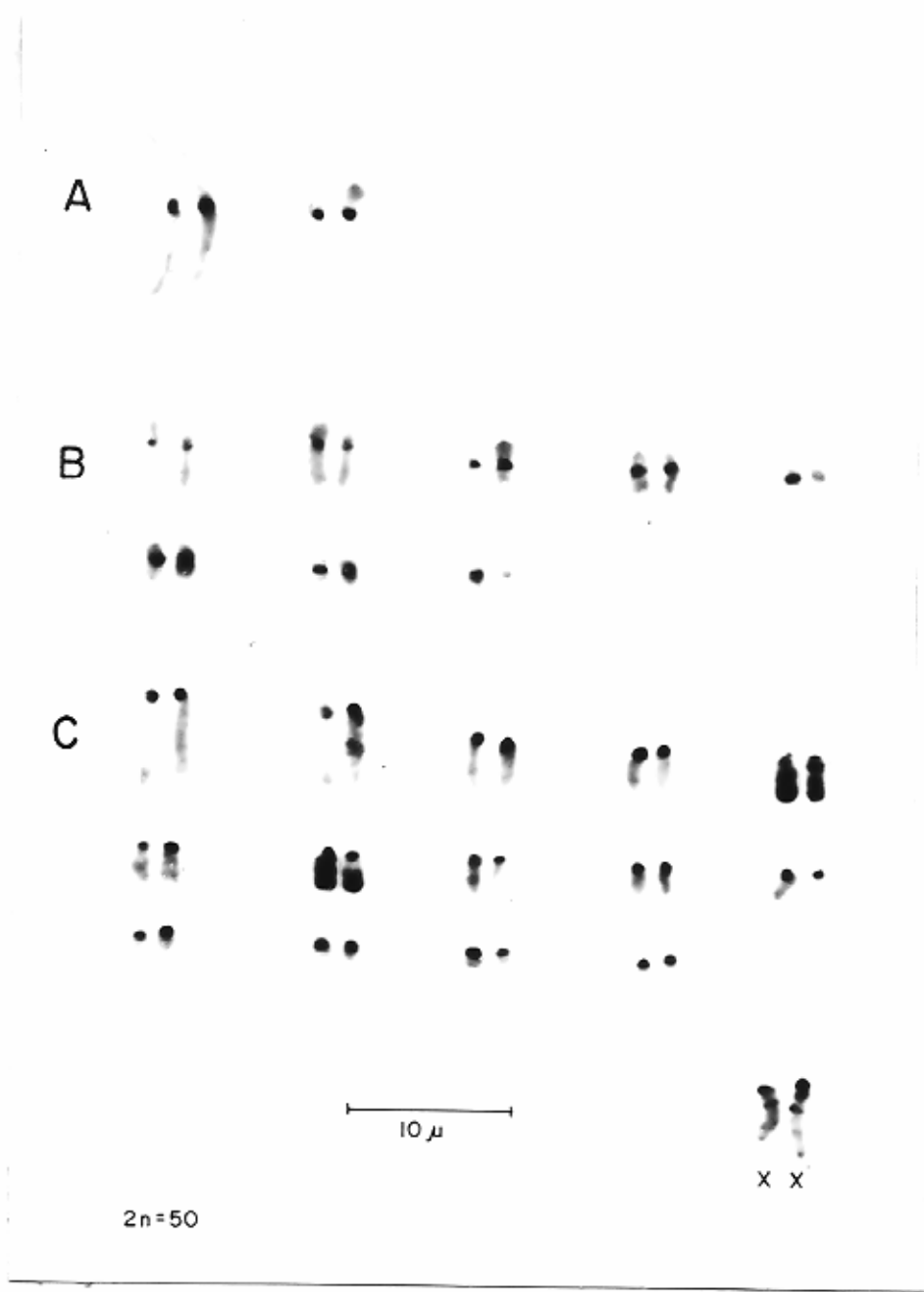


Figura II. 6. Bando C del cariotipo de un ejemplar hembra de *Proechimys g.* subsp. de los Llanos.

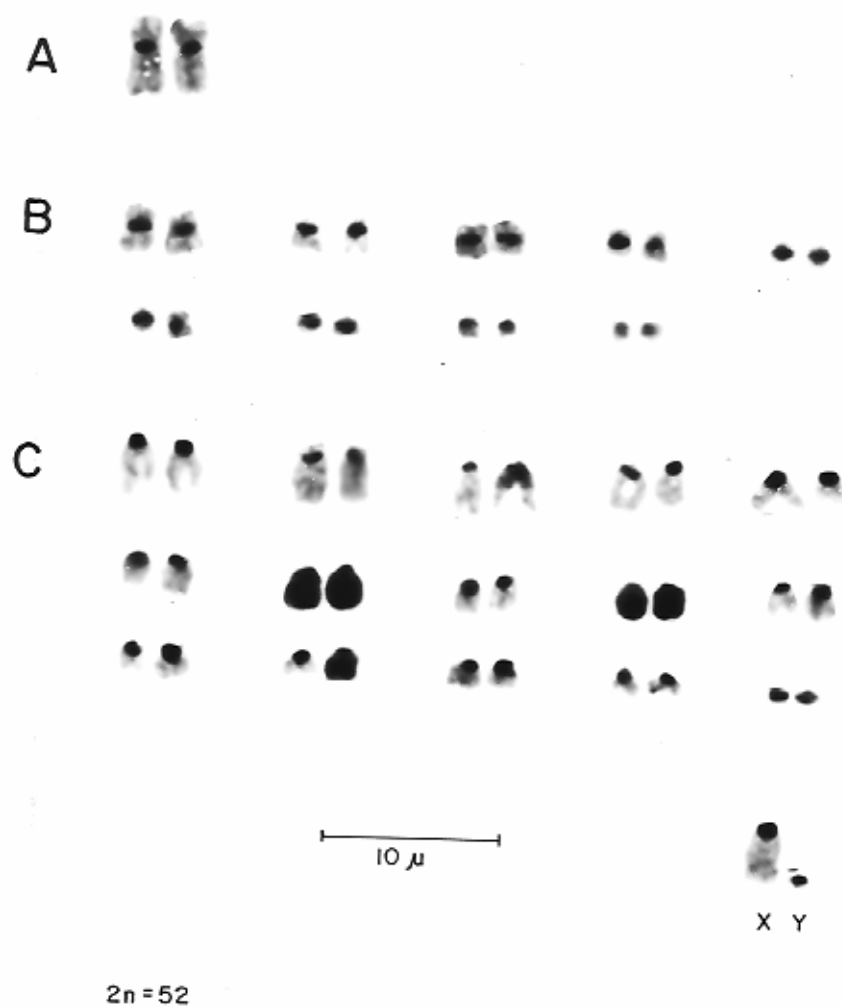


Figura II. 7. Bando C del cariotipo de un ejemplar macho de *Proechimys g.* subsp. de Oriente.

h) *P. trinitatis* ($2n=62$; $NF=80$). Este cariotipo es idéntico al descrito por Reig et al. (1979), se caracteriza por presentar dos pares de cromosomas del grupo A, seis del grupo B y veintidós pares del grupo C. El cromosoma X es un metacéntrico de tamaño medio y el cromosoma Y acrocéntrico de tamaño pequeño. El patrón de bandeo C (Fig. II. 9) mostró que la heterocromatina se localiza en la región pericentromérica en los cromosomas de los grupos A y B y en el par sexual. La mayoría de los cromosomas del grupo fueron C positivos en la región centromérica y algunos cromosomas se presentaron débilmente coloreados en dicha región. Los pares C1 y C5 presentaron una banda heterocromática en la región proximal y terminal de los telómeros, respectivamente.

l) *P. canicollis* ($2n=24$; $NF=44$). Se obtuvieron resultados positivos del bandeo C de un sólo ejemplar (hembra) de esta especie (Fig. II.10) cuyo cariotipo resultó idéntico al reportado por Aguilera et al. (1979). El cariotipo es notablemente asimétrico y sólo están presentes cromosomas metacéntricos, es decir del grupo A (cinco pares) y del B (seis pares). Los primeros dos pares de cromosomas son C positivos a nivel de centrómero y presentaron bandas en la región pericentromérica. El tercer par se coloreó débilmente al nivel del centrómero. El resto de los cromosomas del grupo A así como el primer par del grupo B mostraron pequeñas bandas en la región del centrómero, mientras que los otros cromosomas del grupo B presentaron un fuerte bloque heterocromático. El cromosoma X, telocéntrico de tamaño medio, es C positivo a la región centromérica.

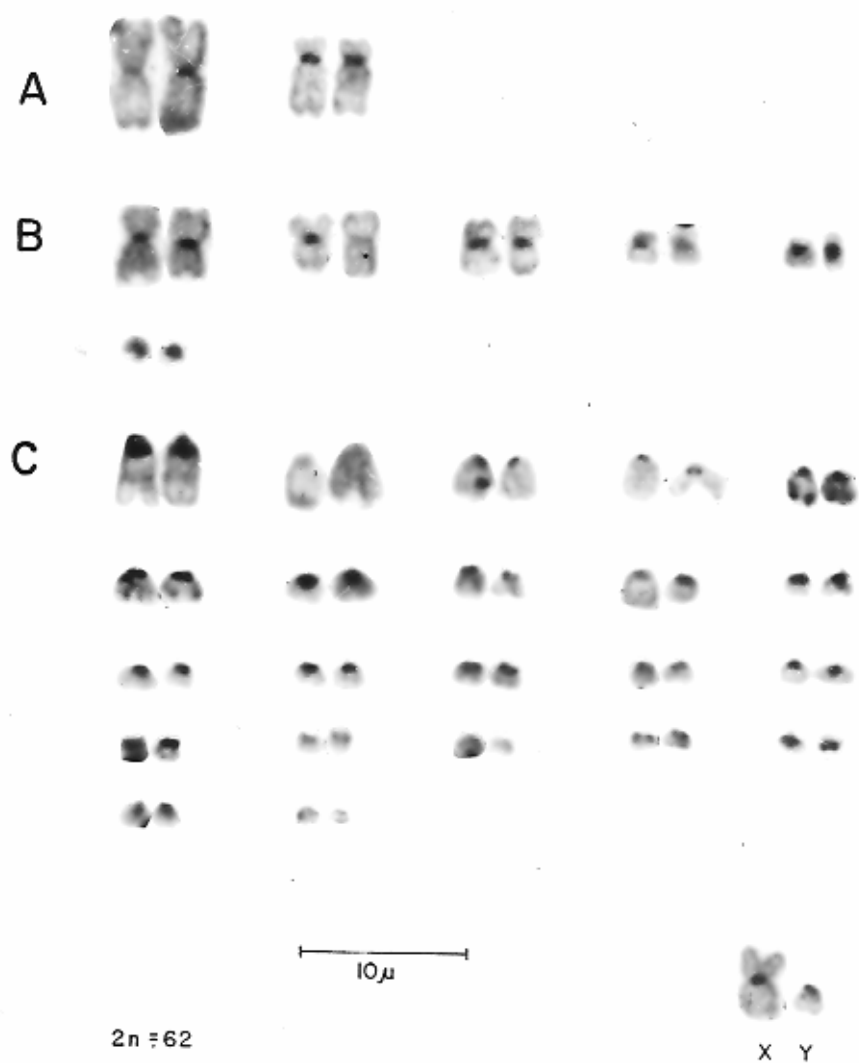
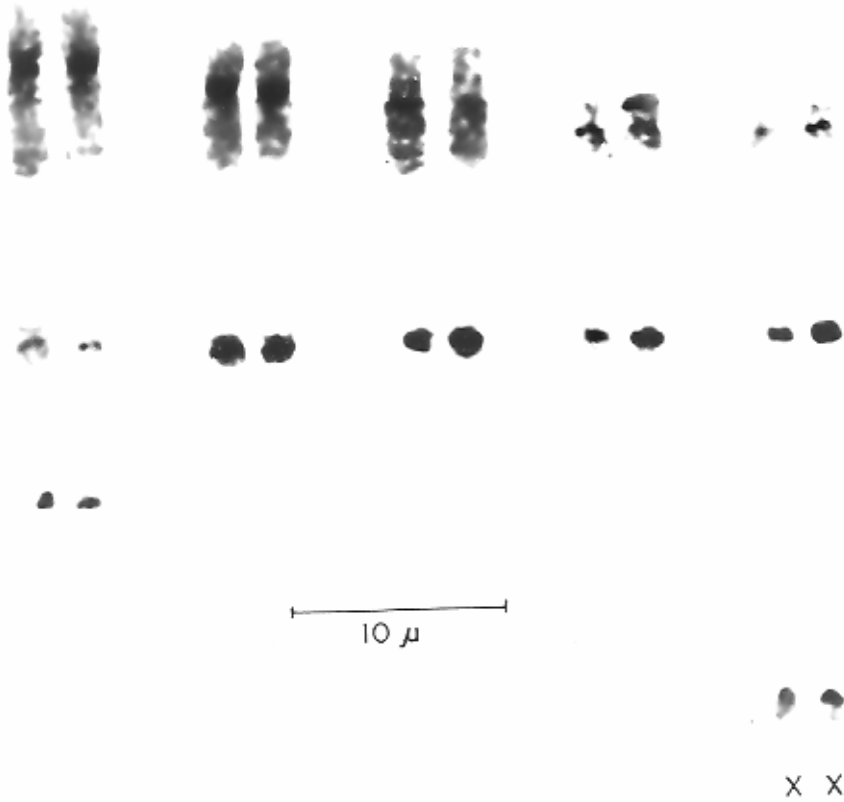


Figura II. 9.- Bando C del cariotipo de un ejemplar macho de *Proechimys trinitatis*



2n = 24

X X

Figura II. 10. Bando C del cariotipo de un ejemplar hembra de *Proechimys canicollis*

Patrones de bandeo G.

Los patrones de bandeo G obtenidos fueron bien claros y definidos, en especial para los cromosomas de tamaño grande y medios, mientras que en los cromosomas de tamaño pequeño la resolución fue menor. Dichos patrones permitieron hacer una comparación brazo a brazo de todos los cromosomas de las especies estudiadas. En la Fig. II. 11 (a, b y c) se muestran las equivalencias en bandas G de los cromosomas de los grupos A, B y C, respectivamente. Estas comparaciones muestran que todos los cromosomas de *P. poliopus* están presentes en los cariotipos del complejo *P. guairae*, bien sea en forma completa o bien sea en brazos separados. También se consiguió correspondencia de 26 pares de *P. trinitatis*. Se encontraron tres excepciones, dos que involucran los pares B3 y C5 de *P. poliopus*, los cuales sufrieron una inversión pericéntrica y una deleción, respectivamente (ver Figs. II. 11 b y c) y la tercera que involucra al par A3 del cariotipo de *Proechimys* sp. ($2n=62$) el cual sufrió una inversión pericéntrica (Fig. II. 11a). El patrón de bandeo G del par sexual fue idéntico en todos los miembros del complejo *P. guairae*, con la excepción del cromosoma X de *Proechimys* sp. ($2n=62$) el cual evidenció una inversión (Fig. II. 11 c), esta condición fue también encontrada en *P. trinitatis*.

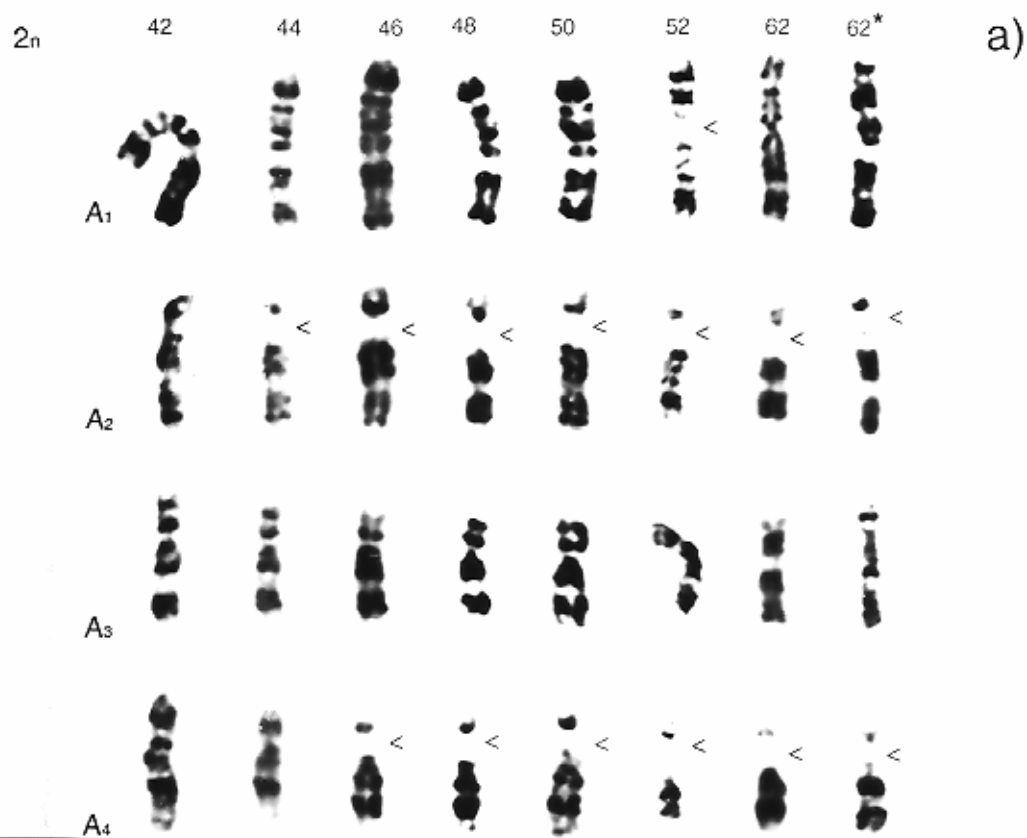


Figura II. 11. a. Bando G de los cromosomas de *Proechimys poliopus*. ($2n=42$), de sus homólogos del complejo *P. guairae* ($2n=44, 46, 48, 50, 52$ y 62) y de *P. trinitatis* (*). Cromosomas del grupo A. El signo (<) indica fisiones cromosómicas.



Figura II. 11. b. Bando G de los cromosomas de *Proechimys poliopus*. ($2n=42$), de sus homólogos del complejo *P. guirae* ($2n=44, 46, 48, 50, 52$ y 62) y de *P. trinitatis* (*). Cromosomas del grupo B. El signo (<) indica fisiones cromosómicas

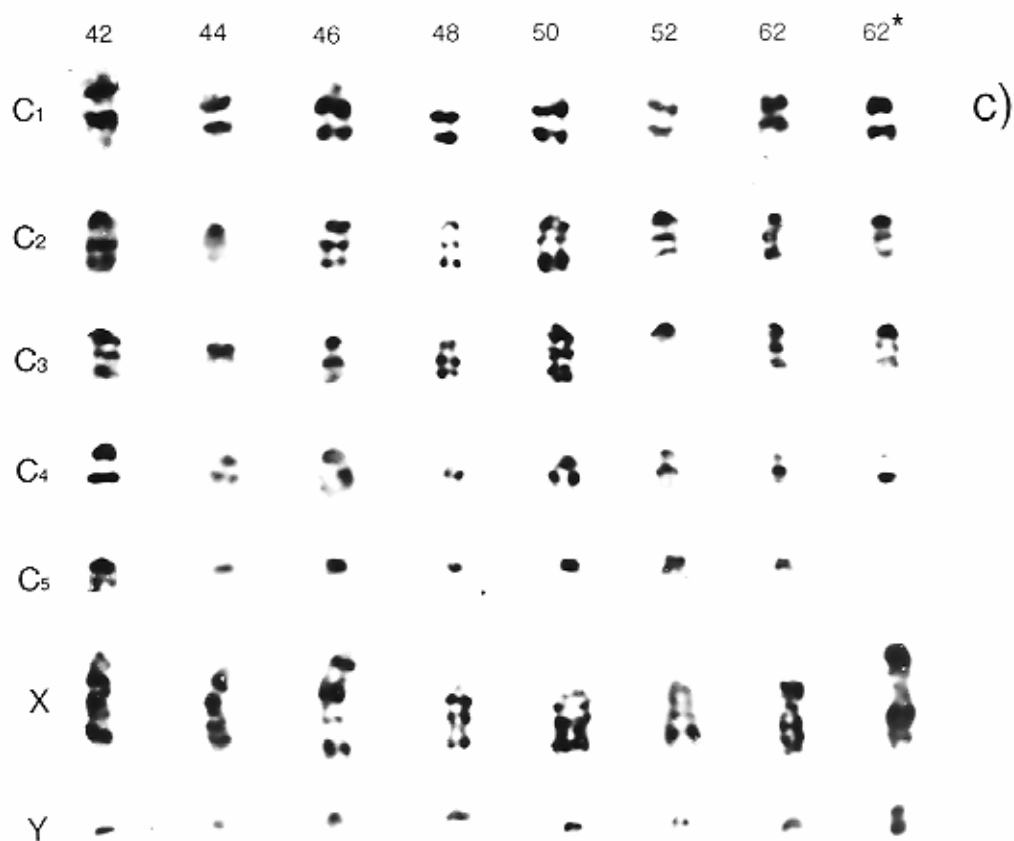


Figura II. 11. c. Bando G de los cromosomas de *Proechimys polioopus*. ($2n=42$), de sus homólogos del complejo *P. guairae* ($2n=44, 46, 48, 50, 52$ y 62) y de *P. trinitatis* (*). Cromosomas del grupo C y cromosomas sexuales..

II. 4. Discusión y Conclusiones

Los resultados obtenidos en este estudio confirman los hallazgos realizados previamente, sobre el número diploide y el número fundamental de *P. canicollis* (Aguilera et al., 1979), *P. trinitatis* (Reig et al., 1979) y de los diferentes cariomorfos de la superespecie [*Proechimys guairae*] (Reig, 1980; Reig et al., 1980; Pérez-Zapata et al., 1992) Así mismo se corroboró, en forma general, el patrón de cambios cromosómicos dentro del *Rassenkreis* y de la especie alopátrida *P. g.* subsp. de Oriente, que fueron previamente postulados. Sin embargo la mayor resolución que ofrece el bandeo G permite realizar algunas enmiendas sobre la interpretación de los rearrreglos cromosómicos que se presentan en la superespecie [*P. guairae*], así como los cromosomas involucrados en cada transformación (Fig. II.12). Dichas enmiendas no agregan nuevas evidencias en la interpretación sobre la sistemática y el proceso de evolución ocurrido dentro del grupo.

En las primeras interpretaciones un cambio Robertsoniano y dos inversiones pericéntricas permitieron explicar la transformación del cariotipo de $2n=42$ al de $2n=44$. La homología del bandeo G evidenció que ocurre un cambio Robertsoniano en el par A2, una inversión pericéntrica que involucra el par A3 y una delección en el par C5. Adicionalmente, la información sobre la distribución de estos dos cariotipos revelan que se han encontrado en simpatria en una localidad al Sur del Lago de Maracaibo (ver Tabla II. 1); este hecho apoya las proposiciones previas sobre el status de especies plenas de *P. poliopus* y *P. g. ochraceus*. Es importante agregar que Zambrano (1983) encontró una variante polimórfica en *P. poliopus*, causada por un cambio Robertsoniano que involucra el

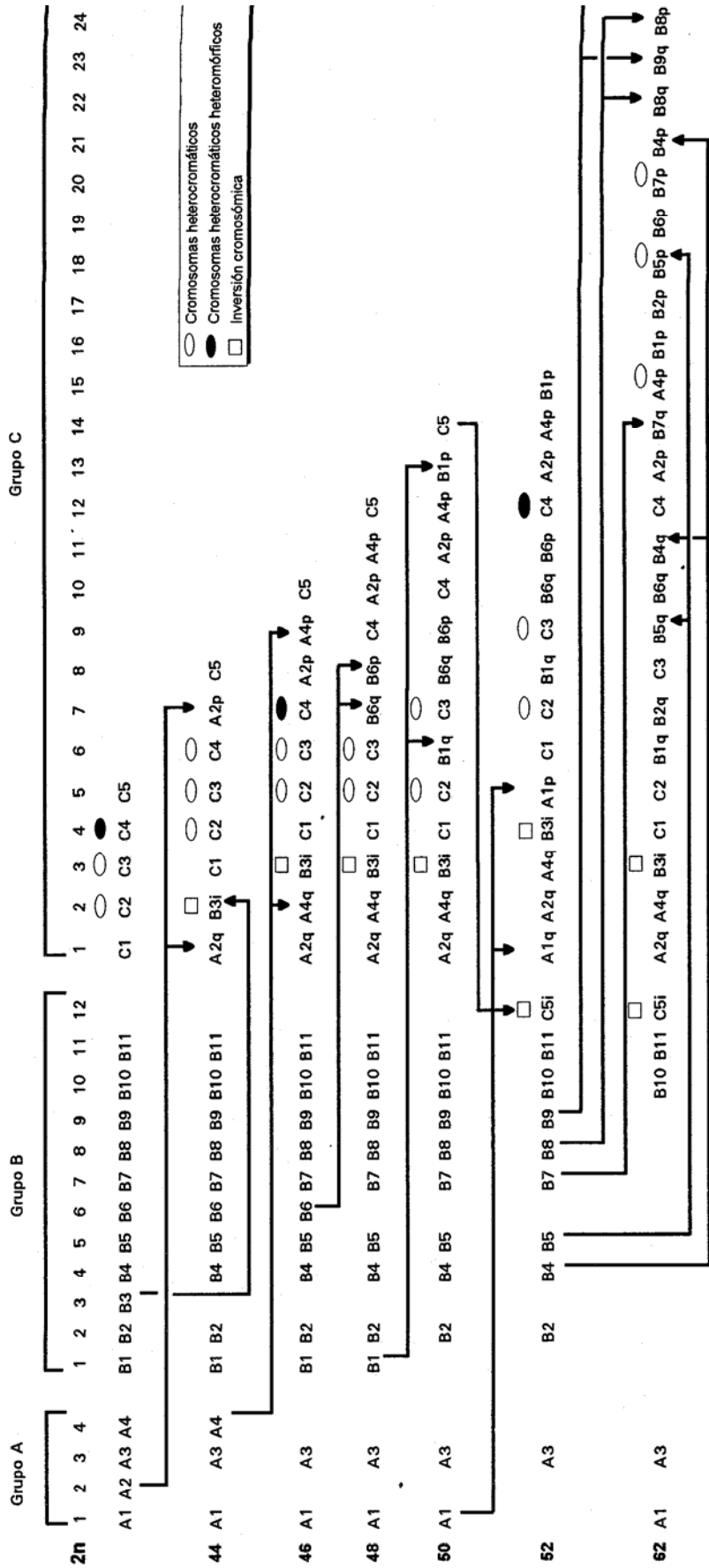


Figura II. 12.- Diagrama de probables transformaciones ocurridas en los cariomorfos de la superespecie [*Proechimys guairae*], sobre la base de las homologías reveladas por los bandeos C y G.

par de cromosomas B6 el cual está representado en la variante por dos pares de cromosomas acrocéntricos del grupo C. Esta forma polimórfica ($2n=44$; $NF=76$) se ha encontrado en tres localidades al Sur del Lago de Maracaibo (Tabla II. 1) y ha sido evidenciada por cariólogía beta.

Las transformaciones entre $2n=44$ y $2n=46$, $2n=46$ y $2n=48$, $2n=48$ y $2n=50$, involucran un cambio Robertsoniano de los pares A4, B6 y B1, respectivamente. Las diferencias entre el cariomorfo $2n=50$ y el de $2n=62$ de *Proechimys* sp. ($2n=62$) se manifiestan a través de cinco cambios Robertsonianos que afectan los pares B4, B5, B7, B8 y B9, una inversión paracéntrica del par A3 y dos inversiones pericéntricas que afectan el par C5 y el cromosoma X (ver Fig. II. 12).

Los resultados obtenidos sobre el cariotipo de *P. g. subsp.* de Oriente confirman que esta especie alopátrida, descrita por Pérez-Zapata et al. (1992) y que habita en el oriente del país, también pertenece al complejo *P. guairae*. Este cariomorfo difiere del de $2n=50$ por presentar un cambio Robertsoniano que involucra el par A1 y una inversión pericentromérica que involucra el par C5. Esta inversión también se encuentra presente en el cariomorfo $2n=62$ de *Proechimys* sp. ($2n=62$).

El patrón de bandeo C revela que la distribución de la heterocromatina es relativamente constante dentro del complejo *P. guairae*, en la mayoría de los casos se encuentra distribuida al nivel del centrómero y en algunos cromosomas de tamaño pequeño (grupo C) se encuentra en forma de bloque en todo el brazo cromosómico. Cuando la heterocromatina se encuentra en bloques, se presenta diferencialmente en los

cariomorfos que integran la superespecie [*P. guairae*], así se manifiestan dos pares completamente heterocromáticos en $2n=48$ y $2n=50$, mientras que en los cariomorfos $2n=42$, $2n=44$, $2n=46$, $2n=52$ y $2n=62$, se localizan tres pares heterocromáticos pero uno de ellos es heteromórfico en $2n=42$, $2n=46$ y $2n=52$. *P. trinitatis* no presentan autosomas completamente heterocromáticos, en ésta especie la heterocromatina se encuentra localizada a nivel del centrómero en todos los cromosomas y en algunos pocos de ellos se localizan bandas heterocromáticas en los telómeros.

Adicionalmente el bandeo C pone de manifiesto que los dos cariomorfos con $2n=62$, de *Proechimys* sp. ($2n=62$) y *P. trinitatis*, (Figs. II. 8 y II. 9, respectivamente) difieren sustancialmente a pesar de tener el mismo número de cromosomas, presentar algunas homologías en el bandeo G y presentar el cromosoma X de tipo submetacéntrico. Por otra parte *P. canicollis* contrasta con todos los cariomorfos estudiados al presentar bandeo C localizado exclusivamente en la región pericentrómerica (Fig. II. 10).

Por muchos años se tuvo la idea de que las secuencias heterocromáticas de ADN altamente repetitivo eran no funcionales y evolutivamente neutrales. Esta visión ha cambiado en los últimos años dado que las evidencias sugieren que la heterocromatina puede jugar un papel importante en la organización y evolución de los cromosomas (Holmquist, 1989; Pardue y Hennig, 1990; Ronne, 1990). Considerando este nuevo escenario y que el patrón similar del bandeo C encontrado en la superespecie [*P. guairae*], difiere comparativamente con el encontrado en otras especies del género: *P. canicollis* y *P. trinitatis* (este estudio), *P. i. iheringi* (Yonenaga-Yassuda, et al., 1985), *Proechimys* sp.

(Bueno et al., 1989) y *P. semispinosus* (Gómez-Laverde, et al., 1990), es necesario un análisis más detallado de dicho patrón, así como su composición y comportamiento, con el fin de evaluar si presenta alguna conexión con la evolución cromosómica de este grupo.

Una pregunta que se deriva de la existencia de la superespecie [*P. guairae*] y de las transformaciones cromosómicas (cambios Robertsonianos e inversiones) presentes en los cariomorfos es: cuál fue la dirección en la cual ocurrieron los cambios cromosómicos?. La primera respuesta a esta pregunta fue ofrecida por Reig et al. (1980) quienes interpretaron este proceso de especiación de la siguiente manera: a partir de una forma cromosómica uniforme (probablemente $2n=46$) que colonizó rápidamente el área de distribución del actual *Rassenkreis*, se diferenciaron otras formas cromosómicas, por fijación de mutaciones cromosómicas del tipo fisión-fusión, en la periferia del área de distribución; posteriormente los nuevos cariomorfos se expandían hacia el centro de dicha distribución. Este modelo interpretativo fue cuestionado posteriormente por Reig (1980) a través de tres objeciones: la dificultad de suponer que la selección natural haya favorecido diferencialmente las fusiones en un extremo del área y las fisiones en el otro; la no consideración del fenómeno de expansión gradual hacia nuevos territorios en el proceso de diferenciación de las especies, y la inconveniencia de considerar que los cambios estructurales tengan una expansión exitosa hacia las regiones centrales del área de distribución del cariomorfo original. De allí que este autor sugiere otra interpretación sobre el proceso de especiación: la expansión unidireccional de fisiones selectivamente favorables en un extremo del área de distribución de una población original de $2n=42$.

Existen algunas evidencias que apoyan esta última hipótesis. *Proechimys* es un género que pertenece a la subfamilia Eumysopyinae (Patton y Reig, 1989) y probablemente es un grupo hermano de *Trichomys*, género que es conocido en el registro fósil desde los inicios del Mioceno superior (Reig, 1989). De los miembros de la familia Eumysopyinae, sólo se conocen los cariotipos de tres especies: *Euryzygomatomys guaiara* ($2n=46$), *Clomys laticeps* ($2n=34$; $NF=60$) y *Trichomys apereoides* ($2n=30$; $NF=54$), los cuales se caracterizan por presentar un cromosoma X telocéntrico (Yonenaga, 1975; Souza y Yonenaga-Yassuda, 1982, 1984). Esta información cariológica sugiere que la condición primitiva del grupo podría haber sido similar a la que presenta *Trichomys* y en consecuencia se podría considerar que el cariomorfo ancestral que originó la superespecie [*P. guairae*] ha podido ser de números bajos.

Otra evidencia a tomar en consideración lo constituye las características cromosómicas de otras especies de *Proechimys*. De acuerdo a Patton (1987) el grupo de especies de este género que se distribuye al norte de Sur América y que comparten características morfológicas del cráneo y del *baculum*, constituyen el denominado grupo *trinitatis* el cual está integrado por *P. trinitatis*, *P. guairae*, *P. ochraceus*, *P. poliopus*, *P. drysaеolus*, *P. mincae*, *P. hoplomyoides* y *P. magdalenae*. De las últimas cuatro especies del grupo sólo se le conoce el cariotipo a *P. mincae*, el cual es de $2n=48$, $NF=68$ (Gardner y Emmons, 1984); éste cariotipo presenta cuatro pares de autosomas del grupo A y el X telocéntrico. Estas dos características cariotípicas podrían ser consideradas (por los momentos) como las condiciones más primitivas del grupo, condiciones éstas que están

presentes en *P. poliopus*. Esta consideración es meramente tentativa hasta no conocer los cariotipos del resto de las especies que pertenecen al grupo *trinitatis*.

La información disponible sobre la cariología de los géneros cercanos a *Proechimys*, así como de las especies del grupo *trinitatis* permiten apoyar la hipótesis de una evolución cromosómica, de números bajos a número altos, por fisiones en el complejo *P. guairae*. Sin embargo considero que esta hipótesis debe ser evaluada a través de la determinación de la secuencia de divergencia en el tiempo de los cariomorfos de la superespecie [*P. guairae*]. Estudios relativos al ADN mitocondrial (Moritz et al., 1987; Harrison, 1989) o secuencias de proteínas, hibridación y /o determinación de secuencias del ADN (Qumsiyeh y Baker, 1988), podrán contribuir a dar respuesta a la incógnita planteada.

Finalmente, la información obtenida en este estudio permite realizar una enmienda en relación a la supuesta diferencia cariológica entre *P. urichi* (Allen, 1899) (Reig y Useche, 1976) y *P. trinitatis* (Allen y Chapman, 1893), la cual fue señalada por Reig et al. (1979). Los cariotipos bandeados obtenidos de ejemplares provenientes de la Cueva del Guácharo demuestran que las supuestas diferencias no existen y que fueron una interpretación errónea, producto de una deficiente resolución de los autosomas subtlocéntricos de tamaño pequeño. Esta nueva evidencia es consistente con los resultados de genética poblacional presentados por Pérez-Zapata et al. (1992) quienes obtuvieron distancias genéticas de Nei no significativas entre *P. trinitatis* y una población referida a *P. urichi*, en consecuencia esta última especie debe ser considerada como un sinónimo de *P. trinitatis*.

Los resultados de la citogenética evolutiva en *Proechimys* me llevan a hacer una breve reflexión sobre dos aspectos fundamentales en éste campo del conocimiento científico, uno se refiere a la citogenética en sí y el otro al proceso de formación de las especies y su ulterior caracterización. Con respecto a la citogenética debemos insistir en sus bondades y potencialidades, sin olvidar sus limitaciones; a medida que se avanza en el campo de las técnicas como en la genética molecular podemos conocer más sobre los cromosomas, cómo se organizan y comportan y en consecuencia, cómo y en que forma participan en el proceso evolutivo. El caso de evolución cromosómica que acabamos de analizar es un buen ejemplo de las ventajas de progresar en los niveles de observación y de las alternativas de cambios cromosómicos. Se presume que en el género *Proechimys* los cambios han sido en dos direcciones (fusiones y fisiones); ambos tipos de mutaciones son actualmente objeto de novedosas interpretaciones en el campo de la citogenética (ej: hipótesis de la mínima interacción; Imai, 1988).

II. 5. Bibliografía

- Amadon D. 1966. The superspecies concept. *Systematic Zoology*, 15: 245-249.
- Aguilera M., O. A. Reig, M. A. Barros y M. G. Basañez. 1979. Sistemática, citogenética y datos reproductivos de una población venezolana de *Proechimys canicollis* (Allen, 1899) (Rodentia: Echimyidae). *Acta Científica Venezolana*, 30:408-417.
- Barros M. A y J. L. Patton. 1985. Genome evolution in pocket gophers (genus *Thomomys*). III. Fluorochrome-revealed heterochromatin heterogeneity. *Chromosoma*, 92:337-343.
- Barros R. M. S. 1978. Variabilidade cromosômica em *Proechimys* and *Oryzomys* (Rodentia) da Amazonia. Disertación Doctorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil, 183 pp..
- Basañez M. G. 1981. Estudio de la zona de contacto e hibridación entre las formas cromosómicas $2n=46$, $2n=48$ y $2n=50$ de la superespecie *Proechimys guairae* (Rodentia, Echimyidae). Disertación Licenciatura, Universidad Simón Bolívar, Venezuela, 186 pp.
- Bueno, M., M. Gomez-Laverde y A. Morales. 1989. Caracterización cariológica de *Proechimys* sp. (Rodentia: Echimyidae) de una colonia experimental. *Biomédica*, 9:13-22.
- Chiarelli, B. A., M. Sarti-Chiarelli y D. A. Shafer. 1972. Chromosome banding with trypsin. *Mamm. Chroms. News*, 13: 64-65.
- Ford, C. y J. Hamerton. 1956. A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain Technique*, 31:247-256.
- García, G. 1981. Estudio de una zona de contacto entre los cariomorfos $2n=50$ y $2n=62$ de la superespecie *Proechimys guairae* (Rodentia, Echimyidae). Disertación Licenciatura, Universidad Simón Bolívar, Venezuela, 61 pp..
- Gardner A. L. y L. H. Emmons. 1984. Species groups in *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) as indicated by karyology and skull morphology. *J. Mammalogy*, 65: 10-25.
- Gómez-Laverde, M., M. L. Bueno y A. Cadenas. 1990. C. Poblaciones de ratas (*Proechimys semispinosus*) (Rodentia: Echimyidae). En: J. Aguirre y O. Rangel (eds.), *Biota y ecosistemas de Gorgona*: 244-251. Fondo FEN Colombia. Editorial Presencia. Bogotá.

- Harrison, R. G. 1989. Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. *Trends Ecology & Evolution*, 4: 6-11.
- Holmquist G. P. 1989. Evolution of chromosome bands: molecular ecology of noncoding DNA. *J. Molecular Evolution*, 28:469-486.
- Imai, H.T. 1988. Centric fission in man and other mammals. En: *The Cytogenetics of Mammalian Autosomal Rearrangements*, A. Daniel (ed.): 551-582.: Alan R. Liss. New York
- Kasahara, S. y Y. Yonenaga-Yassuda. 1984. A progress report of cytogenetic data on Brazilian rodents. *Rev. Brasil. Genet.*, 3: 509-533.
- Leal-Mesquita, E. R., Y. Yonenaga-Yassuda, T. Hsi Chu y P. L. B. Da Rocha. 1992. Chromosomal characterization and comparative cytogenetic analysis of two species of *Proechimys* (Echimyidae, Rodentia) from the Caatinga domain of the State of Bahia, Brazil. *Caryologia*, 45: 197-212.
- Levan A., K. Fredga y A. Sandberg. 1964. Nomenclature for the centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, 52:201- 220.
- Moojen J. 1948. Speciation in the Brazilian spiny rats (genus *Proechimys*, family Echimyidae). University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 1:301-406.
- Moritz, C., T. E. Dowling y W. M. Brown. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 269-292
- Pardue, M. L., y W. Henning. 1990. Heterochromatin: junk or collectors item?. *Chromosoma*, 100:3-7.
- Patton, J. L. 1987 Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). En: B. D. Patterson y R. M Timm (eds.), *Studies in Neotropical Mammalogy. Essays in honor of Philip Hershkovitz*: 39:305-345. *Fieldiana Zoology* (NS).
- Patton, J. L. y A. Gardner. 1972. Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on Peruvian forms. *Occasional Pappers*, Museum of Zoology, Louisiana State University, 44:1-30.
- Patton, J. L. y O. A. Reig. 1989. Genetic differentiation among echimyid rodents, with emphasis on spiny-rats, genus *Proechimys*. En: J. F. Eisenberg y K. Redford (eds.), *Advances in Neotropical Mammalogy*: 75-96. Sandhill Crane Press, Ing., Gainesville, Florida.
- Pérez-Zapata, A., M. Aguilera y O. A. Reig. 1992. An allopatric karyomorph of *Proechimys guairae* complex (Rodentia: Echimyidae) in eastern Venezuela. *Interciencia*, 17: 235-240.

- Petter, F. 1978. Epidémiologie de la leishmaniose en Guyanne Française, en relation avec l'existence d'une espèce nouvelle de rongeurs Echimyidés, *Proechimys cuvieri*, sp. n. Comptes Rendues de l'Academie de Sciences, Paris (série D), 287:261-264.
- Qumsiyeh, M. B. y R. J. Baker. 1988. Comparative cytogenetics and the determination of primitive karyotypes. *Cytogenetic and cell Genetic*, 47: 100-103.
- Reig, O. A. 1980. Modelos de especiación cromosómica en las casiraguas (género *Proechimys*) de Venezuela. En O. A. Reig (ed.), *Ecology and Genetics of Animal Speciation*:149-190. Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- Reig O. A. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. En: A. Fontdevila (ed.) *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*: 246-289. Springer Verlag. New York.
- Reig, O. A., M. Aguilera, M. A. Barros y M. Useche. 1980 Chromosomal speciation in a *Rassenkreis* of venezuelan spiny rats (genus *Proechimys*, Rodentia, Echimyidae). *Genetica*, 52/53:291-312.
- Reig, O. A., P. Kiblicky e I. Löbig. 1970. Isomorphic sex- chromosomes in two Venezuelan populations of spiny-rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Caviomorpha). *Experientia*, 26: 201-202.
- Reig, O. A., M. A. Barros, M. useche, M. Aguilera y O. J. Linares. 1979a. The chromosomes of spiny-rats (genus *Proechimys*) of Trinidad and eastern Venezuela (Rodentia, Echimyidae). *Genetica*, 51:153-158.
- Reig, O. A., M. M. Tranier y M. A. Barros. 1979b. The identification of the chromosomes of *Proechimys guyannensis* (E. Geoffroy, 1803) and *Proechimys cuvieri* (Petter, 1978) (Rodentia: Echimyidae). *Mammalia*, 43:501-505.
- Reig, O. A. y M. Useche. 1976. Karyotypic diversity and systematics im Venezuelan *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with additional notes on populations in Perú and Colombia. *Acta Científica Venezolana*, 27:132-140.
- Ronne, M. 1990. Chromosome preparation and high resolution banding (Review). *In vivo*, 4:337-366.
- Souza, M. J, e Y. Yonenaga-Yassuda. 1982. Chromosomal variability of sex-chromosomes and nucleolus organizer (NOR's) in *Trichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Cytogenet. Cell Genet*, 33:197-203.
- Souza, M. J. e Y. Yonenaga-Yassuda. 1984. G-and C- band patterns and nucleolus organizer regions in somatic chromosomes of *Clyomys laticeps laticeps* (Rodentia, Echimyidae). *Experientia*, 40: 96-97.

- Sumner, A. T., H. S. Evans y R. A. Buckland. 1971. New technique for distinguishing between human chromosomes. *Nature (London) New Biol.*, 232:31-32.
- White, M. J. D. 1978. *Modes of speciation*. W. H. Freeman y Cia., San Francisco, 455pp.
- Yonenaga, Y. 1975. Karyotypes and chromosome polymorphism in Brazilian rodents, *Caryologia*, 28: 269-286.
- Yonenaga-Yassuda, Y., M. J. Souza, S. Kasahara, M. L'Abbat y H. Tien Chu. 1985. Supernumerary system in *Proechimys iheringi iheringi* (Rodentia, Echimyidae) from the State of Sao Paulo, Brazil. *Caryologia*, 38: 179-194.
- Zambrano, I. 1983. Estudio de la dinámica de la zona de contacto entre las formas cromosómicas $2n=42$ y $2n=44$ de la superespecie *Proechimys [guairae]* (Rodentia: Echimyidae). Disertación Licenciatura, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela, 102 pp..

CAPITULO I I I

**DIFERENCIACION CRANEOMETRICA EN ESPECIES
DEL GENERO *Proechimys* (RODENTIA, ECHIMYIDAE)
DE VENEZUELA.**

III. 1. Introducción

El análisis de las características morfológicas constituyó la base del concepto linneano de especie y esos atributos, además de tener significación sistemática, son ampliamente utilizados en el análisis de las transformaciones evolutivas. El estudio de las variaciones morfológicas y sus correlaciones permite visualizar vías comunes de desarrollo que han podido ser influenciadas bien sea por la variación genética o por la ambiental, o por ambas (Lande, 1979; Riska, 1985).

La mayoría de las especies pueden ser caracterizadas por sus atributos fenotípicos, aún en el caso de las denominadas especies crípticas o sinmórficas en donde el endofenotipo (ej. el número de cromosomas) puede evidenciar las discontinuidades entre dichos grupos. Uno de los caracteres morfológicos que ha sido ampliamente utilizado en los estudios sistemáticos de los mamíferos ha sido el cráneo. Allen (1894) fue uno de los primeros en señalar que dada la importancia de los caracteres del cráneo en la discriminación de grupos próximos era conveniente estudiar el tipo y la magnitud de los cambios del cráneo a través de su ontogenia, así como su variación individual. Las características morfológicas del cráneo y la mandíbula, constituyen uno de los elementos más importantes en la clasificación de los mamíferos, en particular en el orden Rodentia. El grupo de los roedores se caracteriza por ser variado en sus adaptaciones al ambiente y adicionalmente exhibe una alta variabilidad morfológica, de allí la importancia de realizar estudios sobre la morfología craneana y su variabilidad para contribuir a elucidar su sistemática, en especial en los grupos en donde se han detectado especies sinmórficas (Aguilera, 1980; Patton y Gardner, 1972).

En relación al género *Proechimys*, los primeros trabajos analíticos sobre las características del cráneo fueron realizados por Moojen (1948) y por Martin (1970). En los últimos años se han llevado a cabo investigaciones de la morfometría del cráneo focalizadas sobre algunos aspectos de la variación. Estos estudios han sido principalmente relacionados al crecimiento, en *P. brevicauda* y *P. albispinus* (Patton y Rogers, 1983; Pessôa y Dos Reis, 1991 a), y a la variación geográfica intraespecífica, en *P. dimidiatus*, *P. iheringi* y *P. guyannensis* (Dos Reis et al., 1990; Pessôa y Dos Reis 1990, 1991b; Pessôa et al., 1990).

En Venezuela se han localizado especies crípticas del género *Proechimys*, que han sido estudiadas desde el punto de vista de la cariología (Reig et al., 1970; Reig y Useche, 1976; Aguilera et al., 1979; Reig et al. 1979, 1980; Reig, 1980; el presente estudio, Capítulo II), de la genética poblacional (Benado et al., 1979; Pérez-Zapata et al., 1992) y de la ecología (el presente estudio, Capítulo IV). Estas especies son distinguibles por su cariotipo, pero difíciles de reconocer por su exofenotipo: *P. poliopus* ($2n=42$), *P. guairae* ($2n=44, 46, 48, 50$ y 52), *Proechimys* sp. ($2n=62$), que constituyen la denominada superespecie [*P. guairae*], *P. trinitatis* ($2n=62$) y *P. canicollis* ($2n=24$). Esta última es la única que puede ser reconocida por su menor tamaño (Aguilera et al., 1979).

La presencia de diferenciación cromosómica entre estas especies trae a la discusión un aspecto controversial, en relación a la diferenciación morfológica, que fue planteado en la década de los setenta. Wilson y sus colaboradores (Wilson et al., 1974, 1977; Bush et al., 1977), al comparar diferentes grupos de vertebrados, postularon que

las tasas de evolución cromosómica se correlacionaban directamente con las tasas de especiación y la evolución morfológica. Esta hipótesis ha sido cuestionada (Aguilera, 1981; Benado, 1981) y también desacreditada debido fundamentalmente a la ausencia de evidencias morfológicas o moleculares que la soporten y a lo incierto del conjunto de datos que sustenta la mencionada hipótesis (King, 1987, 1993).

En el presente capítulo se describen los patrones de la morfología del cráneo y sus relaciones entre las especies de *Proechimys* que se distribuyen en el Norte de Venezuela (ver Fig. II.1, Capítulo II), así como la variación geográfica en los rasgos morfométricos de estos grupos, con el propósito de relacionar los patrones existentes con la filogenia. Específicamente se pretende responder a dos preguntas básicas: son los cariomorfos morfométricamente reconocibles con suficiente confiabilidad?, y hay algún patrón de diferenciación morfológica que pueda ser interpretado a la luz del modelo de especiación cromosómica propuesto para este grupo de roedores? (ver Capítulo II).

III. 2. Materiales y Métodos

Se analizaron 255 ejemplares, de varias localidades, los cuales pertenecen a varias especies y subespecies del género *Proechimys* (Tabla III.1): *P. canicollis* (2n=24), *P. poliopus* (2n=42), *P. guairae* [*P. g.* subsp. de Falcón (2n=46), *P. g. guairae* (2n=48), *P. g.* subsp. de los Llanos (2n=50) y *P. g.* subsp. de Oriente (2n=52)], *Proechimys* sp. (2n=62), y *P. trinitatis* (2n=62). A la mayoría de los individuos estudiados se les determinó

Tabla III.1 Especies y subespecies del género *Proechimys* analizadas craneológicamente. Se indican las localidades de captura, la ubicación geográfica, el número diploide (2n), así como el número de individuos analizados (total y por sexo). Entre paréntesis, al lado de la especie, aparece su acrónimo.

ESPECIES	2N	LOCALIDAD	UBICACIÓN GEOGRÁFICA		NÚMERO		
			LATITUD	LONGITUD	HEMBRAS	MACHOS	TOTAL
<i>P. canicollis</i> (P. can)	24	Río Cachi	10° 50' N	72° 13' W	14	3	17
<i>P. poliopus</i> (P. poli)	42	Kasmera	9° 53' N	72° 43' W	20	19	39
		Los Angeles del Tucuco	9° 48' N	72° 50' W			
<i>P. g. subsp. Falcón</i> (P.g.F)	46	La Trilla	10° 24' N	67° 45' W	9	12	21
<i>P. g. guairae</i> (P.g.g. 1)	48	El Limón	10° 19' N	67° 38' W	3	20	23
<i>P. g. guairae</i> (P.g.g. 2)	48	Turiamo	10° 27' N	67° 50' W	12	12	24
<i>P. g. subsp. Llanos</i> (P.g.L. 1)	50	Palmero	9° 44' N	68° 34' W	6	6	12
<i>P. g. subsp. Llanos</i> (P.g.L. 2)	50	Turén	9° 16' N	69° 04' W	7	7	14
<i>P. g. subsp. Oriente</i> (P.g.O.)	52	Cueva de Agua	10° 10' N	64° 35' W	10	8	18
		San Juan de Areo	9° 52' N	63° 53' W			
<i>Proechimys</i> sp. (P.b. 1)	62	Guaquitas	7° 27' N	71° 20' W	9	12	21
<i>Proechimys</i> sp. (P.b. 2)	62	Tierra Buena	9° 15' N	69° 39' W	11	14	
		Las Matas	9° 11' N	69° 35' W			25
<i>Proechimys</i> sp. (P.b. 3)	62	La Nulita	7° 19' N	71° 55' W	9	7	16
<i>P. trinitatis</i> (P. trin.)	62	Cueva del Guácharo	10° 10' N	63° 33' W	12	13	25
		TOTALES			122	133	255

previamente su cariotipo. Los individuos de una misma especie, provenientes de poblaciones relativamente cercanas, caso de *P. poliopus* (de Kásmera y Los Angeles del Tucuco), *P. g.* subsp. de Oriente (de Cueva del Agua y San Juan de Areo) y *Proechimys* sp. (de Tierra Buena y Las Matas), fueron considerados como de una misma población a fin de incrementar el tamaño de la muestra.

Se tomaron 19 medidas del cráneo y 4 de la mandíbula con la ayuda de un calibre mecánico y un calibre digital (marca Mitutoyo de 0,1 y 0,01 mm de precisión, respectivamente). Las medidas, o caracteres, fueron las siguientes (ver Fig. III. 1):

Medidas del cráneo:

- LT.- Largo total (1), desde la parte anterior de los nasales hasta la parte más saliente de la cresta sagital del occipital.
- LN.- Longitud de los nasales (2), desde la parte anterior de los nasales hasta su longitud máxima.
- LB.- Longitud basilar (3), desde la parte posterior de los incisivos superiores hasta el borde anterior del foramen magnu.
- LP.- Longitud palatal (4), desde la parte posterior del foramen incisivo hasta el borde posterior del palatal.
- LPA.- Longitud palatilar (5), desde la parte posterior del alvéolo de los incisivos hasta el borde posterior del palatal.
- LDS.- Longitud diastema superior (6), desde la parte posterior del alvéolo de los incisivos hasta el borde anterior del alvéolo M¹.
- LFI.- Longitud foramen incisivo (7).
- LAS.- Longitud alveolar superior (8), de los molares superiores.
- LIC.- Longitud incisivos-cigomático (9), desde la parte anterior de los incisivos hasta la parte posterior del arco cigomático.
- LBT.- Longitud bulla timpánica, mayor longitud de la bulla tomada en el eje oblicuo a la longitud del cráneo (10).
- AFM.- Ancho sutura fronto maxilar (14).
- ABC.- Ancho bicigomático, tomado en la parte más ancha (15)
- AMI.- Ancho mínimo interorbital, tomado sobre los frontales (16).
- AP.- Ancho palatal, tomado entre la parte media de los M² (17).

- AFI.- Ancho foramen incisivo, tomado en el ancho mayor (18).
- ABT.- Ancho bulla timpánica, mayor ancho de la bulla tomado en el eje oblicuo a la longitud del cráneo (19).
- AC.- Ancho craneal, el ancho mayor tomado inmediatamente encima del meato auditivo externo (20).
- ALMR.- Altura máxima del rostro (21).
- ALC.- Altura del cráneo (22)

Medidas de la mandíbula

- LM.- Longitud de la mandíbula, desde la parte posterior del alvéolo de los incisivos hasta el borde posterior de la mandíbula (11).
- LDI.- Longitud diastema inferior, desde la parte posterior del alvéolo de los incisivos hasta el borde anterior del alvéolo M₁ (12).
- LAI.- Longitud alveolar inferior, de los molares inferiores (13).
- AM.- Altura mandíbula (23).

Estas medidas fueron tomadas en individuos adultos considerando las siguientes condiciones: a) M³ erupcionado, b) peso del cuerpo mayor de 200 g. y c) longitud del cuerpo mayor de 200 mm. En caso de dudas se consideraban adultos si cumplían con a y b o con a y c. El carácter M³ erupcionado corresponde a las clases 7, 8, 9 y 10 definidas por Patton y Rogers (1983) para *P. brevicauda*.

Las medidas: LT, LN, LB, LP, LPA, LDS, LFI, LAS, LIC, LBT, AFM, ABC, AMI, ALC, ALMR y ALC son idénticas a las tomadas por Patton y Rogers (1983).

En consideración a las diferencias encontradas por Patton (1987), en los diversos grupos de *Proechimys*, en los siguientes caracteres cualitativos: forma y estructura del foramen incisivo, desarrollo de la cresta temporal, desarrollo del canal ventral del foramen

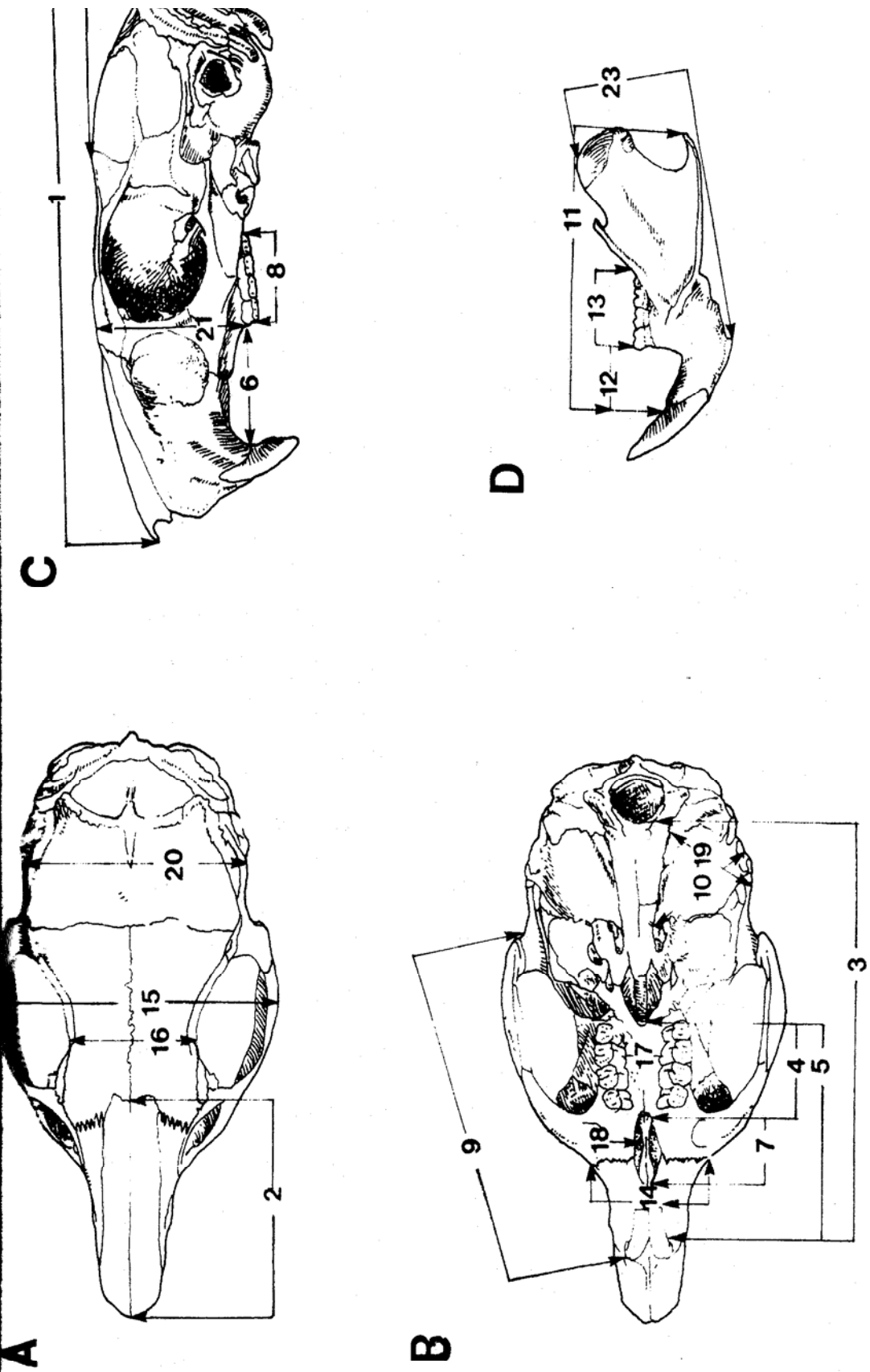


Figura III. 1.- Esquema del cráneo y de la mandíbula donde se indican las medidas tomadas. Ver el texto para la explicación de cada medida. Vistas del cráneo: A = Dorsal, B = Ventral, C = Lateral. Vista lateral de la mandíbula = D.

Aunque en los roedores el cráneo y la mandíbula son dos estructuras que están integradas en su función y durante el crecimiento, ellas fueron analizadas separadamente ya que representan grupos de genes que reflejan diferentes niveles de coadaptación.

Los datos fueron transformados en logaritmos a fin de hacerlos lineares. Como la muestra incluyó individuos de ambos sexos (Tabla III. 1), se evaluó el posible efecto del dimorfismo sexual sobre los caracteres por medio de un análisis de varianza de dos vías (diseño no equilibrado), considerando las diferencias entre poblaciones y sexos y su interacción. Una interacción significativa de los sexos con las poblaciones puede indicar que un carácter particular presenta dimorfismo sexual, en consecuencia sería necesario analizar los sexos por separado. Si la interacción no es significativa los datos de machos y hembras pueden ser agrupados.

Considerando la variación en tamaño dentro de cada población, lo cual representa una alometría estática (Klikenberg y Zimmermann, 1992), se procedió a corregir los datos para obtener una adecuada descripción de la variación entre grupos. Se utilizó el procedimiento "Burnaby" (Burnaby, 1966) el cual permite ajustar los datos originales de acuerdo al vector tamaño a partir del análisis de componentes principales de la matriz de varianza-covarianza agrupadas intragrupalmente (algoritmo sugerido por Rohlf y Bookstein, 1987). Esta matriz es la que se obtiene normalmente a partir de un análisis discriminante o de un análisis multivariado de la varianza. El primer autovector (eigenvector) se considera que representa el tamaño dentro del grupo y es eliminado

para poder realizar otros análisis como son análisis discriminante, componentes principales, etc.

Análisis multivariado de la varianza y análisis canónico discriminante fueron usados para evaluar las diferencias entre los centroides, obtenidos a partir de los datos ajustados por el método "Burnaby", y para describir los patrones de variación poblacional.

Distancias de Mahalanobis fueron usadas para construir los fenogramas UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages- método de distancias promedio) y para evaluar congruencias en los patrones entre diferentes grupos de caracteres.

Las diferencias entre grupos fueron investigadas para cada carácter a través de análisis de varianza y se utilizó el test GT-2 (Sokal y Rohlf, 1981). Para propósitos prácticos se usó la relación de cada carácter con respecto a la longitud del cráneo.

Los análisis univariados y multivariados fueron realizados con el sistema SAS para PC (versión 6.8) usando los procedimientos: ANOVA, GLM, CANDISC y DISCRIM con algunas modificaciones propuestas por Marcus y Corti (1989). El procedimiento IML de SAS, tomado de Afework et al. (1993), fue usado para ajustar los datos según 'Burnaby'.

III. 3. Resultados

Se pudieron identificar los caracteres cualitativos utilizados por Patton (1987) para la distinción de los grupos de *Proechimys*, encontrándose que las características de *P. canicollis* y de los integrantes de la superespecie [*P. guairae*] y *P. trinitatis* son coincidentes con las definidas para el grupo *canicollis* y el grupo *trinitatis*, respectivamente.

El análisis de varianza de dos vías mostró que sólo un carácter del cráneo, la longitud del foramen incisivo (LFI), y uno de la mandíbula, longitud diastema inferior (LDI) presentan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,001$) entre los sexos (Tabla. III. 2). Estas diferencias se consideraron no relevantes y en consecuencia el resto de los análisis se realizó agrupando los dos sexos. Por el contrario todos los caracteres, a excepción de la longitud palatal (LP) revelaron diferencias estadísticas significativas ($p < 0,0001$) entre las poblaciones (Tabla III. 2).

Los coeficientes de variación (cv) para los 19 caracteres del cráneo y para todas las poblaciones estudiadas se muestran en la Tabla III. 3. Valores sobre 5 fueron presentados por tres variables: ancho palatal (AP), ancho del foramen incisivo (AFI) y longitud del foramen incisivo (LFI), el resto de las variables (incluyendo las de la mandíbula) presentó valores entre 1,39 y 3,65.

Tabla III.2 Evaluación del dimorfismo sexual en diferentes caracteres del cráneo y la mandíbula, a través del método de Análisis de Varianza. Se indican el número de observaciones (Obs.), los valores de F, el valor de probabilidad asociado (p) para la población (primer valor en las casillas de F y p), el sexo (segundo valor) y la intercepción población-sexo (tercer valor).

CARACTER	OBS.	F	P	CARACTER	OBS.	F	P
LT	234	2,77	0,0022	LDS	254	4,79	0,0001
		17,62	0,0001			13,20	0,0003
		1,25	0,2555			1,32	0,2140
LN	236	2,66	0,0033	LFI	254	4,39	0,0001
		15,65	0,0001			4,88	0,0281
		1,12	0,3434			1,9	0,0401
ALC	250	7,9	0,0001	LAS	256	5,49	0,0001
		8,42	0,0041			0,02	0,8805
		1,54	0,1187			1,80	0,0556
ABC	253	3,59	0,0001	AFM	254	7,40	0,0001
		10,21	0,0016			0,49	0,4843
		0,89	0,5546			1,03	0,4246
AMI	256	5,85	0,0001	AP	256	2,08	0,0228
		18,44	0,0001			0,34	0,5598
		0,75	0,6900			0,54	0,8720
AC	255	3,51	0,0001	AFI	253	3,12	0,0006
		12,10	0,0006			0,58	0,4475
		0,42	0,9477			0,58	0,8445
LP	256	0,83	0,6062	LBT	255	6,76	0,0001
		0,07	0,7985			3,33	0,0692
		0,49	0,9093			0,96	0,4869
LB	248	2,03	0,0266	LM	256	3,07	0,0001
		12,94	0,0004			10,00	0,0012
		1,11	0,3560			1,11	0,3570
LIC	253	2,57	0,0044	LDI	256	19,37	0,0001
		8,33	0,0043			11,25	0,0009
		1,65	0,0875			2,45	0,0007
LPA	254	4,51	0,0001	LAI	256	3,31	0,0005
		11,36	0,0009			0,03	0,0622
		1,51	0,1273			1,45	0,1500
ALMR	254	5,75	0,0001	AM	256	2,95	0,0017
		7,99	0,0051			3,70	0,0532
		1,36	0,1949			1,07	0,0300
ABT	255	7,49	0,0001				
		7,85	0,0055				
		1,80	0,0554				

Tabla III.3 Coeficientes de variación (cv) para los caracteres del cráneo estudiados. Se muestran las desviaciones estándar (DS) y los valores mínimos (Mín) y máximos (Máx).

CARACTER	CV	DS	MÍN	MÁX
LT	1,3879	0,3137	0,9377	1,8285
LN	2,7079	0,6221	1,6730	3,7699
ABC	1,4660	0,3109	0,9603	1,7995
AMI	2,1401	0,3176	1,5687	2,4902
AC	1,2847	0,2147	1,0120	1,7488
LB	1,7710	0,3687	1,1317	2,3636
LIC	1,7674	0,3947	0,9584	2,3044
LP	3,2486	0,7105	2,2003	4,3646
LPA	2,3353	0,4534	1,4749	3,0532
LDS	3,1924	0,6062	2,1638	4,1223
LFI	6,1020	1,3328	4,4915	8,0213
LAS	2,8054	0,8544	1,7321	4,3100
AFM	3,6483	0,7986	1,9369	4,6652
AP	12,6261	4,0820	8,4890	21,4881
AFI	7,8902	2,0142	4,7012	12,1064
LBT	2,1971	0,4396	1,5384	2,7448
ABT	2,4065	0,5766	1,1464	3,2295
ALMR	2,6612	0,5429	1,6913	3,7078
ALC	1,6833	0,3246	1,2291	2,2731

Se obtuvieron los autovectores de la matriz de varianza-covarianza agrupadas intragrupalmente. En la Tabla III. 4 se muestran dichos autovectores y los coeficientes asociados con el primer autovector normalizado, considerando sólo los diecinueve caracteres del cráneo. Los autovectores son todos del mismo signo y este hecho se tomó como representativo de la alometría. Estos datos permitieron realizar el ajuste de Burnaby (1966) y la nueva matriz de datos, excluyendo el efecto alométrico, fue sometida a un análisis canónico.

Las primeras tres variables canónicas (CV) obtenidas del análisis de los datos ajustados del cráneo expresan el 59,85 % del total de la varianza (24,35%, 19,1% y 16,4%, respectivamente). Para obtener el 90% de la varianza es necesario considerar hasta la séptima variable canónica, sin embargo la varianza expresada por la cuarta a séptima variable disminuye de 11,47% a 3,96%, por lo que se considera que el escenario ofrecido por las tres primeras variables es representativo de la variación poblacional. La ordenación de las poblaciones considerando estas tres primeras variables canónicas se muestra en la representación tridimensional de la Fig. III. 2. *P. trinitatis* presenta el mayor valor sobre la CV 1 y el menor sobre la CV 2, *P. canicollis* tiene el valor más bajo sobre la CV 2. Sobre la CV 3 *P. poliopus* tiene el menor valor y las tres poblaciones de *Proechimys* sp. (2n=62) (*P.b.1*, *P.b.2* y *P.b.3*) presentan los mayores valores. Las poblaciones de *P. guairae* tienen valores intermedios sobre las tres variables canónicas a excepción de *P. g.* subsp. de Oriente la cual se ubica sobre valores bajos en CV2.

Tabla III.4 Valores obtenidos para los autovectores, a partir de la matriz de varianza-covarianza, agrupados intragrupalmente y los coeficientes asociados para el primer autovector (Coef.) de cada caracter craneal evaluado.

AUTOVECTORES (1-19)	CARACTER	COEF.
36,545	LT	0,489
1,1404	LN	0,239
0,6272	ABC	0,167
0,5703	AMI	0,059
0,4911	AC	0,096
0,3790	LB	0,399
0,3325	LIC	0,335
0,3214	LP	0,060
0,2980	LPA	0,190
0,2499	LDS	0,129
0,2204	LFI	0,081
0,1913	LAS	0,047
0,1897	AFM	0,091
0,1561	AP	0,051
0,1161	AFI	0,033
0,1018	LBT	0,076
0,0919	ABT	0,035
0,0807	ALMR	0,104
0,0402	ALC	0,034

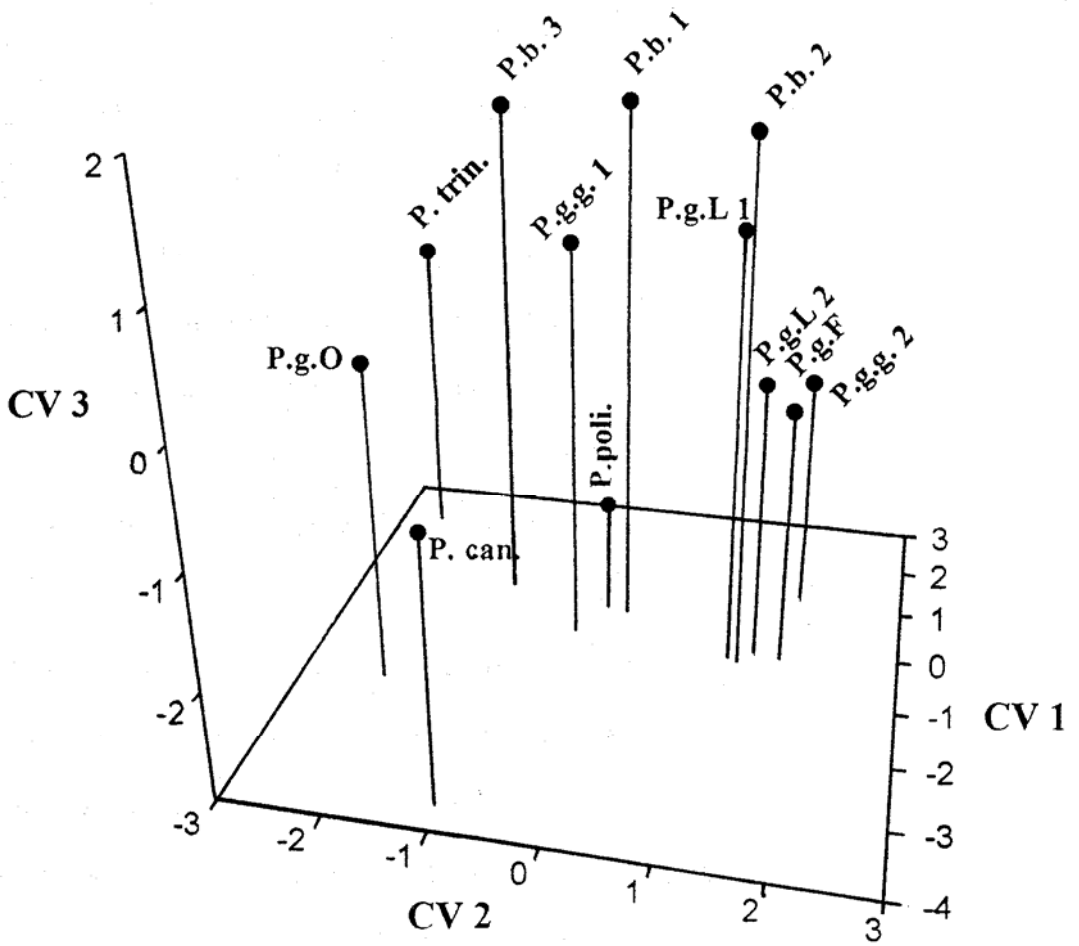


Figura III. 2.- Representación de las tres primeras variables canónicas (CV) producto del análisis de los caracteres del cráneo de poblaciones de *Proechimys*. Las unidades de los ejes son desviaciones estandar agrupadas entre grupos. Para la nomenclatura de las poblaciones ver la Tabla III.1.

El análisis canónico obtenido sobre los datos transformados de la mandíbula indica que las primeras dos variables canónicas dan cuenta del 94,55% de la variación total (82,47% y 12,07%, respectivamente). La Fig. III. 3 muestra la distribución de los centroides de acuerdo a CV 1 y CV 2. La CV 1 produce una separación de *P. canicollis* y *P. g.* subsp. de Oriente, las cuales tienen valores positivos, mientras que el resto se ubica en valores negativos. La longitud de la diastema (LDI) y la longitud alveolar (LAI) contribuyen principalmente a la CV 1 y la CV 2, con los coeficientes de los caracteres agrupados y estandarizados entre clases que son al menos tres veces mayores que los coeficientes de la longitud de la mandíbula

Todas las comparaciones entre grupos son estadísticamente muy significativas ($p < 0,001$), como se evidencia a partir de los resultados del T^2 de Hotellings sobre las distancias de Mahalanobis, tanto para el cráneo como para la mandíbula (ver Tabla III. 5). La probabilidad a posteriori de corregir la clasificación basada sobre las distancias de Mahalanobis a partir de los grupos de centroides es de 96% y 72,7% (promedio=87,11%); la mayor parte de los individuos clasificados incorrectamente caen dentro de otras poblaciones de su misma especie. Este hecho sugiere que estas distancias son un buen índice de diferencias entre especies. Los altos valores de clasificación correcta disminuyen cuando los miembros del grupo se computan usando una restricción de tipo Jack-knife (la opción *crossvalidate* en SAS) en un rango entre 52,38% y 88% (promedio=69,97%). Sin embargo, la mayoría de las clasificaciones incorrectas ocurren en el complejo *P. guairae*.

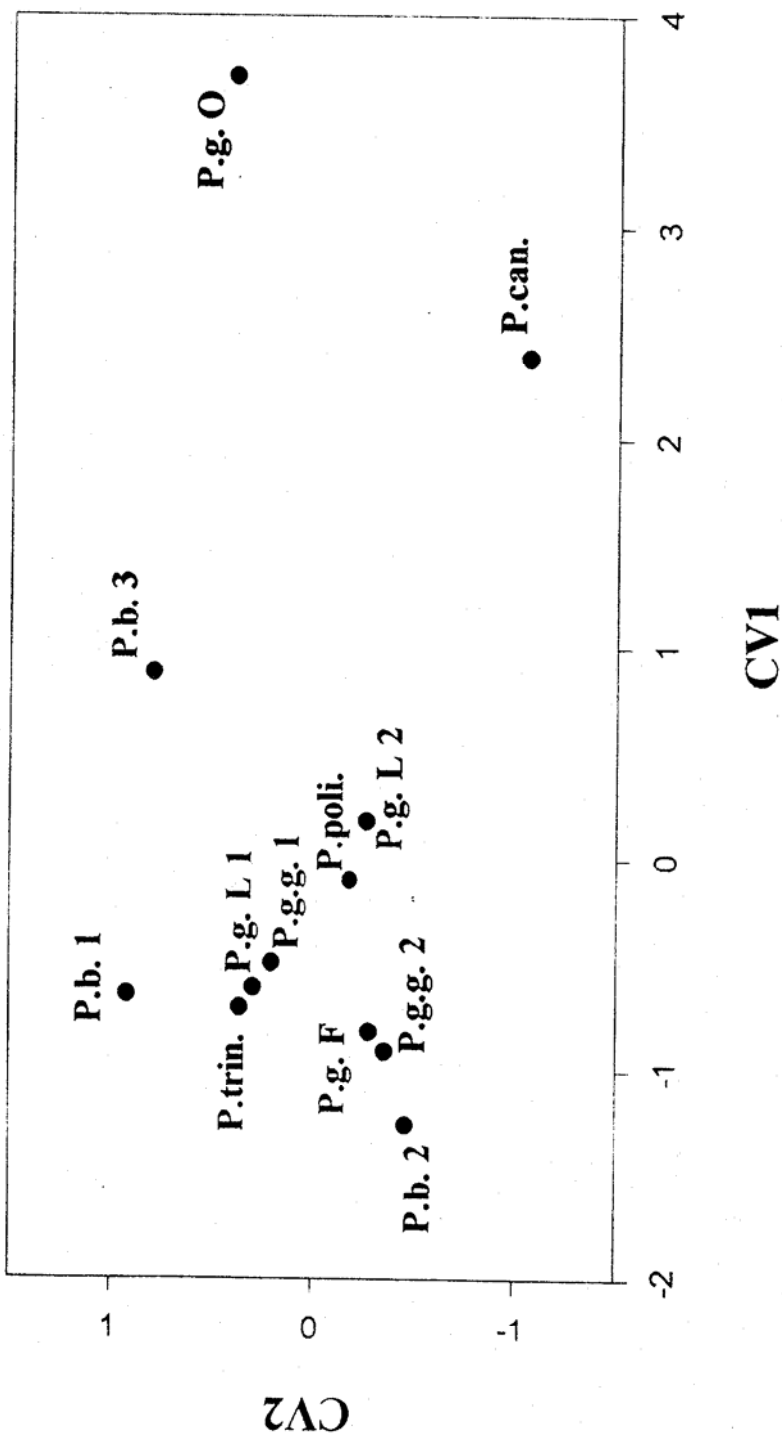


Figura III. 3.- Representación de las dos primeras variables canónicas (CV) producto del análisis de los caracteres de la mandíbula de poblaciones de *Proechimys*. Las unidades de los ejes son desviaciones estándar agrupadas entre grupos. Para la nomenclatura de poblaciones ver la Tabla III.1.

Aunque las distancias de Mahalanobis no se caracterizan por presentar un amplio rango de variabilidad, 2,87 - 6,04, en el caso de los caracteres del cráneo, (ver Tabla III. 5) ellas reflejan distinciones entre especies y poblaciones, así *P. trinitatis* y *P. canicollis* tienen, en promedio, las distancias más altas, mientras que las menores distancias se encuentran entre poblaciones de la misma especie.

En el caso de la mandíbula *P. g.* subsp. de Oriente y *P. canicollis* tienen las mayores valores de distancia de Mahalanobis (Tabla III. 5) y son todos estadísticamente muy significativos ($p < 0.001$). Las distancias entre las otras poblaciones varían sin relación a la agrupación sistemática, así por ejemplo distancias entre poblaciones de la misma subespecie son usualmente mayores mientras que las distancias entre poblaciones de diferentes subespecies o especies pueden no existir.

Un test Mantel entre las distancias de Mahalanobis derivados de los caracteres del cráneo y aquellos derivados de los caracteres de la mandíbula mostró que los dos están estadísticamente correlacionados ($r=0,388$, $p=0,0254$), esto significa que el análisis sobre las dos estructuras óseas describe un patrón congruente de diferenciación poblacional.

Se realizó otro test Mantel entre las distancias de Mahalanobis obtenidas a partir de los caracteres del cráneo y las distancias lineares geográficas ente los diferentes sitios de captura. La correlación fue estadísticamente significativa ($r=0,358$, $p=0,0064$), y aumenta cuando el test es realizado considerando sólo las poblaciones del complejo *guairae* ($r=0,40096$, $p=0,0064$), es decir cuando se excluyen las aloespecies *P. trinitatis* y *P. canicollis*.

En la Fig. III. 4 se muestra el fenograma UPGMA el cual describe las relaciones (similitud global) entre las poblaciones basadas sobre las distancias, considerando los caracteres del cráneo. En ella se observa que *P. trinitatis* y *P. canicollis* son muy diferentes, las tres poblaciones de *Proechimys* sp. (2n=62) se agrupan y se encuentran conectadas con las especies del complejo *P. guairae*, las cuales conforman un grupo homogéneo, a excepción de la subespecie *P. g.* subsp. de Oriente la cual es remarcablemente distinta de las otras especies del complejo y en el fenograma se asocia con *P. canicollis*.

El análisis de varianza sobre la relación de los caracteres mostró que ellos difieren estadísticamente ($p < 0,01$) a excepción de LB, LP, LIC, y AC. Las comparaciones GT-2 revelaron que las diferencias entre medias son distribuidas diferencialmente y que algunos de los caracteres exhiben un patrón homogéneo de diferencias. Hay pocas diferencias estadísticamente significativas entre las medias del complejo *P. guairae* y la mayoría de las diferencias significativas están relacionadas con otras especies. Así, los caracteres LT y AP distinguen a *P. poliopus*; LAS, LBT, y AFM son bien distinguibles en *P. trinitatis* y ABT, AFI y LFI lo son para *P. canicollis*. Los caracteres LDS y ALC distinguen a *P. canicollis* y *P. g.* subsp. de Oriente y ALMR a *P. g.* subsp. de los Llanos, *P. g.* subsp. de Oriente y *P. trinitatis*.

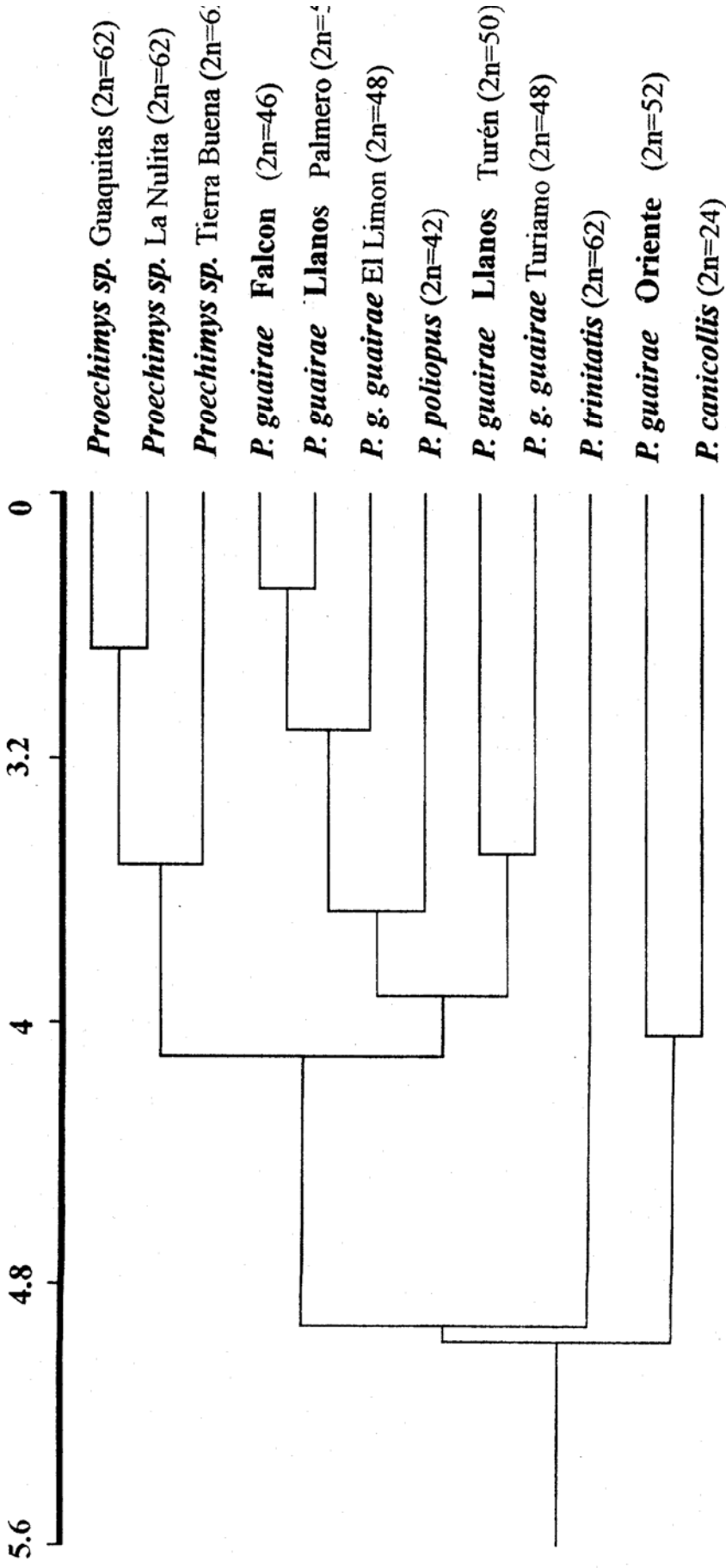


Figura III. 4.- Fenograma UPGM obtenido a partir de las distancias de Mahalanobis, considerando los caracteres del cráneo.

III. 4. Discusión y Conclusiones

Martin (1970) fue el primero en señalar la ausencia de dimorfismo sexual en el género *Proechimys* y los estudios posteriores sobre las estructuras óseas (cráneo y mandíbula) han confirmado este hecho, tal como lo indican los resultados obtenidos para *P. brevicauda* (Patton y Rogers, 1983), *P. albispinus* (Pessôa y Dos Reis, 1991a), *P. dimidiatus* (Pessôa y Dos Reis, 1990), así como las cinco especies del mismo género analizadas en el presente estudio (*P. canicollis*, *P. poliopus*, *P. guairae*, *Proechimys* sp. (2n=62) y *P. trinitatis*). De acuerdo a Willig et al. (1986) el dimorfismo sexual se relaciona con el sistema de apareamiento polígamo, la relación desigual de sexos en las poblaciones, las tasas de diferenciación sexual, la utilización diferencial de los recursos y la selección sexual. Hasta el presente no se cuenta con información sobre estos aspectos en el género *Proechimys* que permita vincularla con la ausencia de dimorfismo sexual.

De acuerdo a Long (1969), los valores del cv en los herbívoros presentan una alta variabilidad y esta variación se ubica en un rango de 2,5 a 5,3 en los grupos silvestres. Esta generalización ha sido cuestionada dado los resultados obtenidos en diferentes grupos de mamíferos (Matson y Shump, 1980; Rogers y Schmidly, 1982; Junge et al., 1983; Dragoo et al., 1986) pero los resultados sobre *Proechimys* encontrados en este estudio indican que la mayoría de los valores de cv se mantienen en el rango señalado. Es de hacer notar que los valores de cv encontrados por Patton y Rogers (1983) en una sola especie, *P. brevicauda*, evidencian una mayor variabilidad en todas las clases de edad analizadas.

Los resultados obtenidos no permiten responder en forma precisa la primera pregunta planteada sobre el reconocimiento morfométrico de los cariomorfos. Si bien es cierto que las diferencias morfométricas son claras entre las especies reconocidas como tal y reportadas en la literatura (Aguilera et al., 1979; Gardner y Emmons, 1984; Patton, 1987; Reig et al., 1980), las diferencias en los rasgos craneométricos son menos claras entre las especies y subespecies de la superespecie [*P. guairae*]. Estos resultados son coincidentes con los obtenidos del estudio de las aloenzimas (Benado et al., 1979), el cual puso de manifiesto que las distancias genéticas entre los miembros del complejo *guairae* son bajas comparadas con las de éstos y *P. trinitatis* (= *P. urichi*; este estudio, Capítulo II).

De acuerdo a los resultados existe una clara distinción morfométrica entre *P. canicollis*, la sola especie del grupo *canicollis*, y las especies del grupo *trinitatis* (Patton, 1987). Las distancias de Mahalanobis (Tabla III.5) y el fenograma UPGMA (Fig. III. 4) evidencian estas diferencias y contribuyen a apoyar lo planteado por Patton (1987) sobre la plena diferenciación como grupo de *P. canicollis*.

Los resultados craneométricos sobre el grupo *trinitatis* indican que *P. trinitatis* presenta la mayor diferenciación de la forma del cráneo dentro de los miembros del grupo (Fig. III. 2). Esta especie está restringida a una pequeña área al Este de Venezuela y en la Isla de Trinidad y su diferenciación morfométrica puede ser consecuencia del proceso de divergencia ocurrido en este género a través de varias rutas de expansión, siendo una de estas rutas la región nororiental del actual territorio venezolano.

En el resto de las especies del grupo *trinitatis*, que se distribuyen en Venezuela y que se agrupan en la superespecie [*P. guairae*], dos especies mostraron una alta diferenciación morfológica: *P. poliopus*, reconocida por Reig et al., (1980) como una especie diferente y *P. g.* subsp. de Oriente (Fig.III. 2 y Tabla III 5), ésta última también restringida a una pequeña área del Oriente de Venezuela. Con respecto a las otras especies del complejo *guairae* es interesante resaltar que el fenograma UPGMA, basado sobre las distancias de Mahalanobis, permite distinguir las tres poblaciones de *Proechimys* sp. (2n=62) del resto de las otras especies y subespecies que constituyen el *Rassenkreis*. Como ha sido propuesto por Reig et al. (1980) y en este estudio (Capítulo II) esa especie puede ser considerada como una nueva especie para el género y su distinción morfométrica sugiere que la dirección en el cambio de la morfología del cráneo es congruente con su diferenciación cariológica. El resto de las poblaciones estudiadas (*P. g. guairae*, *P. g.* subsp. de Falcón y *P. g.* subsp. de los Llanos) muestran la misma clase de modificaciones (Fig. III. 4) y las relaciones entre ellas son parcialmente congruentes con las diferencias entre sus cariotipos.

La relación de cada carácter con respecto a la longitud del cráneo es de utilidad para identificar las aloespecies *P. trinitatis*, *P. canicollis* y *P. g.* subsp. de Oriente. No es posible distinguir a posteriori los individuos del complejo *P. guairae* usando cualquier carácter individual ya sea en la relación o como carácter bruto. La distinción craneométrica sólo es posible en el contexto del análisis multivariado donde, por ejemplo *Proechimys* sp. (2n=62) es claramente diferenciado.

Queda por responder la segunda pregunta en relación al patrón de diferenciación morfológica en este grupo especiogénico. Los cambios morfológicos evidenciados son un producto de la especiación cromosómica o ellos representan adaptaciones independientes a las condiciones ecológicas locales?

Los patrones de variación geográfica son de gran importancia para la comprensión de las causas fundamentales de la variación (Patton y Brylski, 1987; Smith y Patton, 1988). Los resultados obtenidos sobre la diferenciación geográfica de *P. iheringi* (Pessôa y Dos Reis, 1991b), a través de análisis multivariado, indican que existe una variación geográfica estructurada en un clino de aumento de las dimensiones craneales en las poblaciones en la dirección Norte a Sur. Esta diferenciación no es considerada válida para el reconocimiento de subespecies ya que se desconoce la variación de otros caracteres como para considerar la existencia de unidades evolutivas independientes (Thorpe, 1987). Para la especie *P. dimidiatus* (Pessôa y Dos Reis, 1990) también se encontró variación craneométrica que no sigue ningún patrón determinado ya que las poblaciones más cercanas geográficamente son las que evidencian mayores diferencias. Resultados similares han sido reportados para especies del grupo *guyannensis* (Pessôa et al., 1990).

Las especies de *Proechimys* analizadas en el presente estudio tienen dos particularidades, unas son aloespecies y otras han sido agrupadas en una superspecie cuyas subespecies presentan diferenciación cromosómica, estando la mayoría de ellas distribuidas en un clino geográfico.

El hecho de que exista una correlación significativa, aunque no particularmente **alta**, entre la morfometría y la distribución geográfica entre todas las poblaciones y que esta correlación es alta dentro de los integrantes del *Rassenkreis*, puede ser tomada como un indicador de que la diferenciación morfológica se acopló con los cambios cromosómicos en los sucesivos eventos de especiación. Así los resultados favorecen una causa filogenética para la diferenciación morfológica entre poblaciones y especies. La existencia de *P. g.* subsp. de Oriente, subespecie que más se encuentra diferenciada del resto del complejo *guairae* (Figs. III. 2, III. 3 y III. 4) puede ser considerada como una evidencia en relación a este proceso de especiación. Esta subespecie se considera diferenciada a partir de *P. g.* subsp. de los Llanos ($2n=50$) pero no se mantuvo en la distribución del actual *Rassenkreiss* sino que fue desplazada quedando finalmente confinada en una pequeña área del Oriente del país, separada del resto por la depresión de Unare.

Reig et al. (1980) hipotetizaron que la especiación en el *Rassenkreis* ha podido ocurrir de acuerdo al modelo estasiopátrido de White (1968). En este escenario, las diferencias morfométricas se alcanzan siguiendo un modelo clinal donde las zonas primarias de integración progresivamente se transforman en zonas de tensión a través de las cuales el flujo génico es fuertemente limitado o ausente. Sin embargo, el modelo alternativo de especiación cromosómica posteriormente aceptado por Reig (1980) y en este estudio (Capítulo II) favorece la especiación vía cambios Robertsonianos, del tipo fisión, esencialmente por diferenciación parapátrida (Bush, 1975; Mayr, 1982), siguiendo un aumento del número diploide. Este proceso se repitió varias veces bajo la influencia de ciclos de retracción y expansión de los bosques determinados por las fluctaciones

climáticas ocurridas en el Pleistoceno (Reig et al., 1980, p. 308). Si ello ocurrió así, la diferenciación morfológica de la superespecie [*P. guirae*] es un producto directo de la especiación en pequeñas poblaciones (demos) aisladas en la periferia de la distribución de los grupos que existieron hace unos 50.000 años, como sugieren los resultados obtenidos por marcadores genéticos (Benado et al., 1979). Esta hipótesis se ve apoyada por los resultados obtenidos en *P. dimitiatus* por Pessôa y Dos Reis (1991c), quienes determinaron que la intensidad de selección natural necesaria para la diferenciación fenotípica entre dos poblaciones de esa especie es pequeña.

Los resultados obtenidos en este estudio indican que la especiación cromosómica observada en las especies del género *Proechimys*, del denominado grupo *trinitatis* y que se distribuyen al norte del río Orinoco, se relaciona con una mediana diferenciación de la morfología del cráneo y de la mandíbula, sin embargo esta evidencia no puede ser tomada como una correlación directa entre la tasa de evolución cromosómica y la evolución morfológica como debería esperarse de acuerdo a las controversiales proposiciones de Wilson et al. (1974, 1977) y Bush et al. (1977).

III. 5. Bibliografía

- Afewerck , B., C. Capanna, M. Corti, L. F. Marcus y D. A. Schlitter. 1993. Systematics and geographic variation of *Ethiopian arvicanthis* (Rodentia, Muridae). *J. Zool. Lond.*, 230:117-134.
- Aguilera, M. 1981. Análisis intragenérico de la evolución cromosómica en algunos grupos de mamíferos. En: O.A. Reig (comp.), *Ecología y genética de la especiación animal*: 191-209. Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar. Caracas.
- Aguilera, M., O. A. Reig, M. A. Barros y M. G. Basañez. 1979. Sistemática, citogenética y datos reproductivos de una población venezolana de *Proechimys canicollis* (Allen, 1899) (Rodentia: Echimyidae). *Acta Cientí. Venezolana*, 30:408-417.
- Allen, J. A., 1894. Craneal variations in *Neotoma micropus* due to growth and individual differentiation. *Bull. Am.Mus.Nat. Hist.*, VI: 233-247
- Benado, M. 1981. Patrones genéticos y cromosómicos en la especiación de roedores. En: O.A. Reig (comp.), *Ecología y genética de la especiación animal*: 239-253. Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar. Caracas
- Benado, M., M. Aguilera, O. A. Reig y F. J. Ayala. 1979. Biochemical genetics of chromosome forms of Venezuelan spiny rats of the *Proechimys guairae* and *Proechimys trinitatis* superspecies. *Genetica* 50: 89-97.
- Burnaby, T. P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. *Biometrics*, 22: 96-110.
- Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* , 6: 339-364.
- Bush, G. L. , S. M. Case, A. C. Wilson y J. L. Patton. 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 74: 3942-3946.
- Dos Reis, S. F., L. M. Pessôa y R. E. Strauss. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Rev. Brasil. Genet.*, 13: 509-520.
- Dragoo, J. W., J. R. Choate y T. P. O'Farell. 1986. Intrapopulation variation of craneal measurements in the San Joaquin kit fox, naval petroleum reserve # 1, Kern Country, California. EG & G, Energy Measurements, U.S. Department of Energy. EGG 19282-2122: 32 pp.
- Gardner A. L. y L. H. Emmons. 1984. Species groups in *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) as indicated by karyology and bullar morphology. *J. Mammalogy*, 65: 10-25.

- Junge, J. A., R. S. Hoffman y R. W. Debry. 1983. Relationships within the holartic *Sorex tundrensis* species complex. *Acta Theriologica*, 28: 339-350.
- King, M. 1987. Chromosomal rearrangements, speciation and the theoretical approach. *Heredity*, 59: 1-6.
- King, M. 1993. *Species evolution. The role of chromosome change* Cambridge. Univ. Press. 336 pp.
- Klikenberg, C. P. y M. Zimmermann. 1992. Static, ontogenetic and evolutionary allometry: A multivariate comparison in nine species of water spiders. *Amer. Natur.* 140: 601-620.
- Lande, R. 1979. Quantitative analysis of multivariate evolution, applied to brain: body allometry. *Evolution*, 33: 402-416.
- Long, Ch. 1969. An analysis of patterns of variation in some representative mammalia. Part. II. Studies on the nature and correlation of measures of variation. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.* , 51: 289-302.
- Marcus, L. F. y M. Corti. 1989. Data analysis in systematics. *Int. Ther. Con.* 5. pp 1-61.
- Martin, R. E. 1970. Cranial and bacular variation in populations of spiny rats of the genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) from South American. *Smithsonian Contrib. Zool.*, 33: 1-19.
- Matson, J. O. y K. A. Shump. 1980. Intrapopulation variation in cranial morphology in the agouti *Dasyprocta punctata* (Dasyproctidae). *Mammalia*, 44: 559-570.
- Mayr, E. 1982. Processes of speciation in animals. En: C. Barigozzi (ed.), *Mechanisms of speciation*: 1-19. Alan R. Liss. New York.
- Moojen, J. 1948. Speciation in the Brazilian spiny rats (genus *Proechimys*, family Echimyidae). *Univ. Kansas Publ. , Mus. Nat. Hist.*, 1: 301-406.
- Patton, J. L. 1987 Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). En: B. D. Patterson y R. M Timm (eds.), *Studies in Neotropical Mammalogy. Essays in honor of Philip Hershkovitz*: 39:305-345. *Fieldiana Zoology (NS)*.
- Patton, J. L. y Brylski, P. V. 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: Causes and consequences of habitat-related body size variation. *Am. Nat.*, 130: 493-506.
- Patton, J. L. y A. L. Gardner. 1972. Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae), with emphasis on peruvian forms. *Occ. Pap. Mus. Zool. La St. Univ.*, 44: 1-30.
- Patton, J. L. y M. A. Rogers. 1983. Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae). *Z. Säugetierkunde*, 48: 363-370.

- Pérez-Zapata, A., M. Aguilera y O. A. Reig. 1992. An allopatric karyomorph of *Proechimys guairae* complex (Rodentia: Echimyidae) in eastern Venezuela. *Interciencia*, 17: 235-240.
- Pessôa, L. M., J. A. De Oliveira y S. F. Dos Reis. 1990. Quantitative cranial character variation in selected populations of the *guyannensis*-group of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) from Brazil. *Zool. Anz.*, 225: 396-400.
- Pessôa, L. M. y S. F. Dos Reis. 1990. Geographic variation in *Proechimys dimidiatus* (Guenther) (Rodentia: Echimyidae). *Zool. Anz*, 225: 383-390.
- Pessôa, L. M. y S. F. Dos Reis. 1991a. The contribution of cranial indeterminate growth to non-geographic variation in adult *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy) (Rodentia: Echimyidae). *Z. Säugetierkunde*, 56: 219-224.
- Pessôa, L. M. y S. F. Dos Reis. 1991b. Cranial infraspecific differentiation in *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae). *Z. Säugetierkunde*, 56: 34-40.
- Pessôa, L. M. y S. F. Dos Reis. 1991c. Natural Selection, morphologic divergence and phenotypic evolution in *Proechimys dimidiatus* (Rodentia: Echimyidae). *Rev. Brasil. Genet.* 14: 705-711.
- Reig, O. A. 1980. Modelos de especiación cromosómica en las casiraguas (género *Proechimys*) de Venezuela. En O. A. Reig (ed.), *Ecology and Genetics of Animal Speciation*:149-190. Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- Reig O. A. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. En: A. Fontdevila (ed.) *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*: 246-289. Springer Verlag. New York.
- Reig, O. A. y M. Useche. 1976. Karyotypic diversity and systematics in Venezuelan *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with additional notes on populations in Perú and Colombia. *Acta Científica Venezolana*, 27:132-140
- Reig, O. A., M. Aguilera, M. A. Barros y M. Useche. 1980 Chromosomal speciation in a *Rassenkreis* of venezuelan spiny rats (genus *Proechimys*, Rodentia, Echimyidae). *Genetica*, 52/53:291-312.
- Reig, O. A., M. A. Barros, M. Useche, M. Aguilera y O. J. Linares. 1979. The chromosomes of spiny-rats (genus *Proechimys*) of Trinidad and eastern Venezuela (Rodentia, Echimyidae). *Genetica*, 51:153-158.
- Reig, O. A., P. Kiblicky e I. Löbig. 1970. Isomorphic sex- chromosomes in two Venezuelan populations of spiny-rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Caviomorpha). *Experientia*, 26: 201-202.

- Riska, B. 1985. Group size factors and geographic variation of morphometric correlation. *Evolution*, 39: 792-803.
- Rogers, D. S. y D. J. Schmidly. 1982. Systematics of spiny pocket mice (genus *Heteromys*) of the Desmarestianus species group from Mexico and Northern Central América. *J. Mamm.* 63: 375-386.
- Rohlf, F. J. y F. L. Bookstein. 1987. A comment on shearing as a method for 'size correction'. *Syst. Zool.*, 36: 356-367.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1988. Subspecies of pocket gophers: Causal basis for geographic differentiation in *Thomomys bottae*. *Syst. Zool.* 37: 163-178.
- Sokal, R., R. y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2da. edición. W. H. Freeman & Co.
- Thorpe, R. S. 1987. Geographic variation: A synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analyses and phylogeny. *Bull. Zool.*, 54: 3-11.
- Willig, M. R., R. D. Owen y R. L. Colbert. 1986. Assesment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of univariate approach. *Syst. Zool.*, 35: 195-203.
- Wilson, A. C., V. M. Sarich y L. R. Maxon. 1974. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 71: 3028-3030.
- Wilson, A. C., T. J. White, S.S. Carlson y L. M. Cherry. 1977. Molecular evolution and cytogenetic evolution. En: Sparkes, R. S. et al. (eds.), *Molecular human cytogenetics*: 375-394. Academic Press. New York.
- White, M. J. D. 1968. Models of speciation. *Science*, 159:1065-1070.

CAPITULO I V

**ASPECTOS ECOLOGICOS DE LA
ESPECIE *Proechimys guairae*
(RODENTIA: ECHIMYIDAE).**

A Hernán,

Mary y

Arnaldo

IV. 1. Introducción.

Proechimys es uno de los géneros más comunes y más politépico entre los mamíferos de las selvas neotropicales y bosques de galería de áreas de sabanas, encontrándose por debajo de los 1.200 msnm desde Nicaragua hasta el Paraguay y Bolivia a todo lo ancho del continente Suramericano (ver Fig.I.1 del. Capítulo I). Representa uno de los componentes más importantes de la biomasa de los consumidores primarios en las comunidades selváticas. Sus especies son utilizadas como fuente natural de proteínas por algunos campesinos y grupos indígenas. Varias de sus especies han sido señaladas como reservorios importantes de protozoarios, que actúan como agente etiológico de severas enfermedades endémicas rurales de amplia distribución (leishmaniasis y enfermedad de chagas), así como en el ciclo vital de arbovirosis selváticas (Pons, 1968; Lainson y Shaw, 1974; Telford et al., 1975; Mello, 1985).

Sobre algunas especies de este género se han realizado estudios ecológicos que han permitido conocer algunos de sus atributos. Las especies estudiadas han sido: *P. semispinosus* (Tesh, 1970; Fleming, 1970, 1971; Gliwicz, 1973, 1983, 1984) de Panamá y de Venezuela (Eisenberg et al., 1979); *P. guyannensis trinitatis* (Everard y Tikasing, 1973) de la isla de Trinidad; *Proechimys* sp. (2n=62) (Díaz, 1978) de Venezuela; *P. brevicauda*, *P. hendeei* y *P. longicaudatus* (Emmons, 1982; Alho et al., 1986) de Perú, Ecuador y Brasil; *P. guyannensis* y *P. cuvieri*, (Guillotín, 1982; Charles-Dominique et al., 1981) de la Guyana Francesa y *Proechimys* sp. (Emmons, 1984) de

Perú, Ecuador y Brasil. Todos los estudios coinciden en señalar que las poblaciones se reproducen continuamente en el transcurso del año mientras que en relación a otros parámetros, como son por ejemplo densidad, biomasa y área de acción, se han obtenido algunas diferencias. El papel de los miembros de este género en los ecosistemas no ha sido estudiado y se presume puede ser importante en el proceso de regeneración de las selvas, dado el alto número de individuos en zonas intervenidas (Ochoa, et al., 1988) y la evidencia de que ingieren hongos (Emmons, 1982).

La presencia en Venezuela de especies de *Proechimys* que han sufrido un proceso de especiación cromosómica (ver Capítulo II) plantea un aspecto importante de la teoría evolutiva y es lo relativo a las condiciones ecológicas que son requeridas para que se efectúe la especiación a través de mutaciones cromosómicas. Begtsson y Bodmer (1976), Lande (1979, 1985) y Templeton (1980,1981) han coincidido en considerar que un proceso de especiación, a través de mutaciones cromosómicas, sólo sería posible en poblaciones que tengan las siguientes características: número efectivo muy bajo, alta endocruza, flujo génico nulo y escasa vagilidad. Los resultados sobre los estudios ecológicos en las diferentes especies de este género no permiten concluir sobre los mencionados requerimientos, en consecuencia se planteó estudiar los atributos básicos de la estructura y la dinámica, en condiciones naturales, de una población de *Proechimys g. guairae* (Fig. IV.1) especie perteneciente a la superespecie [*P. guairae*], con el propósito de realizar estimaciones y/o hacer inferencias sobre los aspectos ecológicos señalados. Para lograr este objetivo se realizó un estudio basado en marcación y recaptura de una población de esa especie, así como una caracterización del hábitat en cuanto a su diversidad estructural.



Figura IV. 1.- Ejemplar macho adulto de *Proechimys g. guairae*.

IV.1.1. Area de estudio

La zona del estudio se ubicó en la parte central del Norte de Venezuela, en la localidad denominada Turiamo ($10^{\circ} 26' 15''\text{N}$; $67^{\circ} 50' 32''\text{W}$), del Estado Aragua, en donde se localiza una base naval de las Fuerzas Armadas Nacionales. Esta localidad se encuentra incluida en el límite Este del Parque Nacional Henry Pittier. De acuerdo a Pittier (1948) esta zona es una selva tropófila o de transición, según Beard (1946) es una selva veranera semidecidua y Ewel et al. (1968) la consideran como un bosque seco tropical. Recientemente Huber y Alarcón (1988) la clasifican como bosque tropófilo basimontano deciduo. En este estudio utilizaremos la denominación de selva semidecidua.

La caracterización climática de la zona se resume en un climadiagrama (Fig. IV. 2), elaborado con la información registrada en la estación meteorológica de Ocumare de la Costa, localidad ubicada a aproximadamente 6 Km del área de estudio. El clima es biestacional presentando una estación seca, entre diciembre y mediados de abril, y una estación lluviosa de mediados de abril hasta noviembre.

La zona escogida se caracterizó por presentar poca intervención humana, tener topografía plana y con una extensión suficientemente grande de tal forma que la población a estudiar no estuviese afectada por condiciones de insularidad o de discontinuidad de hábitats.

15 msnm

25.3°C 795.2 mm

(13-31)

35.1

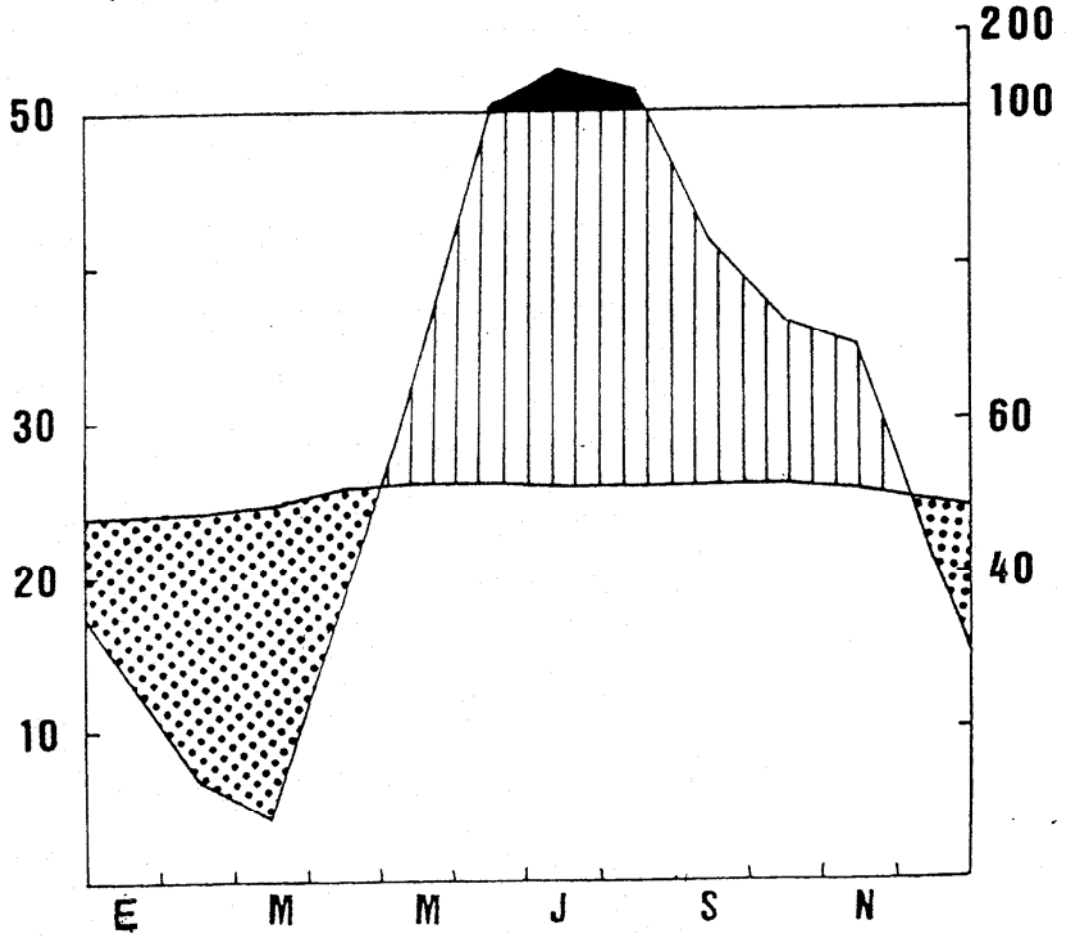


Figura IV.2 - Climadiagrama de la zona de estudio

IV. 2. Materiales y Métodos

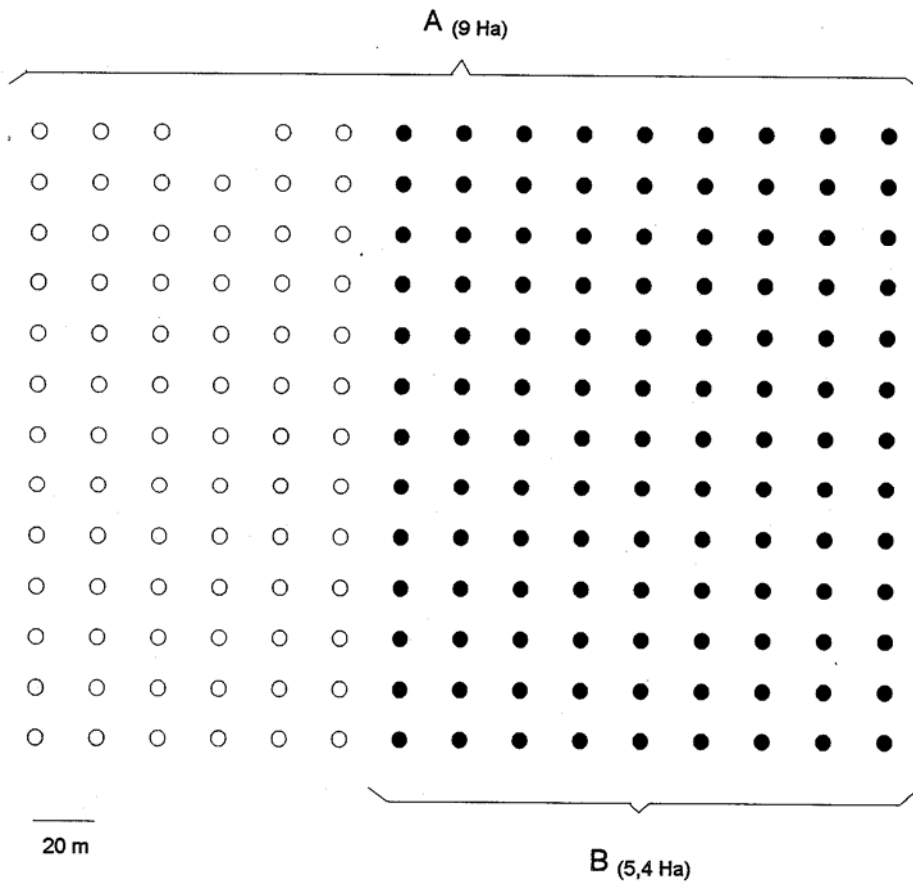
En la zona de estudio se ubicó un área de muestreo aledaña al Río San Miguel. Un aspecto general de esta área se puede apreciar en la Fig. IV. 3. En ella se llevaron a cabo tres tipos de muestreos: **A)** muestreos de vegetación; **B)** muestreo de animales sin extracción (marcación y recaptura) en una cuadrícula y **C)** muestreos de animales con extracción.

A) La vegetación se muestreó de la siguiente manera: 1) Se colectaron ramas, flores, frutos y semillas en toda el área de estudio con el propósito de determinar, hasta donde fue posible, las especies vegetales presentes. 2) En un área de 60 x 8 m, dentro de la cuadrícula de marcación y recaptura se realizó un inventario de todas las plantas mayores de 2 m de altura, se les midió el diámetro de su tronco, así como la descripción de los diferentes estratos de la vegetación en el sentido vertical con ayuda de un clinógrafo. También se determinó la disposición espacial de cada árbol en el rectángulo. Esta información permitió elaborar un perfil de la vegetación del área de muestreo. 3) Con el propósito de evaluar el ritmo de producción vegetal, se realizó un reconocimiento fenológico en la cuadrícula B (Fig. IV. 4) registrando la presencia de flores, frutos y/o semillas para cada estación de muestreo y para cada período de muestreo durante un año (1984).

B) Para los muestreos de marcación y recaptura de los animales se instaló una cuadrícula de muestreo de 225 estaciones de captura o de trampas (Fig. IV.4), colocadas en 15 hileras lineales y con una separación de 20 m entre cada estación, lo



Figura IV. 3.- Aspecto general del área de estudio.



- A = Estación de muestreo con 225 trampas tipo Tomahawk
- B = Estación de muestreo con 135 trampas, una Tomahawk, otra Sherman.

Figura IV.3. Esquema de la estructura de las cuadrículas de muestreo

cual permitió cubrir una extensión de 9 ha. En cada estación de muestreo se colocó una trampa de tamaño grande tipo Tomahawk o National (48x16x16 cm.) (Fig. IV. 4, cuadrícula A). Con el objeto de capturar tanto animales adultos como juveniles se colocaron en 135 estaciones de captura (Fig. IV. 4, cuadrícula B) trampas de tamaño pequeño tipo Sherman (23x8x8 cm.), acompañando a las National. Se utilizó como cebo yuca y eventualmente frutas. Los muestreos se realizaron una vez por mes por espacio de siete noches y a lo largo de 20 meses (mayo 1983 a diciembre 1984). Las trampas se revisaron temprano en la mañana. Los animales capturados se identificaron por corte de falanges y a cada individuo capturado se le determinó: el peso, la longitud del cuerpo, de la cola, de la pata trasera izquierda y de la oreja, las características del pelaje, el sexo y la condición sexual: tamaño y posición de los testículos (escrotados o no), en el caso de los machos, y condición de la vagina y los pezones y presencia de preñez, en el caso de las hembras.

La información obtenida en los muestreos de marcación y recaptura permitió:

- 1.- Estimar la capturabilidad de la población (Krebs et al., 1969; Hilborn et al., 1976; Jolly, 1965; Jolly y Dickson, 1983; Krebs y Bonnstra, 1984). Determinar el porcentaje promedio de capturas y recapturas, el número de individuos capturados y recapturados por mes, las frecuencias máximas de recapturas y el lapso temporal entre las recapturas.
- 2.- Determinar la estructura sexual y etaria de la población, así como la sobrevivencia de los individuos inmaduros.

- 3.- Estimar la densidad poblacional por el método de enumeración directa (Krebs, 1966; Fleming, 1971), la biomasa de la población a través del tiempo y el número efectivo (N_e) de la población, para ello se usó el estimador simple propuesto por Thomas y Ballou (1983).
- 4.- Estimar el área de acción por polígonos (Stickel, 1954) y estimaciones relacionadas a dicha área como son: centro de actividad, diámetro standart (Hayne, 1949) y distancias promedios (Fleming, 1971).

C) Los muestreos de extracción de animales se efectuaron en zonas adyacentes, pero lo suficientemente espaciadas de la cuadrícula de los muestreos de marcación y recaptura. Este muestreo consistió en la colocación de dos líneas de 40 trampas National (total = 80) durante dos noches cada mes durante los primeros 9 meses y luego cada dos meses durante 10 meses. Estas trampas fueron revisadas a la media noche y a las 6 am. Los animales capturados fueron sometidos a disección para extraerles los aparatos digestivo y reproductor y posteriormente fueron preparados en piel y cráneo y depositados en la Colección de Mamíferos del Museo de Ciencias Naturales de la USB.

La información obtenida de los muestreos permitió calcular Índices de Densidad Relativa (IDR; Southern, 1965; Linn y Dowton, 1975) que fueron comparados con las estimaciones de densidad obtenidas por el método de marcación y recaptura, y también contribuyó a la determinación de la estructura de edad, fundamentalmente a

través de las características de la actividad reproductiva de la población. La información relativa al aparato digestivo será objeto de estudios futuros fuera del contexto del presente trabajo.

Adicionalmente se realizaron observaciones diurnas y nocturnas con el propósito de identificar algunos de los miembros de la comunidad de vertebrados que habitan la zona y específicamente para la determinación de murciélagos se colocaron mallas de neblina en dos oportunidades.

Para las evaluaciones estadísticas se utilizaron pruebas de Kolmogorov-Smirnov, Mann-Whitney y test de la mediana.

IV. 3. Resultados

A) El análisis de vegetación permitió identificar en el área de estudio alrededor de sesenta (60) especies vegetales (ver Tabla IV. 1), así como elaborar un perfil de la vegetación con las especies más abundantes (Fig. IV. 5) en esta selva semidecidual en recuperación. La composición florística del área es similar a la señalada por Ewel et al. (1968). En épocas pasadas en la región de Turiamo fue un centro de producción de cacao y caucho, de allí que ambas especies (*Theobroma cacao* y *Castilloa elastica*) sean dominantes en el área. Otras especies de árboles relativamente abundantes y que se concentran en su distribución vertical entre los 11 y 24 m de altura (Fig. IV. 5) son:

Tabla IV.1 Especies vegetales presentes en el área de estudio.

Especies	Nombres comunes	Especies	Nombres comunes
<i>Anacardium excelsum</i>	Mijao	<i>Ipomoea purpurea</i>	Riquiriqui
<i>Autocarpus altilis</i>	Fruta é pan	<i>Heliconia caribbaea</i>	
<i>Bursera simaruba</i>	Indio desnudo	<i>Hibiscus</i> sp.	
<i>Castilloa elástica</i>	Caucho	<i>Musa</i> sp.	Cambur
<i>Cecropia</i> sp.	Yagrumo	Musaceae spp.	Platanillos
<i>Cedrela</i> sp.	Cedro	<i>Paullinia</i> sp.	
<i>Ceiba</i> sp.	Ceiba	<i>Solanum</i> sp.	
<i>Citrus</i> sp.	Naranja	Solanaceae spp.	
<i>Erithryna poeppigiana</i>	Bucare	<i>Zamia</i> sp.	
<i>Ficus</i> spp.		<i>Cyperus</i> sp.	
<i>Hamelia</i> sp.	Coralito	<i>Olyra latifolia</i>	
<i>Hura crepitans</i>	Jabillo	<i>Panicum</i> sp.	
<i>Mucuna urens</i>	Pepa é zamuro	<i>Solanum asarifolium</i>	
<i>Mangifera indica</i>	Mango	<i>Tinantia</i> sp.	
<i>Palicourea</i> sp.		<i>Viola</i> sp.	
<i>Piper</i> spp.		Pteridophyta spp.	
<i>Psychotria horizontales</i>		<i>Bactris</i> sp.	
<i>Spondias mombin</i>	Jobo	<i>Roystohea</i> sp.	Chaguarama
<i>Tabebuia pentaphylla</i>	Apamate	<i>Bambusa</i> sp.	Bambú
<i>Theobroma cacao</i>	Cacao	<i>Humboldtia</i> sp.	
<i>Triplaris caracasana</i>	Palo é María	<i>Bauhinia splendies</i>	Bejuco de cadena
<i>Apelandra</i> sp.		<i>Monstera adansonii</i>	
Asclepiadaceae (varias)		Bignonaceae spp.	
<i>Costus</i> sp.	Caña de la india	Bromeliaceae spp.	
<i>Ciclanthus bipartitus</i>	Colepato		

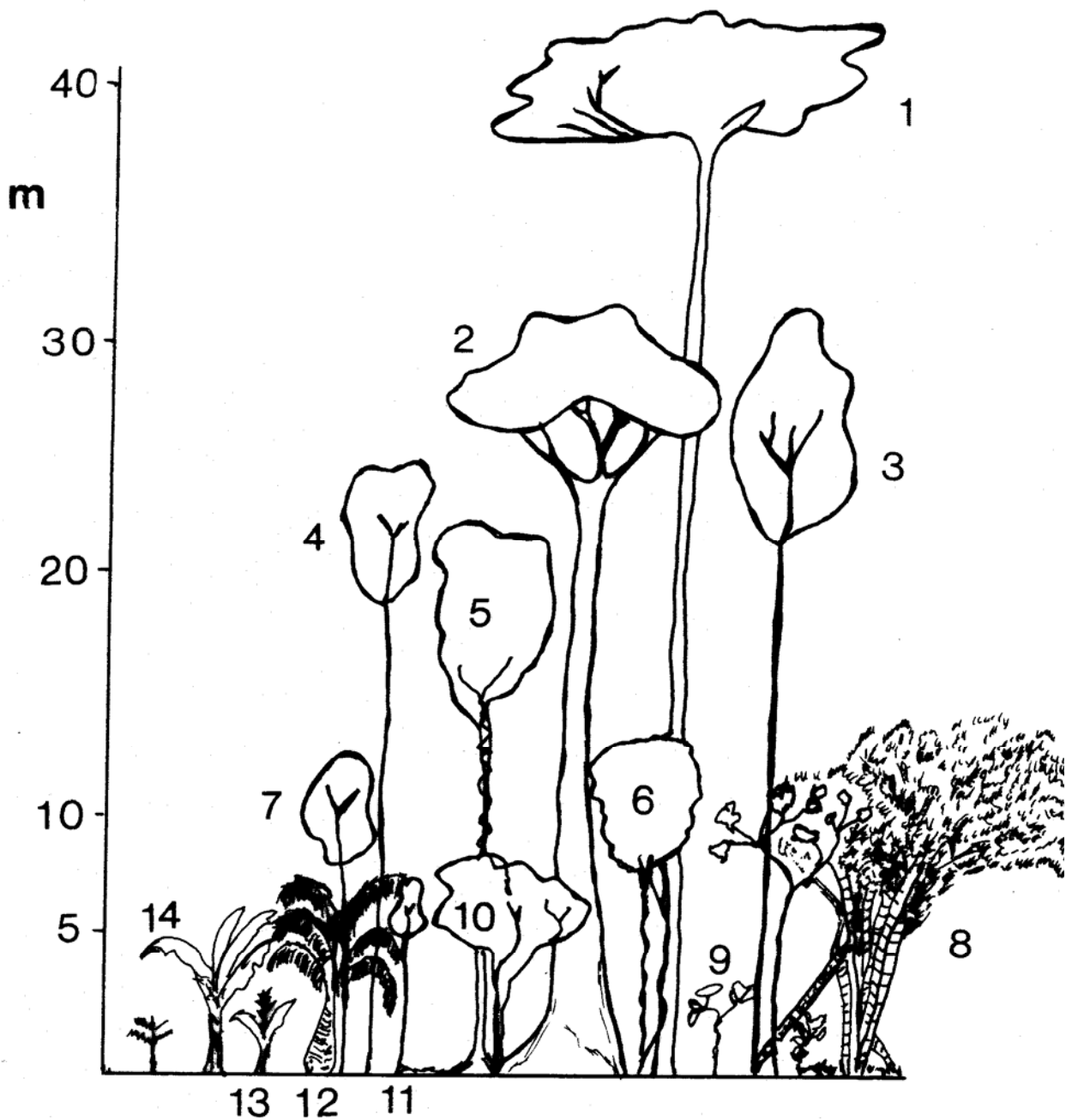


Figura IV. 5.- Perfil de la vegetación del área de estudio. Se representó la disposición vertical de las especies más abundantes. (1=Mija0, 2=Palo é María, 3=Ficus, 4=Bucare, 5=Jabillo, 6=Apamate, 7=Ficus, 8=Caña de la India, 9=Cacao, 10=Cacao, 11=Ficus, 12=Chaguaramo, 13=Riquiríqui, 14=Cambur).

Ficus sp., *Hura crepitans*, *Tabebuia pentaphylla* y *Erythrina poeppigiana*. En el estrato superior (de 25 a 40 m) sobresalen: *Anacardium excelsum*, *Triplaris caracasana* y *Ficus* sp. El estrato arbustivo (entre 3 y 5 m) abundan *Heliconia caribae*, *Piper* sp. y árboles jóvenes de cacao. En la parte inferior (0-1 m) predominan las especies *Ciclanthus bipartitus*, *Olira latifolia*, *Paullinia* sp. y *Panicum* sp. En algunos sectores de la cuadrícula de muestreo se localizan bambuzales (*Bambusa* sp.).

La selva decidua es notablemente diferente en las dos estaciones climática, durante la época de sequía el dosel queda despejado debido a que la mayoría de los árboles pierden sus hojas y en el suelo se observa una densa capa de hojarasca seca; en esa época fructifican los árboles de jabillo, bucare, caucho y apamate. Este escenario se mantiene hasta la entrada de las lluvias y durante este período hay profusión de plántulas y hojas nuevas, la hojarasca se torna húmeda y se hacen presentes flores, frutos y/o semillas de mango, coralito, caucho y ficus. La época de máxima abundancia de flores, frutos y semillas durante el período analizado fue entre finales de la época de sequía y comienzo de la época de lluvia. Es de hacer notar que en el segundo año de muestreo (1984) hubo una extensión del período de sequía hasta el mes de junio.

B) El diseño de muestreo de animales permitió el funcionamiento de 360 trampas durante 7 noches, por espacio de 20 meses (50.400 trampas noche).

Las observaciones sobre la fauna, que se realizaron durante el seguimiento de la población de *P. g. guairae* en la localidad de Turiamo, permitió identificar

parcialmente la fauna de vertebrados que se encuentra presente en la zona. En la Tabla IV. 2 se consigna la lista de animales capturados en la cuadrícula de muestreo así como los observados durante el tiempo que duró el presente estudio. Las especies de roedores capturados en el área de muestreo fueron las siguientes: *P. g. guairae*, *Oryzomys talamancae*, *Oryzomys* sp., *Zygodontomys microtinus* (=brevicauda) y *Heteromys anomalus*. En la Fig. IV. 6 se muestra la composición específica de la comunidad de roedores, de acuerdo a las capturas, durante el tiempo que duró el estudio.

Sobre las capturas y recapturas de *P. g. guairae*

Se realizaron más capturas de *P.g. guairae* en las trampas grandes que en las pequeñas (cuadrícula B - Fig. IV. 4) y estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($p < 0,01$).

El número total de capturas, de individuos de la especie *P. g. guairae*, durante los veinte meses ascendió a 275, siendo la eficiencia total de captura de 0,55 % ($275/50.400$ trampas noche $\times 100$), y el número de animales marcados fue de 94 (48 machos y 46 hembras). Se estimó la capturabilidad de la población de *P. g. guairae*, como el porcentaje de individuos que se saben vivos en un determinado período y se capturan en dicho período. En la Fig. IV. 7 se expresa la capturabilidad a través del tiempo y se observa que sólo en 5 ocasiones, para el caso de los machos, y en 3 ocasiones, para el caso de las hembras, la capturabilidad fue menor del 50 %. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la capturabilidad de las hembras y la de los machos ($p < 0,01$). La capturabilidad máxima (Krebs et al., 1969) y

Tabla IV.2 Vertebrados presentes en la selva veranera semidecidua de Turiamo.
O = Observado, C = Capturado.

IDENTIFICACIÓN		ESTATUS
RODENTIA	<i>Proechimys g. guairae</i>	C
	<i>Oryzomys talamancae</i>	C
	<i>Zygodontomys microtinus</i>	C
	<i>Heteromys anomalus</i>	C
	<i>Oryzomys sp.</i>	C
	<i>Dasyprocta leporina</i>	C
DIDELPHIMORPHIA	<i>Didelphis marsupialis</i>	C
	<i>Monodelphis breviceauda</i>	C
	<i>Caluromys philander</i>	C
	<i>Marmosa sp.</i>	C
XENARTHRA	<i>Dasypus novemcinctus</i>	C
	<i>Tamandua tetradactyla</i>	O
CARNIVORA	<i>Cerdocyon thous</i>	O
	<i>Leopardus pardalis</i>	O
ARTIODACTYLA	<i>Tayassu tajacu</i>	O
CHIROPTERA	<i>Pteronotus parnelli</i>	C
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	C
	<i>Artibeus lituratus</i>	C
	<i>Artibeus glaucus</i>	C
	<i>Sturnira lilium</i>	C
	<i>Carollia perspicillata</i>	C
	<i>Noctilio leporinus</i>	C
	<i>Glossophaga soricina</i>	C
	<i>Micronycteris sylvestris</i>	C
SQUAMATA	<i>Chironeus carinatus</i>	C
	<i>Bothrops columbiensis</i>	C
	<i>Microrus dumerilii</i>	C
	<i>Pseudoboa neurisiedi</i>	C
	<i>Mastigodryas boddenti</i>	C

En el caso de la clasificación de los mamíferos se siguió la nomenclatura propuesta por Wilson y Reeder (1993), con algunas modificaciones.

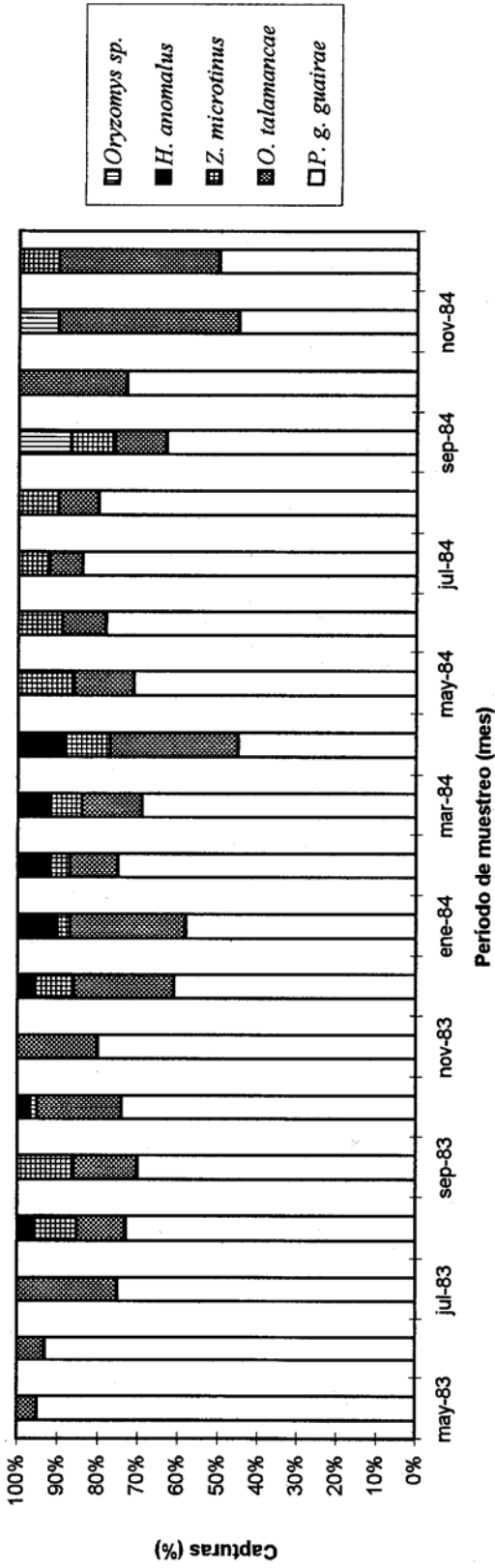


Figura IV.6. Composición específica, de la comunidad de roedores de Turiamo, expresada en porcentaje de acuerdo al total de capturas por cada muestreo

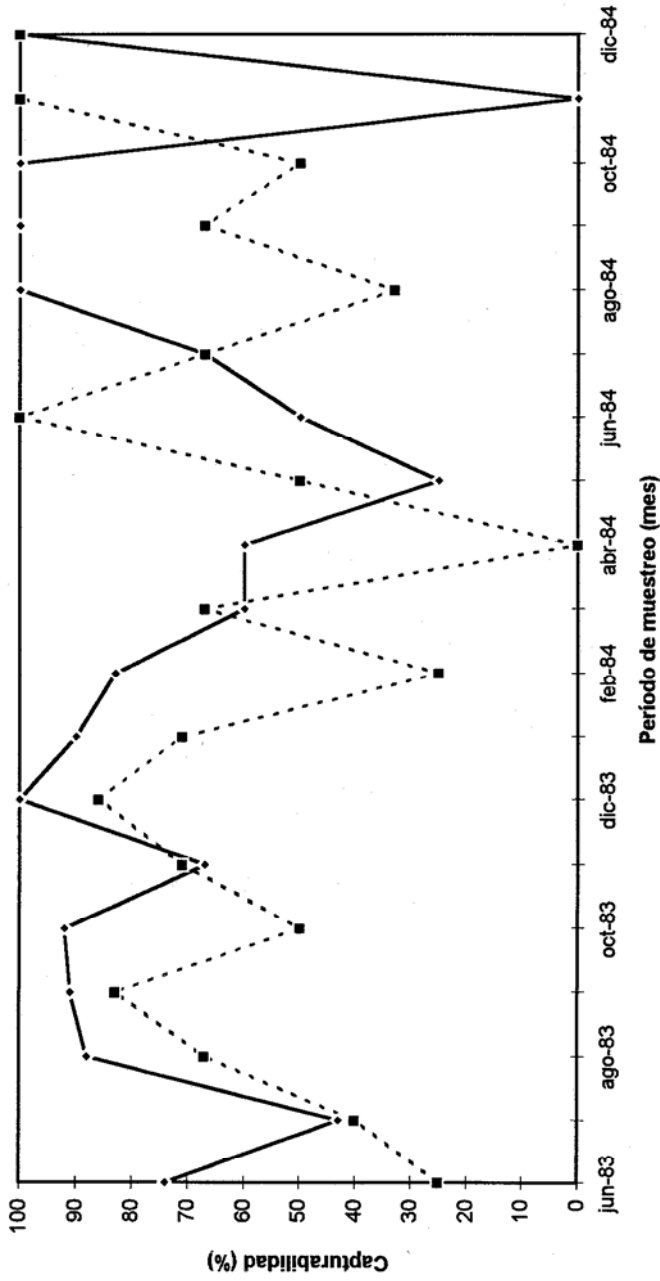


Figura IV.7. Capturabilidad de *P. g. guirae* por sexo para cada mes de muestreo

la capturabilidad mínima (Hilborn et al., 1976) alcanzaron valores muy similares, 71,5 % y 70,8 %, respectivamente.

El porcentaje promedio de capturas y recapturas se estimó a partir del promedio de individuos, marcados y no marcados, cuya captura inicial ocurre en el primer, segundo, ... al séptimo día de trapeo (Fleming, 1971). En la Fig. IV. 8 se expresa el valor promedio para cada día como porcentaje acumulado. A través de una prueba Kolmogorov-Smirnov ($\alpha=0,05$) se evidenció la no existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las distribuciones de frecuencias para individuos marcados y no marcados. De estos resultados se deriva que el 50 % de las capturas y recapturas iniciales se logran al tercer día de muestreo.

El número de individuos capturados y recapturados por mes se expresa como el promedio mensual de animales ya bien sea capturados (sin marcas) como recapturados (Fig. IV. 9). No se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras para lo relativo a las capturas (Mann-Whitney, $\alpha=0,05$) con una probabilidad de 98 %. Para el caso de las recapturas tampoco se encontraron diferencias estadísticamente significativas, pero a una probabilidad muchísimo menor (8 %) comparado con lo encontrado para las capturas. Tampoco se encontraron diferencias estadísticamente significativas (Kolmogorov-Smirnov, $\alpha=0,05$) entre las capturas y recapturas por mes. Las frecuencias máximas de recapturas, para los dos sexos, se consignaron en la Fig. IV. 10. De acuerdo a una prueba Kolmogorov-Smirnov ($\alpha=0,05$) no se evidenciaron diferencias estadísticamente significativas entre las frecuencias máximas de recapturas entre los sexos. Se puede observar en la

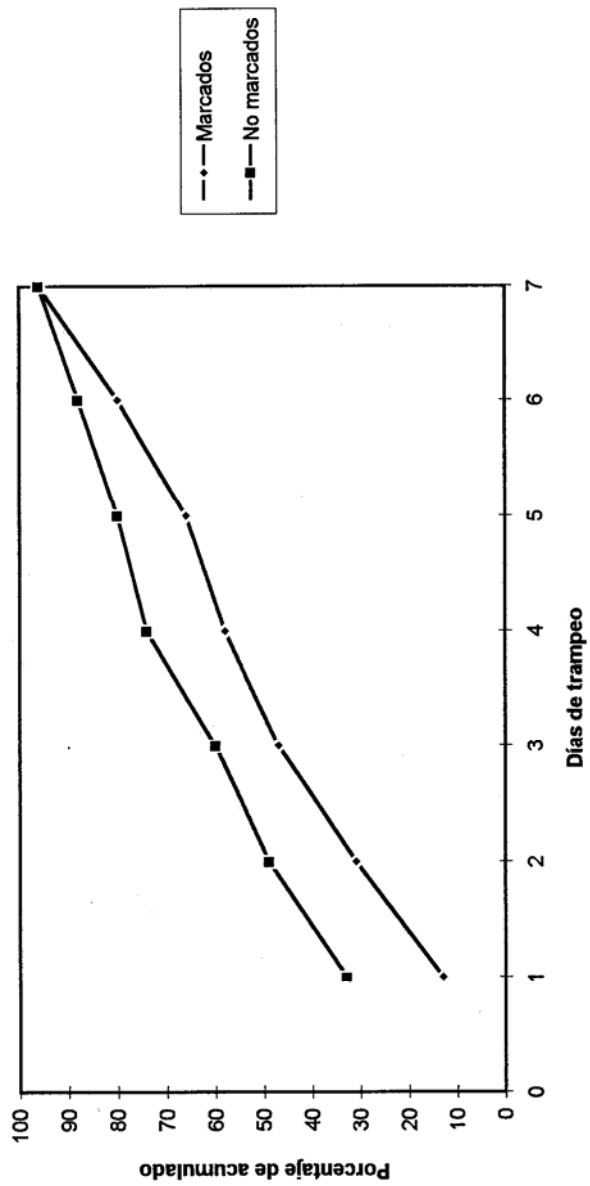


Figura IV.8 Capturas acumuladas de individuos marcados y no marcados, de *P. g. guairae*, durante los siete días de trampeo de cada mes de captura.

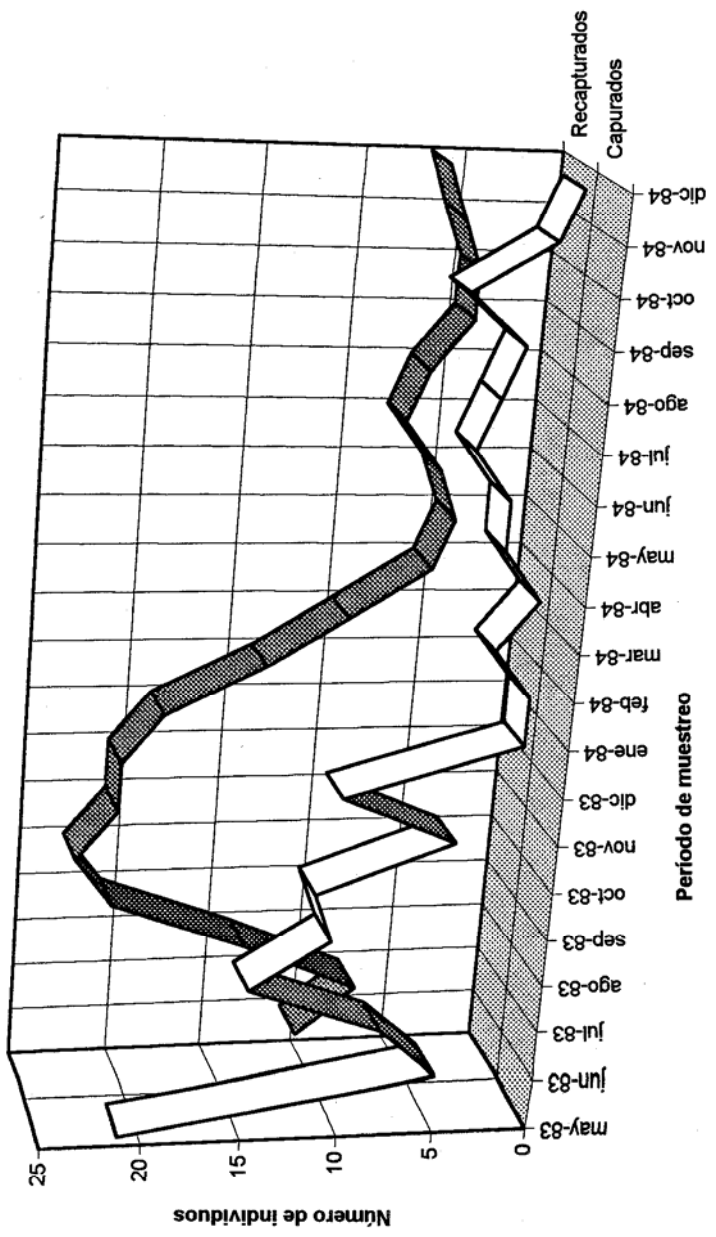


Figura IV.9. Número de individuos de *P. g. guirae* capturados y recapturados por mes

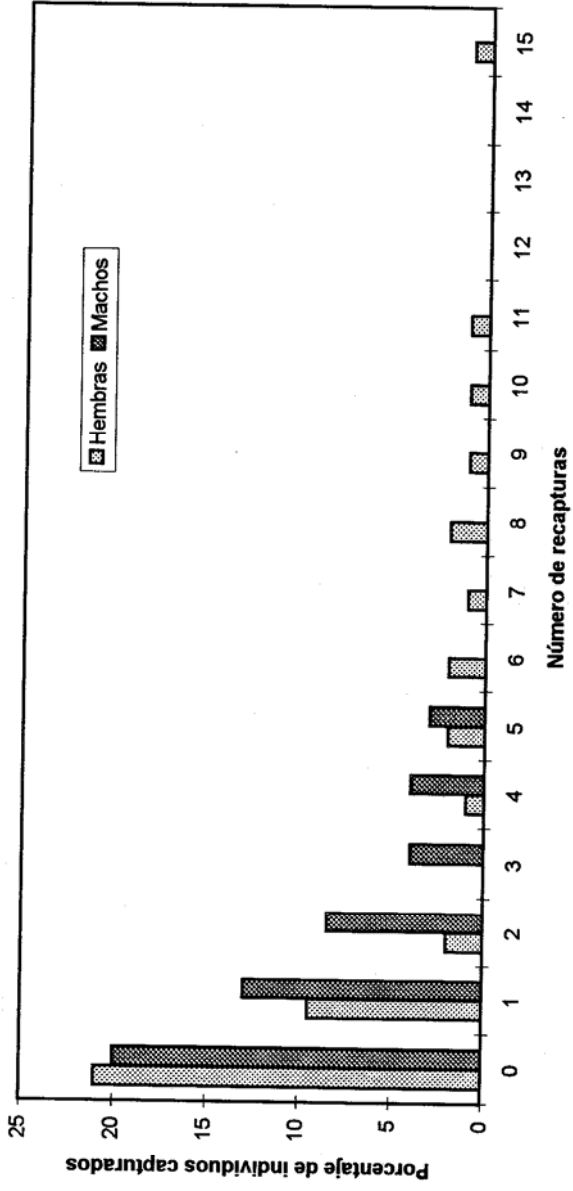


Figura IV.10. Frecuencias máximas de recapturas por sexo y por individuo de *P. g. guairae*

Fig. IV. 10 que el 41 % de los animales no son recapturados y el 22 % se recapturaron una sola vez.

El lapso temporal entre las recapturas, el cual puede considerarse como el tiempo en que los individuos permanecen en el área de muestreo, se calculó como el tiempo en meses entre la primera y última recaptura. En la Fig. IV.11 se puede observar que el tiempo promedio entre la captura inicial y la final fue entre 3 y 4 meses. Para el 75 % de los individuos, el tiempo entre la captura inicial y la final fue entre 1 y 4 meses, siendo el intervalo de 1 mes de permanencia el más común. No se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras (Mann-Whitney, $\alpha=0,05$).

Sobre la estructura sexual y etaria de la población de *P. g. guairae*

Tomando en cuenta el peso, la longitud del cuerpo, el pelaje y las características sexuales se lograron determinar tres grupos de edad en cada sexo. En las Figs. IV. 12 y IV. 13 se muestran las relaciones encontradas entre el peso y la longitud del cuerpo para machos y hembras, respectivamente. En las figuras se puede apreciar los límites de las clases de edad las cuales quedaron definidas de la siguiente manera:

	Juveniles	Subadultos	Adultos
Machos			
Peso (g)	< 120	121 - 200	> 200
Longitud cuerpo (mm)	< 160	161 -200	> 200
Testículos (escrotados)	no	no o si	si
Hembras			
Peso (g)	< 130	131 - 200	> 200
Longitud cuerpo (mm)	< 160	161 -200	> 200
Vagina (abierta)	no	no o si	no o si

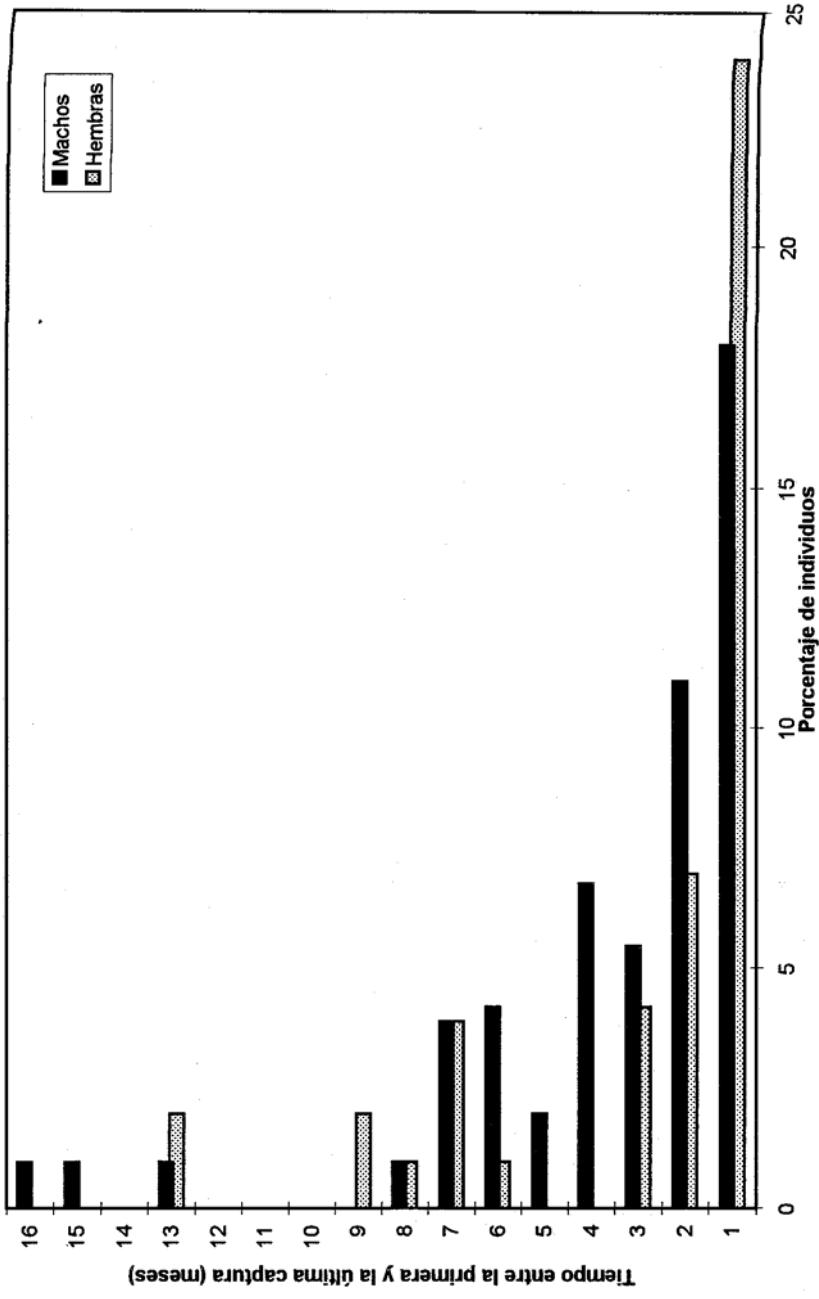


Figura IV.11. Tiempo transcurrido entre las capturas inicial y final de individuos machos y hembras de una población *P. g. guairae*

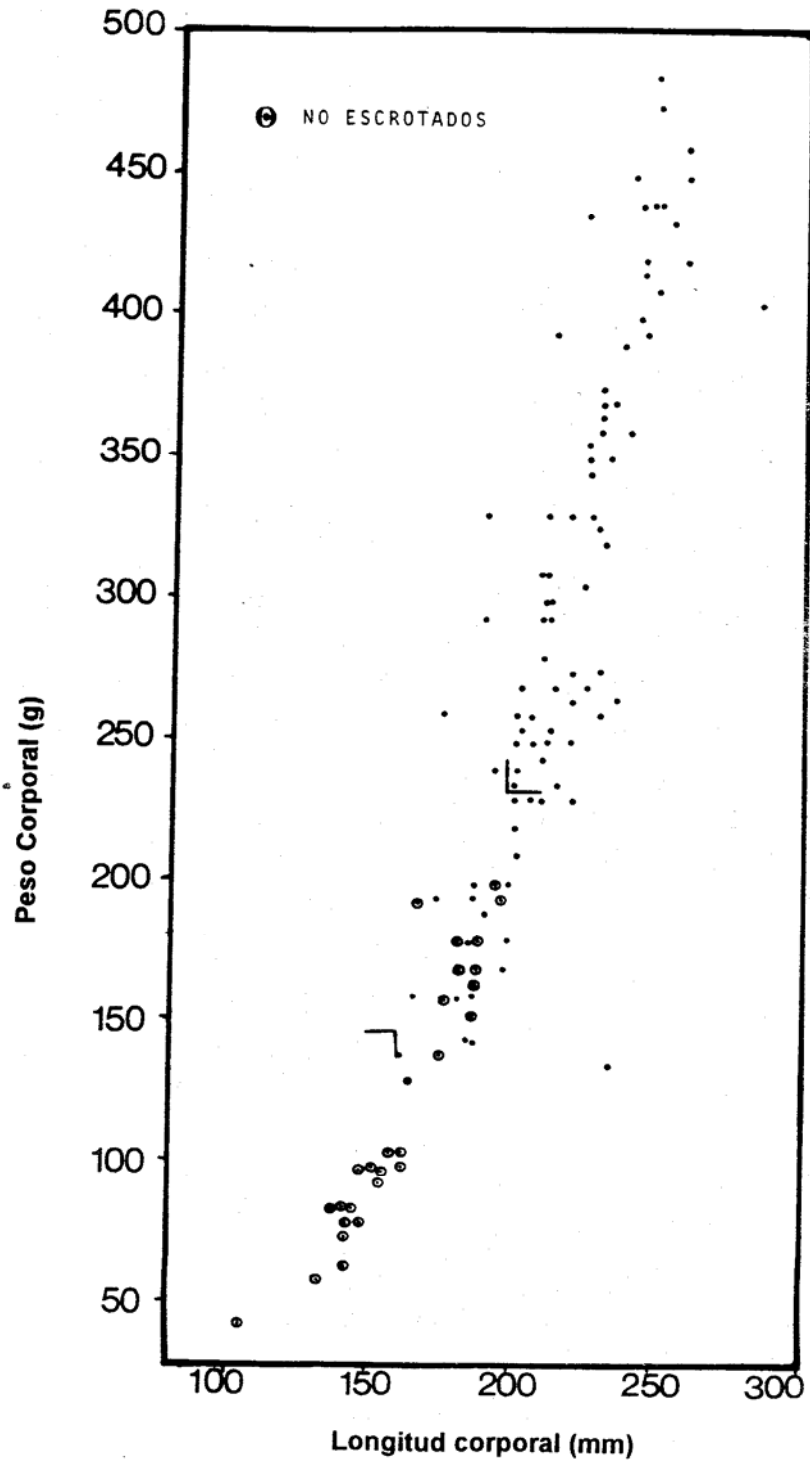


Figura IV. 12.- Relación del peso y del tamaño corporal de individuos machos de *P. g. guairae*. Se muestran los límites de las tres clases de edad.

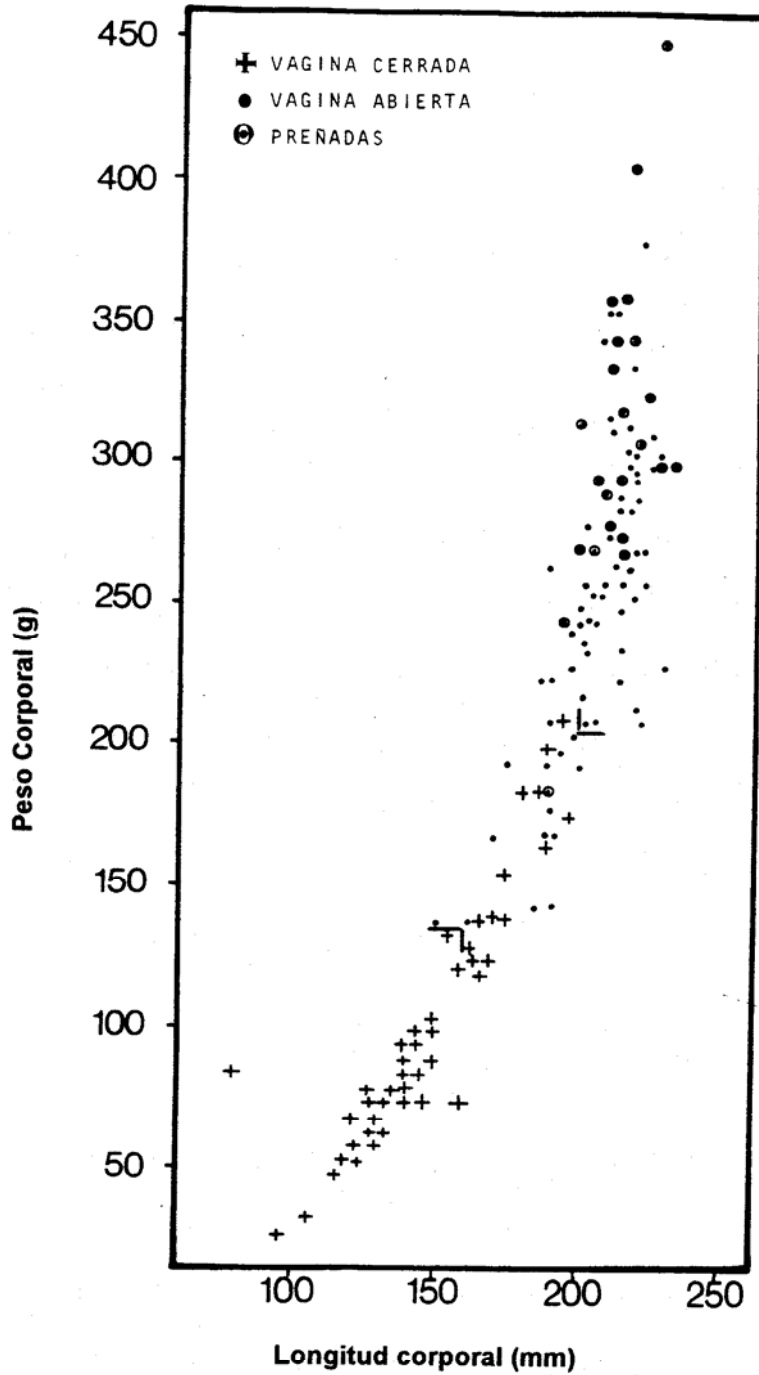


Figura IV. 13.- Relación del peso y del tamaño corporal de individuos hembras de *P. g. guairae*. Se muestran los límites de las tres clases de edad.

En la Fig. IV. 14 se muestra la distribución de edades a través del tiempo, los juveniles y subadultos se incorporan a la población al inicio e la época de lluvia y van "desapareciendo" (creciendo) hasta llegar a la época de sequía en donde se aprecia una población constituida sólo por individuos adultos. La actividad reproductiva se mantiene en el tiempo (ver parte superior Fig. IV. 14), baja en la época de lluvia y aumenta en la época de sequía.

Siguiendo la proposición de Fleming (1971) se estimó el índice de sobrevivencia (IS) de los individuos inmaduros (juveniles y subadultos) a través del tiempo. Este índice se obtiene al multiplicar el número de hembras (preñadas o lactantes) capturadas por el estimado del tamaño promedio de la camada (= 3 crías; de acuerdo a Weir, 1973); el valor obtenido es agregado al valor observado de inmaduros a los dos meses siguientes ya que se considera éste lapso como el tiempo promedio de gestación. Este nuevo valor se considera como el esperado, el cual se compara con el valor observado de inmaduros ($IS = \text{valor observado} / \text{valor esperado}$). En la Fig. IV. 15 se consignan los valores estimados del IS.

Sobre la densidad poblacional, la biomasa y el número efectivo de *P. g. guairae*.

A pesar de que los resultados obtenidos en relación a la respuesta de trampeo (capturabilidad mayor del 50 % e igual respuesta de los animales marcados y no marcados al trampeo) permiten estimar la densidad por diferentes métodos de captura y recaptura, ej. Jolly-Seber (Seber, 1973), se decidió estimar la densidad poblacional por el método de enumeración directa (Krebs, 1966) para fines comparativos con los

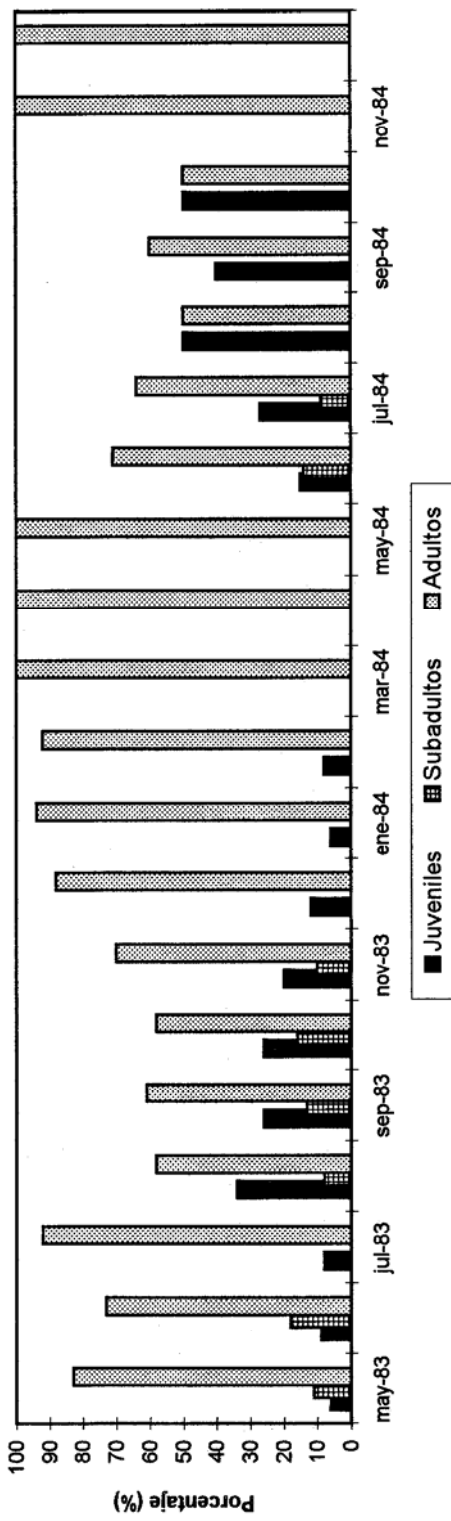
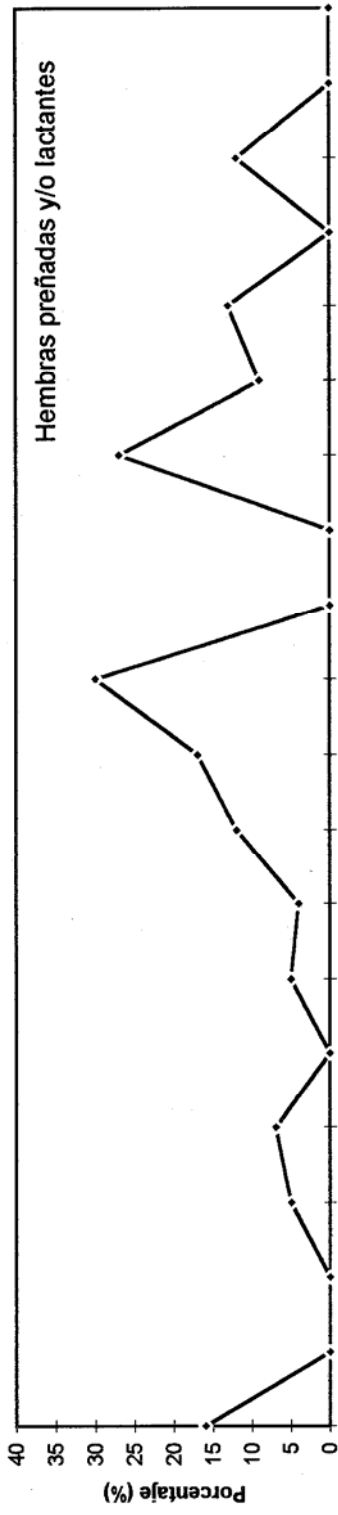


Figura IV. 14. Estructura etaria y sexual de la población *P. g. guairae* en la localidad de Turiamo.

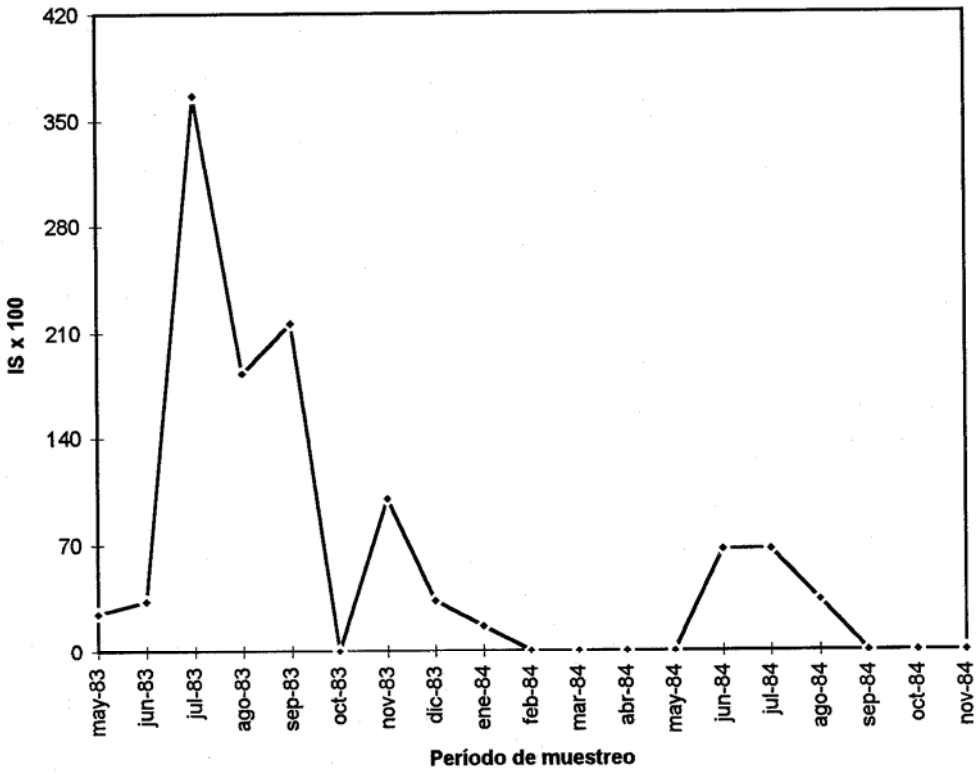


Figura IV.15 Índice de sobrevivencia (IS) de los individuos inmaduros (juvenil y subadultos) de la población de *P. g. guairae*

resultados obtenidos por otros autores. Este método permite obtener el mínimo valor de la densidad a partir del número de animales que se saben presentes en el área de muestreo. En la Fig. IV. 16 se muestran los resultados de las estimaciones de la densidad poblacional, indicando que en 1983 la población aumentó en la época de lluvias, llegando a alcanzar 3,6 ind./ha y disminuyó en la época de sequía (1 ind./ha). Este patrón se repite en 1984 pero con la diferencia que se manifiesta un marcado descenso en los valores.

La biomasa de la población a través del tiempo (Fig. IV. 16) fue estimada multiplicando el promedio del peso de los individuos capturados en cada mes por la densidad estimada del mes en cuestión. La biomasa varía entre 150 a 750 g/ha.

El número efectivo (N_e) de la población: "el tamaño de una población ideal que tiene igual cantidad de endocruza o de deriva génica que la población considerada" (Kimura y Crow, 1963) se estimó utilizando el estimador simple propuesto por Thomas y Ballou (1983):

$$N_e = 4 N_m N_f / (N_m + N_f), \quad \text{donde:} \quad \begin{array}{l} N_m = \text{machos reproductivos} \\ N_f = \text{hembras reproductivos} \end{array}$$

En la Fig. IV. 17 se muestra la variación N_e a través del tiempo, éste varía entre 3 y 20 individuos.

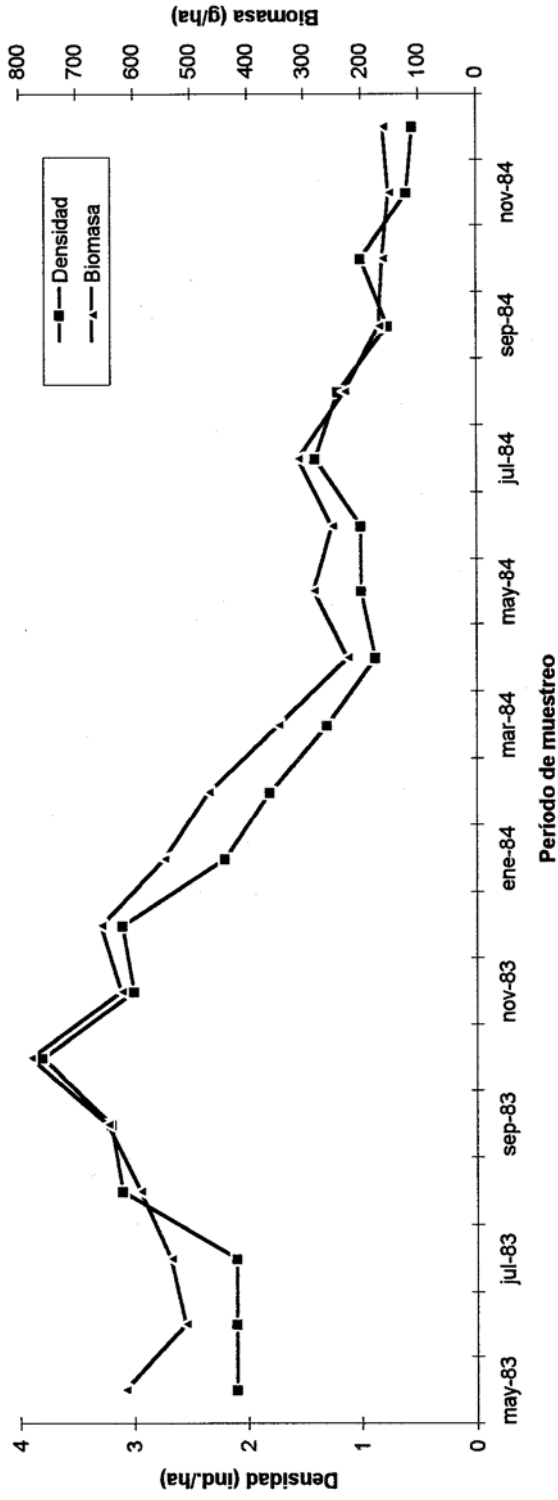
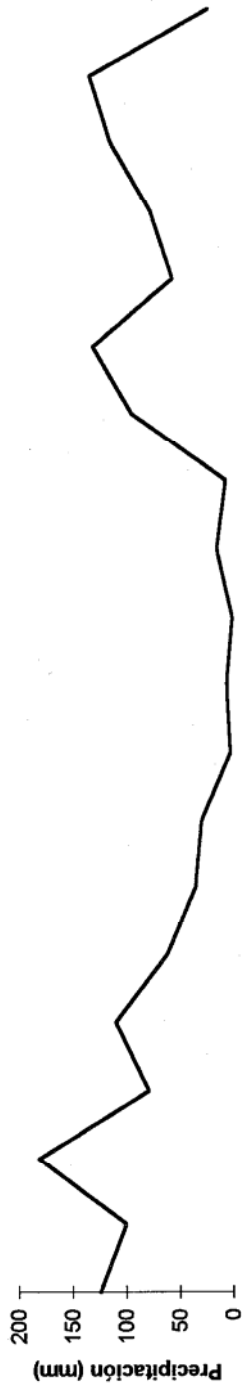


Figura IV. 16. Densidad y biomasa de una población de *P. g. guirae*, en la localidad de Turiamo. En la parte superior se muestra la precipitación promedio mensual para el período de estudio

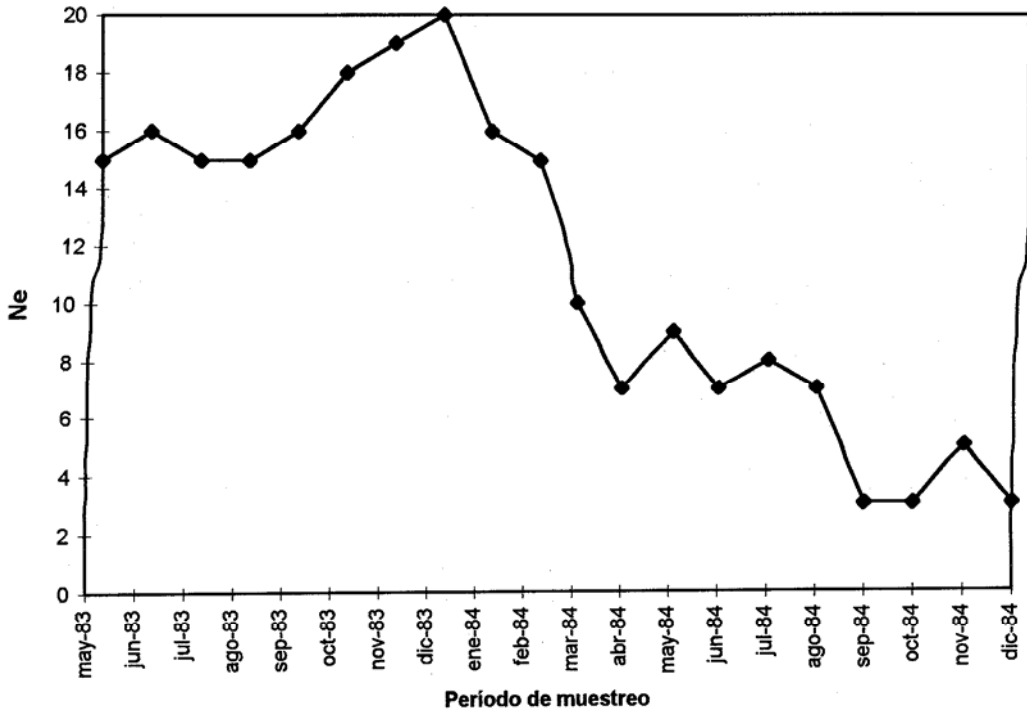


Figura IV.17. Número efectivo (Ne) de la población de *P. g. guirae*, en la localidad de Turiamo.

Sobre el área de acción de *P. g. guairae*

Se determinó el área de acción, tanto para hembras como para machos, de todos aquellos individuos que fueron capturados cinco o más veces. Se estimó el área mínima (AM) por polígonos (Stickel, 1954) y el área circular (AC), sobre la base del centro de actividad y el diámetro estándar (Hayne, 1949) (ver Tabla IV. 3). En las Figs.IV. 18 y 19 se muestran los polígonos de área mínima. Para ambos estimados se encontraron diferencias estadísticamente significativas (Mann-Whitney, $\alpha=0,05$) entre machos y hembras, lo que indica que el área de acción de los machos es mayor que el de las hembras. Por otra parte los machos evidenciaron sobreposición del área de acción (Fig. IV.18) mientras que las hembras no sobreponen su área de acción (Fig. IV. 19). La sobreposición que se observa gráficamente entre las hembras no se corresponde con una coincidencia en el tiempo.

Dos estimaciones adicionales, las cuales expresan distancias recorridas (en m) (Fleming, 1971), fueron calculados: a) distancia promedio recorrida en un mismo período (DPRMP) y b) distancia promedio de recaptura en períodos sucesivos (DPRPS). Los valores obtenidos fueron:

	Machos	Hembras
DPRMP	70 ± 6,6	15,4 ± 3,6
DPRPS	65 ± 5,2	21,0 ± 2,2

Para ambas estimaciones se encontraron diferencias estadísticamente significativas (Mann-Whitney, $\alpha=0,05$), lo cual, reforzando lo ya señalado, evidencia

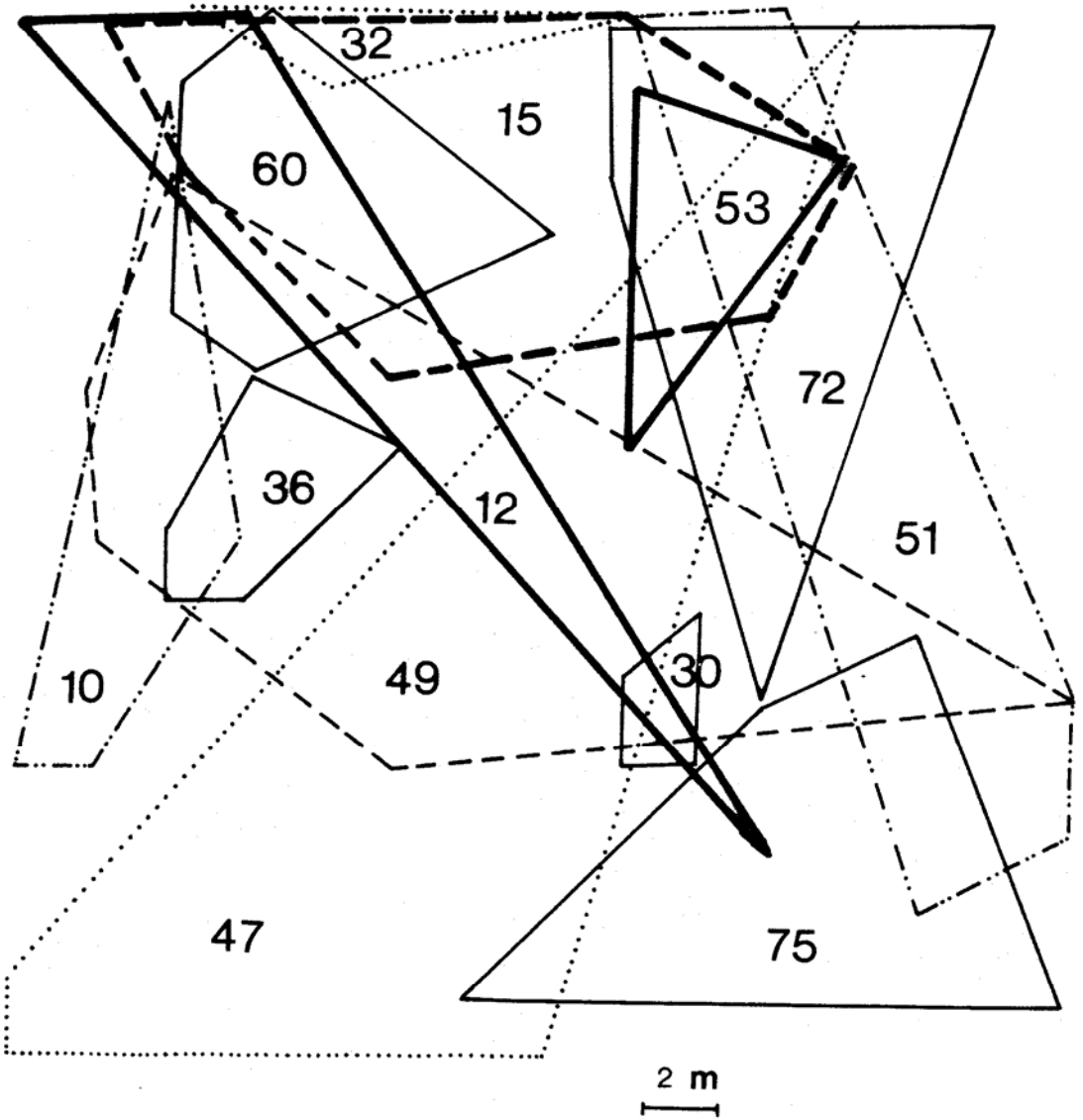


Figura IV. 18.- Area mínima de acción de los individuos machos de *P. g. guairae* . Cada área ha sido delimitada por trazos diferentes y los números corresponden a la identificación asignada a cada animal en campo.

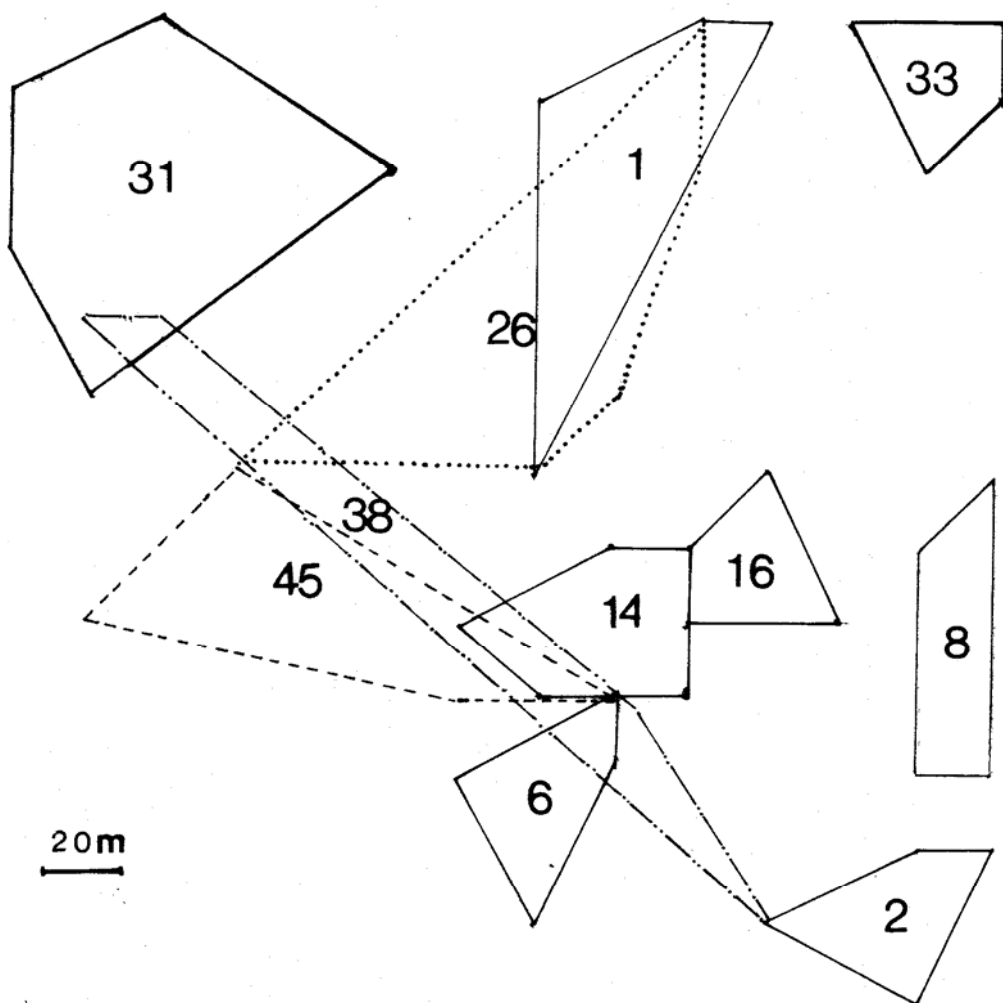


Figura IV. 19.- Area mínima de acción de los individuos hembras de *P. g. guairae*. Cada área ha sido delimitada por trazos diferentes y los números corresponden a la identificación asignada a cada animal en campo.

Tabla IV.3 Area de acción de *P. g. guairae*. Se expresa el área mínima (AM) y el área circular (AC) sobre la base del diámetro estándar (ambos en ha)

HEMBRAS IDENTIFICACIÓN	AM	AC	MACHOS IDENTIFICACIÓN	AM	AC
1	0,32	0,87	10	0,36	1,74
2	0,14	0,22	12	0,66	4,90
6	0,12	0,19	15	1,25	1,90
8	0,14	0,29	30	0,08	0,14
14	0,28	0,30	32	0,12	1,14
16	0,18	0,18	36	0,20	0,32
26	0,60	0,99	47	2,40	5,80
31	0,60	0,60	49	2,00	1,50
33	0,10	0,13	51	1,14	4,59
38	0,45	3,13	53	0,29	0,41
45	0,40	1,21	60	0,46	0,98
			72	1,80	2,23
			75	0,82	3,75
11	$\bar{X} = 0,30 \pm 0,05$ S = 0,18	$\bar{X} = 0,73 \pm 0,25$ S = 0,83	13	$\bar{X} = 0,89 \pm 0,20$ S = 0,74	$\bar{X} = 2,26 \pm 0,50$ S = 1,80

que las hembras se desplazan menos que los machos. El total de animales capturados al menos 2 veces en un mismo muestreo, de acuerdo a DPRMP fue de 28 machos y 12 hembras, mientras que de acuerdo a DPRPS fue de 23 y 17, respectivamente. El total de movimientos evaluados para los machos fue de 77 y 49, de acuerdo a DPRMP y DPRPS, respectivamente, mientras que para las hembras fue de 84 y 61.

C) Las capturas de extracción se realizaron en 14 oportunidades y se capturaron un total de 43 individuos. Estos resultados permitieron calcular el índice de densidad relativa, $[IDR = (\text{N}^\circ. \text{animales capturados} / \text{N}^\circ. \text{trampas} \times 2 \text{ noches}) \times 100]$, cuyos valores se indican a continuación:

Mes	1983										1984			
	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Abr	Jun	Ago	Oct	Dic
IDR	1,3	4,4	1,9	4,4	5,6	2,5	3,8	2,5	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Estos valores indican que los meses de mayor abundancia fueron: de julio a octubre de 1983, seguidamente se observa una disminución a partir de enero de 1984 que llega a valores de cero durante el resto del año. Estos resultados son coherentes con los obtenidos por el método de enumeración directa (ver Fig. IV.16).

IV . 4. Discusión y Conclusiones

En la ladera Norte del Parque Nacional Henry Pittier (PNHP) ha sido reportada la presencia de unas 50 especies de mamíferos (Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Pérez-Zapata et al. 1986; Reig et al., 1990; Voss, 1991). El muestreo realizado en la localidad de Turiamo durante 20 meses permitió el reconocimiento en la zona de estudio de 24 mamíferos (ver Tabla IV. 2) lo cual constituye alrededor del 50 % de los mamíferos presentes en la zona y permite agregar para la ladera Norte del PNHP la presencia del marsupial *Caluromys philander*, del carnívoro *Felis pardalis* y del roedor *Oryzomys* sp.

La composición de la comunidad de roedores encontrada es similar a la reportada para otros ecosistemas del país como son, un bosque submontano (Díaz, 1978) y una selva decidua de la región de los llanos (Eisenberg et al., 1979). En ambientes naturales la coexistencia de varias especies de roedores, que están ecológicamente relacionadas, se atribuye a la utilización diferencial de los recursos (Duesser y Shugart, 1979; Meserve, 1981; August, 1983). Durante el lapso que duró el muestreo se evidenció en el área la presencia constante de dos especies: *Proechimys g. guirae* y *Oryzomys talamancae* (Fig. IV. 6) y ambas especies son las más abundantes de la comunidad de roedores. La predominancia de una especie del género *Proechimys* en ambientes selváticos similares en clima y composición florística ha sido señalada por otros autores (Fleming, 1971; Guillotin, 1982; Emmons, 1982).

Capturas y recapturas de *P. g. guairae*

En general se puede señalar que la eficiencia de capturas obtenida en el presente trabajo fue muy baja (0,55 %) y este resultado es de tener en cuenta para futuras investigaciones ecológicas ya que, como veremos más adelante, se pueden obtener resultados similares con un menor esfuerzo de captura.

Como era de esperarse, dado las dimensiones corporales de *P. g. guairae*, la mayoría de las capturas se efectuaron fundamentalmente en las trampas de mayor tamaño (Tomahawk) y en las trampas pequeñas se capturaron sólo individuos juveniles (peso ≤ 120 g).

La capturabilidad de los individuos de una población depende de múltiples factores como ha sido esquematizado por Kikkawa (1964) (ver Fig. IV. 20). En cuanto al procedimiento de trampeo consideramos que fue adecuado en el tipo de cebo, distribución y número de trampas y a la frecuencia y tiempo de muestreo, sin embargo es necesario evaluar si el procedimiento utilizado produce algún sesgo en la información obtenida. En primer lugar interesa conocer si la capturabilidad de los individuos es baja ($< 50\%$) o alta; los resultados obtenidos al respecto (Fig. IV. 7) indican que la capturabilidad se mantiene a lo largo de todo el período de muestreo sobre el 50 %, salvo en 3 ocasiones para los machos y 5 ocasiones para las hembras. La capturabilidad total de los individuos que conforman la población se puede considerar relativamente constante ya que la capturabilidad máxima y mínima son muy similares (71%), esta

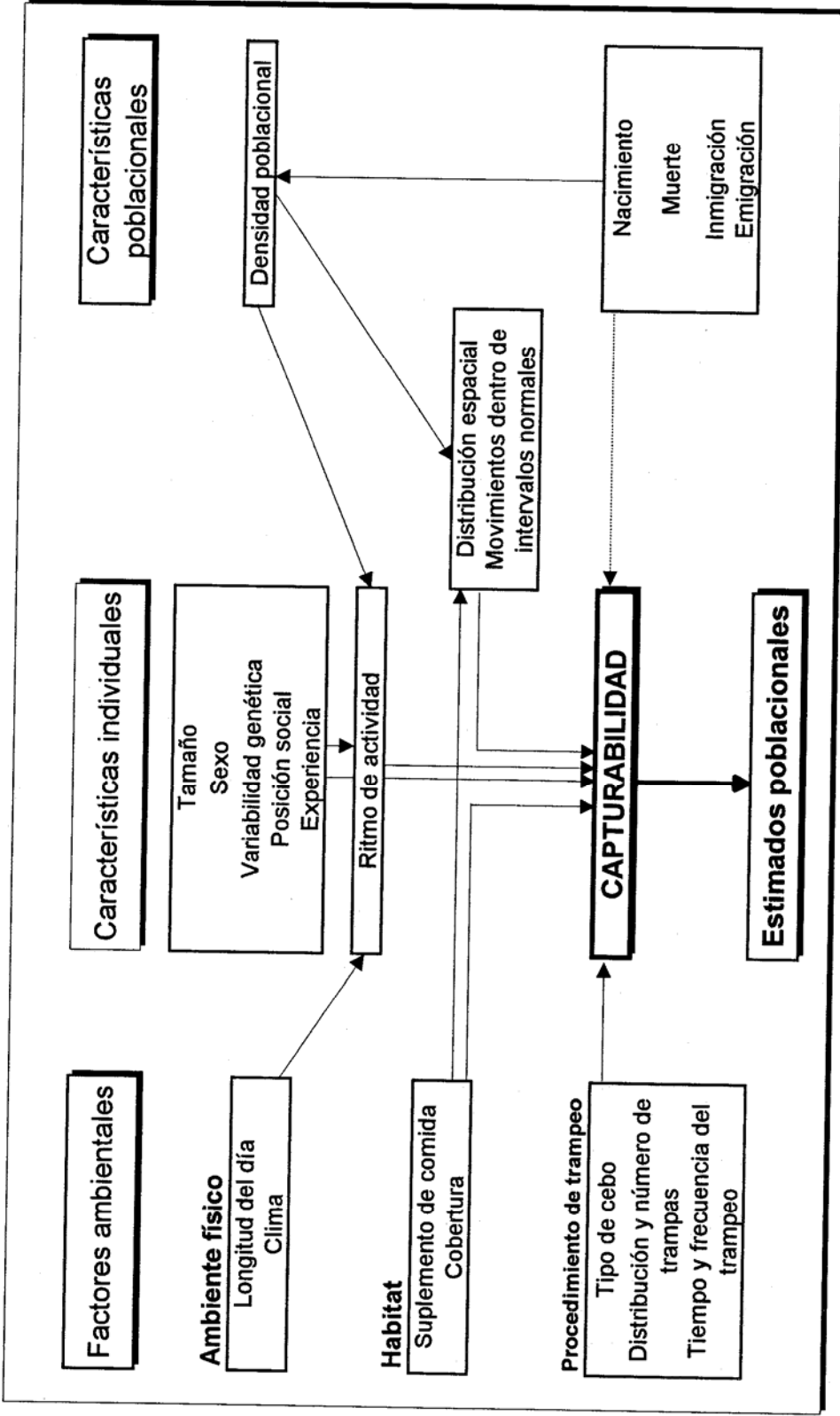


Figura IV.20. Principales factores que afectan la capturabilidad de pequeños mamíferos. (Tomado de Kikkawa, 1964)

magnitud de la capturabilidad ha sido reportada en otros estudios de roedores como son *Microtus californicus* y *M. townsendii* (Krebs y Boonstra, 1984).

Los resultados obtenidos evidenciaron que no existen diferencias de capturas entre los individuos marcados y no marcados (Fig. IV. 8), lo cual indica que la marca (el corte de falange) no afectó la captura de los individuos, resultados similares han sido reportados para otras especies de roedores (Korn, 1987). Es de hacer notar que el 50 % de las capturas y recapturas iniciales se logran al tercer día de muestreo, éste resultado sugiere la posibilidad de realizar, en estudios futuros, sesiones de trampeo menores de siete días y en consecuencia disminuir el esfuerzo de captura.

El número de individuos capturados y recapturados por mes (Fig. IV. 9), tanto de machos como de hembras, no son estadísticamente diferentes, más aún las frecuencias máximas de recapturas (Fig. IV. 10) tampoco evidenciaron diferencias entre los sexos. En conclusión se puede señalar que los machos y hembras de *P. g. guairae*, tanto capturados como recapturados, responden por igual al muestreo y que la población presentó una baja recapturabilidad ya que el 42 % de la población marcada no se recapturó y un 22 % se recapturó una sola vez (Fig. IV. 10). Resultados similares fueron encontrados para *P. semispinosus* (Fleming, 1971).

En general los individuos de la población, tanto hembras como machos, permanecen en el área de muestreo (tiempo entre la primera y última recaptura, Fig. IV. 11) alrededor de 3, 5 meses, pero el intervalo más común de permanencia fue de 1 mes y al menos un macho permaneció más de un año (16 meses) en el área de

estudio. Resultados similares se encontraron para *P. guyannensis* (Everard y Tikasingh (1973), de 3,8 meses, mientras que para *P. semispinosus* (Fleming, 1971) se estimaron tiempos de permanencia cercanos al año. Este tiempo de permanencia puede ser considerado como una estimación de la longevidad mínima (Fleming, 1971; Wolfe, 1985).

Cuando se analizó la distribución espacial de las capturas de *P. g. guairae* en el área de muestreo se observó que la mayor proporción de las capturas se realizaron en las estaciones que se encontraban en o cerca de: bambuzales, árboles caídos o concentración de enredaderas. Esta observación indica que esta especie prefiere como vivienda los refugios naturales de cierta complejidad estructural, como los señalados. Esta preferencia debe contribuir al éxito de *Proechimys* en selvas intervenidas (Ochoa, et al., 1988), donde el sotobosque se manifiesta más denso y diversificado y con alta disponibilidad de alimentos y sitios de refugio. Este hecho unido a la comprobada ingesta de hongos por algunas especies de este género (Emmons, 1982) permite sugerir que estas especies pueden jugar un papel importante en la regeneración de las selvas.

Estructura sexual y etaria de la población de *P. g. guairae*.

La ausencia de diferencias estadísticas entre la captura y la recaptura de ambos sexos sugiere que la población estudiada mantuvo una relación sexual 1:1, durante el lapso de estudios.

La caracterización, sobre la base del peso, la longitud y la condición reproductiva, de las diferentes clases de edad de machos y hembras (Fig. IV. 12 y IV. 13) de *P. g. guairae* puso de manifiesto que no existen diferencias de tamaño entre machos y hembras, esta ausencia de dimorfismo sexual es consistente con los resultados obtenidos en el análisis craneométrico de las especies del género (Capítulo III de este estudio).

La evolución etaria (Fig. IV.14) pone de manifiesto que los adultos se encuentran siempre presentes en la población, los juveniles se incorporan a la entrada de la época de lluvia (mayo-junio) constituyéndose en parte importante de la población durante la época de lluvia para desaparecer durante la época de sequía. Los subadultos siguen un patrón similar a los juveniles, pero menos definido. Esta estructura poblacional, variable en el tiempo, ha sido encontrada para otras especies del género: *Proechimys* sp. ($2n=62$) (Díaz, 1978), *P. semispinosus* (Fleming, 1971; Gliwicz, 1973) y *P. guyannensis* (Guillotin, 1981), en donde los individuos inmaduros son casi ausentes en la época de sequía y numerosos en la época de lluvias. De acuerdo a Fleming (1971) los individuos inmaduros tienen una menor sobrevivencia en la época de sequía y resultados similares fueron encontrados para *P. g. guairae* (ver IS, Fig. IV. 15). Esta respuesta de los inmaduros de la población puede interpretarse tomando en consideración la disminución de la cantidad de recursos en dicha época, la cual significaría más riesgo para los inmaduros que para los adultos. Es de hacer notar que la presencia de juveniles de la población en estudio durante el año 1984 se manifiesta en el mes de junio, este desplazamiento en el tiempo se puede explicar por la inusual extensión de la época de sequía ocurrida ese año.

En relación a la reproducción se pudo observar hembras preñadas y/o lactantes durante la mayoría de los meses de seguimiento de la población (ver Fig. IV. 14). La mayor cantidad de hembras con signos de reproducción activa se consiguieron en los meses de marzo y junio de 1984 y se detectó una hembra con signos de preñez durante tres ocasiones en un año. La existencia de actividad reproductiva a lo largo de todo el año ha sido reportada para otras especies del género (Tabla IV. 4) en condiciones naturales y en condiciones de laboratorio para *P. guairae* (Weir, 1973). Los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que la intensidad de la reproducción de esta población de *P. g. guairae* no es constante a través del ciclo anual. Parece que la mayor actividad sexual se concentra entre mediados de la época de sequía y durante la época de lluvia, garantizando así, luego de un tiempo de gestación de aproximadamente dos meses (Weir, 1973), el ingreso de los juveniles a la población, cuando los recursos son abundantes. Resultados similares fueron encontrados para *P. semispinosus* (Gliwicz, 1984) en Panamá.

Densidad poblacional, biomasa y número efectivo de *P. g. guairae*

El método de enumeración directa (Krebs, 1966; Krebs et al., 1969) permite estimar el número mínimo de la población considerando el número de individuos que se sabe están presentes en el área de estudio. Este método ha sido objeto de críticas y confrontaciones con los métodos de calendario de capturas y recapturas (modelo Jolly-Seber; Seber, 1973). Se señala (Hilborn et al., 1984) que bajo ciertas condiciones el

Tabla IV.4 Resultados de estudios ecológicos en poblaciones naturales de especies del género *Proechimys*

Especie	Localidad	Muestreo	Duración (meses)	Esfuerzo (trampas/noche)	Densidad (ind/ha)	Biomasa (g/ha)	Area de acción (ha)		Reproducción	Fuente
							M	H		
<i>P. semispinosus</i>	Rodman y Sherman (Panamá)	MR	12	21.600	1,0 - 5,6	278-1.600	1,10	0,66	Anual	Fleming, 1.971
<i>P. semispinosus</i>	Isla Orquídea (Panamá)	MR	12	7.680	7,2 - 9,7	2900			Anual	Gliwcz, 1.973, 1.984
<i>P. semispinosus</i> = <i>P. g. guairae</i>	P. N. Guatopo (Venezuela)	O - T	36		1,3 - 2,0	378-600				Eisenberg et al., 1.979
<i>P. guyanensis</i>	Isla de Trinidad	MR	36	1.764	9,2 - 13,5		0,17		Anual	Everard y Tikasingh, 1.973
<i>P. guyanensis</i> y <i>P. cuvieri</i>	Saint Elie (Guyana Francesa)	MR	8		1,2 - 4,2	298-735			Anual	Guillotin, 1.982
<i>P. brevicauda</i> <i>P. hendei</i> <i>P. longicaudatus</i>	P. N. Manu (Perú)	T - C	8		0,7 - 4,2 1,4 - 2,8	709	0,2 0,3	0,8 0,4		Emmons, 1.982
<i>P. longicaudatus</i>	P. N. Brasilia (Brasil)	T	12	19.200			0,2			Alho et al., 1.986
<i>Proechimys</i> sp. (2n = 62)	Barinitas (Venezuela)	T	15	708					Anual	Díaz, 1.978
<i>P. g. guairae</i>	Turiamo (Venezuela)	MR	20	50.400	1,0 - 3,6	150-750	0,3/0,7	0,9/2,3	Anual	Presente estudio

MR: marcación y recaptura; O: observación; T: trampas; C: censo; M: macho; H: hembra; PN: Parque Nacional

método de enumeración directa puede subestimar entre un 10 a 20 % una población cuando la capturabilidad se encuentra sobre el 50 % y que aún bajo ciertas condiciones de capturabilidad desigual el método de Jolly-Seber es menos desviado que la enumeración total (Jolly y Dickson, 1983). A pesar de que el método de Jolly-Seber para estimar la densidad poblacional ofrece resultados menos sesgados (Nichols y Pollock, 1983; Boonstra, 1985) en el presente estudio se ha preferido utilizar el método de enumeración directa por tres razones fundamentales: la primera de ellas es que permite realizar comparaciones equitativas con los resultados obtenidos por otros autores (Tabla IV. 4); la segunda razón es porque las estimaciones realizadas con el modelo Jolly-Seber indicaron una marcada sobreestimación de la densidad poblacional (de 15 a 100 indiv. x ha durante 7 meses), y en tercer lugar porque, a pesar de las críticas, el método de enumeración directa es considerado un buen estimador (Boonstra, 1985), en especial cuando los números poblacionales y la recapturabilidad son bajos (Krebs et al., 1986) como en el caso de *P. g. guairae*.

Las densidades estimadas para *P. g. guairae* son en magnitud (Tabla IV. 4) muy similares a las de *P. semispinosus*, *P. guyannensis*, *P. cuvieri*, *P. brevicauda*, *P. hendeei* y *P. longicaudatus*. Llama la atención que las densidades reportadas para las especies *P. semispinosus* y *P. guyannensis* que se encuentran en la Isla Orquídea y la Isla de Trinidad, respectivamente, son muy altas (7 a 13 ind. x ha). Este hecho podría deberse a condiciones climáticas favorables en los años en que se realizaron ambos estudios o a características particulares de esas islas. En la Fig IV. 16 se observa un marcado descenso en la densidad poblacional durante 1984, presumiblemente producto de las condiciones adversas impuestas por la larga sequía de ese año.

La estacionalidad climática ha sido señalada como uno de los factores más importantes en la regulación de la densidad poblacional de los roedores. Para hábitats selváticos ha sido el único factor considerado por muchos autores (Everard y Tikasingh, 1973; Fleming, 1971, 1974; Guillotin, 1982). Específicamente, en estudios ecológicos sobre roedores, realizados en Venezuela, se ha evidenciado que las variaciones climáticas, y en consecuencia las características estructurales del hábitat, influyen marcadamente a algunos parámetros poblacionales como son la densidad, la estructura de edades y la reproducción (Díaz de Pascual, 1978; Gómez, 1960; Soriano y Clulow, 1988; Vivas, 1986). Los resultados sobre la evolución de la densidad poblacional de *P.g. guairae* en el tiempo (Fig. IV. 16) pueden interpretarse a la luz de las fluctuaciones en el clima y la disponibilidad de recursos, dado que se observan las más altas densidades en la época de lluvia y las más bajas en la época de sequía, mientras que en 1984 se mantiene relativamente constante en su nivel más bajo a causa de la alteración climática acontecida.

El máximo valor de la biomasa estimada (Fig. IV. 16) es similar al encontrado para *P. semispinosus* (= *g. guairae*), *P. guyannensis*, *P. cuvieri*, *P. brevicauda*, *P. hendeei* y *P. longicaudatus* (ver Tabla IV. 4), mientras que difiere sustancialmente de la registrada para *P. semispinosus* de Panamá (Fleming, 1971; Gliwicz, 1973, 1984).

El número efectivo de una población (N_e) también puede considerarse como el número de machos y hembras que nacen cada generación, que sobreviven y que se reproducen exitosamente (Reed et al., 1986) y se ha sugerido que un N_e de tamaño 50

es suficiente para que se produzca pérdida de variabilidad debido a la endocruza, mientras que un N_e de 500 es suficiente para neutralizar el efecto de la deriva génica (Franklin, 1980; Frankel y Soulé, 1981). Los N_e (Fig. IV. 17) estimados en este estudio son producto de unas bajas capturas (sólo 94 ind. en 20 meses) y en consecuencia muy probablemente sean valores subestimados, aún así podemos considerar que en el contexto de los valores de N_e señaladas, los de *P. g. guairae* (de 3 a 20 ind/ha) deben ser considerados como valores bajos.

Area de acción de *P. g. guairae*.

El área de acción de varias especies del género (*P. semispinosus*, *P. guyannensis*, *P. brevicauda*, *P. hendeei* y *P. longicaudatus*) oscila entre 0,2 y 1,0 ha (ver Tabla IV. 4), los valores del área de acción encontrados para *P. g. guairae* se encuentran en el rango señalado (0,3-0,7 ha), para el caso de las hembras, pero los machos evidenciaron un área de acción significativamente más amplio (0,9-2,3 ha), esta estimación está reforzada por los resultados obtenidos de la distancia promedio recorrida en un mismo período (DPRMP) y la distancia promedio de recaptura en períodos sucesivos (DPRPS). Esta diferencia de tamaño del área de acción entre los sexos fue también encontrada en *P. brevicauda*. La diferencia de tamaño entre las áreas de acción de los sexos ha permitido a Gaulin y Fitzgerald (1986, 1989) hipotetizar que la selección podría favorecer áreas de acción mayores para los machos en poblaciones con sistemas de apareamiento promiscuos o polígamos ya que la competencia entre machos, por una pareja, sería más intensa.

Otro resultado interesante lo constituye el hecho de que las hembras adultas no superponen su área de desplazamiento mientras que los machos si lo hacen (Figs. IV. 18 y IV. 19), este comportamiento había sido señalado por Fleming (1971) para *P. semispinosus* y por Emmons (1982) para *P. brevicauda*. Esta evidencia sugiere la existencia de una cierta territorialidad (aunque no existen registros de defensa del área) y podría tener su explicación en la existencia de fuentes de alimentación concentradas y predictibles (Davies, 1978).

Finalmente, a la luz de los resultados de este estudio se pueden reconsiderar las características ecológicas que favorecerían una especiación por mutaciones cromosómicas: número efectivo muy bajo, alta endocruza, flujo génico nulo y escasa vagilidad (Begntsson y Bodmer, 197; Lande, 1979, 1985; Templeton, 1980, 1981). Es evidente que la población de *P. g. guairae* se caracteriza por tener un N_e bajo y se puede concluir, de acuerdo a los datos sobre las distancias promedio recorridas en el área, así como del tamaño del área de acción, que también presenta una escasa vagilidad. Si se considera esta última característica unida a la posible existencia de un sistema de apareamiento promiscuo se puede concluir que las poblaciones de esta especie deben mantener una alta endocruza y en consecuencia el flujo génico con otras poblaciones debe ser bajo. Si bien es cierto que se puede concluir que en la actualidad las poblaciones del género *Proechimys* presentan características ecológicas que favorecerían la fijación de reordenamientos cromosómicos, no se puede asegurar que esas características estaban presentes hace 50.000 años, época en la que se presume ocurrió el proceso de especiación de la superespecie [*P. guairae*]. La existencia de mecanismos

moleculares de especiación (Rose y Doolittle, 1983), que requieren condiciones ecológicas menos restrictivas, permite seguir favoreciendo la hipótesis de que en este grupo pudo haber ocurrido una especiación cromosómica.

V. 5. Agradecimientos

La autora expresa sus agradecimientos a las autoridades de la Base Naval de Turiamo y de la Comandancia General de la Marina de Venezuela por permitirme trabajar en la localidad de Turiamo.

V. 6. Bibliografía

- Alho, C. J. R., L. A. Pereira y A. C. Paula. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in cerrado biome of central Brazil. *Mammalia*, 50: 447-460.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.
- Beard, J. J.. 1946. Los climax de vegetación de la América Tropical. *Revista Fac. Nal. Agronomía de Medellín*. Vol. VI, No. 23. Colombia.
- Bengtsson, B. A. y W. F. Bodmer. 1976. On the increase of chromosomal mutations under random mating. *Theoret. Popul. Biol.* 9: 260-281.
- Boonstra, R. 1985. Demography of *Microtus pennsylvanicus* in Southern Ontario: enumeration versus Jolly-Seber estimation compared. *Can. J. Zool.*, 63: 1174-1180.
- Charles-Dominique, M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gérard, A. Hladik, C. M. Hladik y M. F. Prévost. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35: 341-435.
- Davies, N. B. 1978. Ecological questions about territorial behaviour. En: J.R. Krebs y N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology*: 317-350. Sinauer Associates, Sunderland. 494 pp.
- Díaz de Pascual, A. 1978. Estudios ecológicos de una población de *Proechimys* de un área periandina venezolana. Tesis de Grado, Univ. de los Andes, Mérida. 54 pp.
- Dueser, R. D. y Jr. H. H. Shugart. 1979. Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology*, 60:108-118.
- Emmons, L. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in South-eastern Perú. *Tropical Ecology*, 23: 280-290.
- Emmons, L. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16: 210-222.
- Eisenberg, J. F., M. A. O' Connell y P. V. August. 1979. Density and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. En: J. F. Eisenberg (ed.), *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*: 187-207. Smithsonian Institution Press. Whashington D.C.
- Everard, C. O. R. y E. S. Tikasing. 1973. Ecology of the rodents, *Proechimys guyannensis trinitatis* y *Oryzomys capito velutinis*, in Trinidad. *J. Mamm.*, 54: 875-886.

- Ewel, J. J. y A. Madriz y Jr. J. A. Tosi 1968. *Zonas de vida de Venezuela*. Ediciones del Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas, 270 pp.
- Fernández-Badillo, A. y G. Ulloa M. 1990. Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: Composición y diversidad de la mastofauna. *Acta Científica Venezolana*, 41: 50-63.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forest. *J. Mamm.*, 51: 473-490.
- Fleming, T. H. 1971. Populations ecology of three species of neotropical rodents. *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 143: 1-77.
- Fleming, T. H. 1974. Populations ecology of three species of Neotropical rodents. *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 143: 1-77.
- Frankel, O H. y M. E. Soulé. 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K. 327 pp.
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. En: M. E. Soulé y B. A. Wilcox (eds.), *Conservation biology*: 135-150. Sinauer Assoc., Inc., Sunderland, Mass.
- Gaulin, S. J. C. y R. W. Fitzgerald. 1986. Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *Amer. Nat.*, 127: 74-88.
- Gaulin, S. J. C. y R. W. Fitzgerald. 1989. Sexual selection for spatial learning ability. *Anim. Behav.*, 37: 322-331.
- Gliwicz, J. 1973. A short characteristics of a populations of *Proechimys semispinosus* (Tomes, 1860) a rodent species of the tropical rain forest. *Bol Acad. Polonaise Sciences, Série Sciences Biol. Cl. II.*, vol. XXI, No. 6.
- Gliwicz, J. 1983. Age indicators in the spiny rat *Proechimys semispinosus*. *Tropical Ecology*, 24: 299-304.
- Gliwicz, J. 1984. Populations dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island (Panamá). *Biotropica*, 16: 73-78.
- Gómez, J. C. 1960. Correlation of a populations of roof rats in Venezuela with seasonal changes in habitat. *Am. Midl. Nat.*, 63: 177-193
- Guillotin, M. 1982. Place de *Proechimys cuvieri* (Rodentia, Echimyidae) dans les peuplements micromammaliens terrestres de la forêt guyanaise. *Mammalia*, 46: 299-318.
- Hayne, D. W. 1969. Calculation of size of home range. *J. Mamm.*, 30: 1-18.

- Hilborn, R., J. A. Redfield y C. J. Krebs. 1976. On the reliability of enumeration for mark recapture census of voles. *Can. J. Zool.*, 54: 1019-1024.
- Huber, O. y C. Alarcón. 1988. Mapa de Vegetación de Venezuela. MARNR. Editorial Arte Caracas.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52: 225-246.
- Jolly, G. M. y J. M. Dickson. 1983. The problem of unequal catchability in mark-recapture estimation of small mammal populations. *Can. J. Zool.*, 61: 922-927.
- Kikkawa, J. 1964. Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. *J. Animal Ecology*, 33: 259-299.
- Kimura M. y J. F. Crow. 1963. The measurement of effective populations number. *Evolution*, 17: 279-288.
- Korn, H. 1987. Effects of live-trapping and toe-clipping on body weight of European and African rodent species. *Oecologia*, 71: 597-600.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.*, 36: 239-273.
- Krebs, C. J. y R. Boonstra. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. *Can. J. Zool.*, 62: 2440-2444.
- Krebs, C. J., B. L. Keller y R. H. Tamarin. 1969. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*, 50: 587-607.
- Lainson, R. y J. J. Shaw. 1974. Las leishmanias y la leishmaniasis del Nuevo Mundo, con particular referencia al Brasil. *Bol. Ofi. Sanita. Panamericana*, LXXVI: 93-114.
- Lande, F. L. 1979. Effective deme size during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangements. *Evolution*. 33: 234-251.
- Lande, F. L. 1985. The fixation of chromosomal rearrangements in a subdivided populations with local extinction and colonization. *Heredity*, 54: 323-332.
- Linn, I. J. y F. Downton. 1975. The analysis of data obtained from small mammal index trappings. *Acta Theriologica*, 20: 319-331.
- Mello, M. D. 1985. Roedores da região neotropical e patógenos de importância para o homem. DCS-UFSCar. São Carlos. Brasil. 120 pp.

- Meserve, P. L. 1981. Resource partitioning in Chilean semiarid small community. *J. Anim. Ecol.*, 50: 745-757.
- Nichols J. D. y K. H. Pollock, 1983. Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recaptures studies. *J. Mamm.*, 64: 253-260.
- Ochoa G., J., J. Sánchez H., M. Bevilacqua y R. Rivero. 1988. Inventario de los mamíferos de la Reserva Forestal de Ticoporo y la Serranía de Los Pijiguaos, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 39: 269-280.
- Pittier, H. 1948. Clasificación de Bosques. En: Ministerio de Agricultura y Cría (eds.), *Trabajos Escogidos*: 173-192. Caracas.
- Pérez-Zapata, A., O.A. Reig, M. Aguilera y A. Ferrer. 1986. Cytogenetics and karyosystematics of South American Oryzomine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). I. A species of *Oryzomys* with a low chromosome number from northern Venezuela (Rodentia: Cricetidae). *Z. Säugetierkunde*, 51: 368-378.
- Pons, A. R. 1968. Leishmaniasis tegumentaria americana en el asentamiento campesino de Zipayare. Aspectos epidemiológicos, clínicos e inmunológicos. Su importancia en la Reforma Agraria. *Kasmera (LUZ-Vzla.)*, 3: 5-59.
- Reed, J. M., P. D. Doerr y J. R. Walters. 1986. Determining minimum population sizes for birds and mammals. *Wildl. Soc. Bull.*, 14: 255-261.
- Reig, O. A., M. Aguilera y A. Pérez-Zapata. 1990. Cytogenetics and karyosystematics of South American Oryzomine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). II. High chromosome number and karyotypic heterogeneity in Venezuelan populations of *Zygodontomys*. *Z. Säugetierkunde*, 55: 361-370.
- Rose, M. R. y W. F. Doolittle. 1983. Molecular biological mechanisms of speciation. *Science*, 220: 157-162.
- Seber, G. A. F. 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. London, Griffin. 505 pp.
- Stickel, L. F. 1954. Comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mamm.*, 35: 1-15.
- Soriano, P y F. V. Clulow. 1988. Efecto de las inundaciones estacionales sobre poblaciones de pequeños mamíferos en los Llanos Altos Occidentales. *Ecotropicos*, 1: 3-10.
- Southern, H. N. 1965. The trap-line index to small mammal populations. *J. Zool. London*, 147: 217-221.
- Telford, S. R., R. J. Ton, P. Betancourt y J. González. 1975. Nuevos hospedadores para *Trypanosoma cruzi* en Venezuela. *Bol. Div. Malar. y Saneam. Am.*, 15: 240-241.

- Templeton, A. R. 1980. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution*. 34: 719-729.
- Templeton, A. R. 1981. Mechanisms of speciation. A population-genetic approach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 23-48.
- Tesh, R. B. 1970. Notes on the reproduction, growth and development of echimyid rodents in Panamá. *J. Mamm.*, 51: 199-202.
- Thomas, L. y J. Ballou. 1983. Equations and population management. En: Ch. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde, B. y W. L. Thomas (eds.) *Genetics and Conservation. A reference for managing wild animal and plant populations: 474-484* The Benjamin, Cummings Publishing Company, Inc. California.
- Vivas A. 1986. Population biology of *Sigmodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae) in the Venezuelan Llanos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59: 179-191.
- Voss, R. S. 1991. An introduction to the neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 210: 1-113.
- Weir, B. J. 1973. Another hystricomorph rodent: keeping casiragua (*Proechimys guairae*) in captivity. *Lab. Anima.* 7: 125-134.
- Wilson, D. E. y D. A .M. Reeder. 1993. *Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Segunda Edición.* Smithsonian Institution Press. Washington.
- Wolfe, J. L. 1985. Population ecology of the rice rat (*Oryzomys palustris*) in a coastal marsh. *J. Zool., Lond.*, 205: 235-244.

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de esta investigación confirman que estamos en presencia de un género de roedores en donde la especiación cromosómica ha tenido lugar y se puede considerar de tipo parapátrida. De acuerdo a la proposición de Bush (1975) la especiación cromosómica de tipo parapátrida requiere que se produzca aislamiento temporal durante el proceso de especiación, que los individuos en donde se manifiestan los cambios cromosómicos deben tener una baja vagilidad y que el aislamiento reproductivo se adquiera por selección al mismo tiempo que se penetra en un nuevo habitat. En el caso de la superespecie *Proechimys* es evidente que han ocurrido cambios cromosómicos del tipo Robertsoniano que, sobre la base de la información obtenida hasta el presente, han debido ocurrir de números bajos a números altos, es decir a través de la fijación de reordenamientos cromosómicos del tipo fisión que se constituyeron en barreras de aislamiento reproductivo de tipo post-apareamiento. Esta radiación cromosómica ha debido anteceder a la diferenciación genética (Benado et. al., 1979) y a la diferenciación craneométrica (este estudio). Imaginar un escenario de aislamiento temporal en poblaciones de distribución marginal de una especie ancestral de *Proechimys* de números cromosómicos bajos (ej. $2n=42$) no resulta difícil por cuanto esta bien documentada la existencia de ciclos de expansión y retracción de los bosques ocurridos durante el Pleistoceno en la América del Sur. Esos pequeños aislados poblacionales (demos) han debido presentar una baja vagilidad y un número efectivo bajo tal y como se ha encontrado en la especie estudiada ecológicamente (*P. g. guairae*) en este estudio y en estimaciones relacionadas con la vagilidad y la densidad en otras especies del género.

Es de resaltar que este estudio ha permitido precisar en detalle los cambios cromosómicos ocurridos en la superespecie [*P. guairae*] y poner de manifiesto una vez más las diferencias en la estructura de los cromosomas y la morfología craneana (en el contexto multivariado) entre los miembros de este complejo y las aloespecies (*P. canicollis* y *P. trinitatis*) relacionadas geográficamente. Así mismo ha contribuido a ampliar el conocimiento de las características ecológicas sobre las especies del género.

Desde el punto de vista taxonómico este estudio permite indicar que las especies pertenecientes a la superespecie [*P. guairae*] son: *P. poliopus* (2n=42), *P. guairae ochraceus* (2n=44), *P. g.* subesp. de Falcón (2n=46), *P. g. guairae* (2n=48), *P. g.* subesp. de los Llanos (2n= 50), *P. g.* subesp. de Oriente (2n=52) y *Proechimys* sp. (2n=62). Esta última es una nueva especie a describir. Los resultados cariológicos del presente trabajo han permitido efectuar una enmienda taxonómica, la denominada especie *P. urichi* es sin dudas una sinonimia de *P. trinitatis*. La proposición sobre el nombre de las subespecies es provisional.

Finalmente, en el marco de las perspectivas, es de señalar que este estudio permite establecer dos vertientes de investigación en el campo de la teoría evolutiva. La primera de ellas se refiere a la estructura fina de los cromosomas, a la existencia de grandes bloques de heterocromatina constitutiva en los brazos de los cromosomas pequeños, de las especies y subespecies del complejo *guairae*, que además de representar una característica de la superespecie, ofrece una situación especial para el estudio de las secuencias de ADN altamente repetitivo y su posible papel en los procesos especiogénicos. Los posibles impactos de estos procesos forman parte de las discusiones

más novedosas en el plano de los mecanismos moleculares en la especiación (King, 1993). La segunda vertiente se refiere a la determinación de los mecanismos de aislamiento reproductivo que deben acompañar, en el contexto del concepto biológico de especie, a la especiación cromosómica. Las evidencias parciales indican la ausencia total o parcial de híbridos en la naturaleza entre los miembros de la superespecie [*P. guairae*], en consecuencia son imperativos los estudios que permitan evaluar la magnitud del aislamiento reproductivo postcigótico.